



HAL
open science

Dynamiques spatio-temporelles des ressources alimentaires et des activités humaines : impacts sur la sélection d'habitat d'un grand herbivore de montagne

Antoine Duparc

► **To cite this version:**

Antoine Duparc. Dynamiques spatio-temporelles des ressources alimentaires et des activités humaines : impacts sur la sélection d'habitat d'un grand herbivore de montagne. Biodiversité et Ecologie. Université Grenoble Alpes, 2016. Français. NNT : 2016GREAV018 . tel-01529843

HAL Id: tel-01529843

<https://theses.hal.science/tel-01529843>

Submitted on 31 May 2017

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



THÈSE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE LA COMMUNAUTE UNIVERSITE GRENOBLE ALPES

Spécialité : **BIODIVERSITE – ECOLOGIE – ENVIRONNEMENT**

Arrêté ministériel : 7 août 2006

Présentée par

Antoine DUPARC

Thèse dirigée par **Anne LOISON** et
codirigée par **Daniel MAILLARD** et
coencadré par **Mathieu GAREL**

préparée au sein du **Laboratoire d'Ecologie Alpine - UMR 5553
CNRS-Université de Savoie Mont Blanc**
dans **l'École Doctorale Chimie et Sciences du Vivant**

Dynamiques spatio-temporelles des ressources alimentaires et des activités humaines : impacts sur la sélection d'habitat d'un grand herbivore de montagne

Thèse soutenue publiquement le **5 décembre 2016**
devant le jury composé de :

Mr, Philippe, CHOLER

Directeur de Recherche, Laboratoire d'Ecologie Alpine (UMR 5553
CNRS-Université Grenoble Alpes), Président

Mr, Patrick, DUNCAN

Directeur de Recherche émérite, centre d'études biologiques de Chizé
(UMR 7372 CNRS-Université de La Rochelle), Rapporteur

Mr, Luca, BORGER

Professeur Associé, Université de Swansea, Wales, UK, Rapporteur

Mme, Marion, VALEIX

Chargé de Recherche, Laboratoire de Biologie et Biométrie Evolutive
(UMR 5558 CNRS-Université Lyon 1), Examineur

Mr, Nicolas, MORELLET

Ingénieur de Recherche, Comportement et Ecologie de la Faune
Sauvage (INRA), Examineur

Mme, Anne, LOISON

Directeur de Recherche, Laboratoire d'Ecologie Alpine (UMR 5553
CNRS-Université Savoie Mont Blanc), Directrice de thèse



Résumé

Ces dernières décennies, l'augmentation conjointe des populations de grands herbivores et des activités humaines de nature a donné lieu à de nouveaux enjeux de gestion des territoires conciliant objectifs de conservation et développement touristique. Afin de faire face à ce défi, les gestionnaires ont besoin de mieux comprendre les choix comportementaux qui sont à l'origine de la répartition spatiale des animaux et l'impact des activités humaines sur ces comportements. En prenant l'exemple du chamois (*Rupicapra rupicapra*) dans la Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage des Bauges, l'objectif de cette thèse est de répondre à ce besoin de connaissances sur le comportement spatial des grands herbivores. Nous nous sommes intéressés à la fois à la sélection par les animaux de leurs ressources alimentaires en fonction de l'hétérogénéité spatiale et de la dynamique de leur environnement, et à leur réponse comportementale face à différents types d'activités récréatives de plein air. Nous avons dans un premier temps modélisé le paysage alimentaire du chamois et ses variations saisonnières en combinant des données de terrain sur la végétation et sur le régime alimentaire des animaux à des données de télédétection. Puis à partir de 10 années de suivi sur près de 100 animaux équipés de collier GPS, nous avons démontré que les chamois ajustent au cours de l'année leurs critères de sélection spatiale en fonction de l'évolution temporelle des caractéristiques de leurs ressources (qualité et quantité). Ceci nous a amenés à réévaluer le cadre d'application de deux hypothèses classiques en écologie spatiale des herbivores, l'hypothèse de la maturation du fourrage (Forage Maturation Hypothesis) et l'existence d'une réponse fonctionnelle dans la sélection d'habitat. Une des originalités de cette thèse est d'avoir pris en compte le caractère grégaire de cette espèce et de démontrer comment la structure socio-spatiale de la population entraîne des variations locales du processus de sélection d'habitat, avec des implications démographiques fortes pour les individus. Nos résultats remettent aussi en cause l'idée que les animaux se redistribuent au sein des populations en fonction des ressources disponibles, ce qui découle probablement de l'importance des relations sociales, du coût et des risques associés à la dispersion. Dans un second temps, nous avons abordé la thématique du dérangement du chamois face à trois activités humaines saisonnières, dont l'étude de la distribution dans notre site d'étude, à l'aide de GPS distribués aux pratiquants (randonneurs estivaux, hivernaux et chasseurs), a permis d'établir le paysage du dérangement potentiel pour les animaux. Le ski de randonnée et la marche à pied impactent clairement les déplacements des animaux, induisant une dépense énergétique supplémentaire. En revanche pour la chasse, la complexité de la réponse des chamois ne permet pas à l'heure actuelle de différencier l'impact indirect des chasseurs de l'impact de simples randonneurs, qui sont également présents sur le site en période de chasse. Ce travail se conclut par des propositions de gestion durable des populations sauvages compatibles avec la pratique des activités de loisirs de plein air.

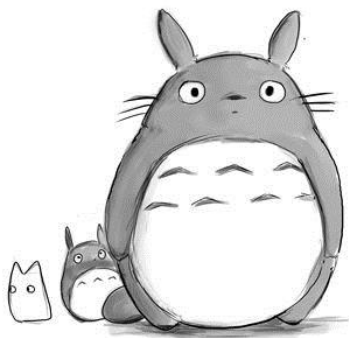
Mots clé: biomasse, phénologie, chamois, *Rupicapra rupicapra*, réponse fonctionnelle, dérangement humain, écologie spatiale, écologie du comportement.

Abstract

These last decades, large herbivores population and outdoor human activities increased tremendously leading to the emergence of new challenges for the management of wild species and recreational activities, which need to reconcile conservation goals and tourist development. In order to face these challenges, wildlife managers need to better understand behavioral choice of animal that lead to their spatial distribution and how these behaviors are influenced by human activities. Based on chamois (*Rupicapra rupicapra*) in the National Game and Hunting Reserve of Bauges massif as a study case, the aim of this PhD is to enhance our knowledge of spatial behavioral of large herbivores, on one hand by understanding individual selection for food resources according to resource spatial heterogeneity and their temporal dynamics, and on the other hand, by assessing the impact of human outdoor recreational activities on spatial behavior. We first modeled the foodscape of chamois and its seasonal variation by combining field data on vegetation and animal diet with remote sensing data. Then, based on a 10 years dataset of monitoring of >100 animals marked with GPS collars, we demonstrated chamois adjusted their criteria for spatial selection through time according to the temporal evolution of their forage traits (quality and quantity). This led us to reevaluate the framework of two classical hypotheses in studies of herbivore spatial ecology, the “Forage Maturation Hypothesis” and the emergence of a functional response in habitat selection. One newness in our work is to have accounted for the gregariousness of this species, which allowed us to unveil that socio-spatial structure of the population induced local variation in the habitat selection process, with marked consequences on individual demographic performances. This challenges the idea that individuals should redistribute in space within a population according to available resources, probably because of the importance of social relationships and costs and risks associated with dispersal. Second, we investigated the response of chamois to disturbances resulting from 3 outdoor activities. We assessed the spatial use of recreationists by distributing GPS-tracker from which we defined landscape of disturbance to animal. Ski touring and hiking both impacted animal movements, resulting in supplementary energetic expenditures. On the other hand, hunting induced complex spatial responses in chamois that need further investigation, as the response to hunters could not be differentiated from responses to hikers who continue to be on site even during the hunting period. We conclude this work with proposals for a better long-term management of wildlife compatible with the practice of outdoor recreational activities.

Key word: biomass, phenology, chamois, *Rupicapra rupicapra*, functional response, human disturbance, spatial ecology, behavioral ecology

A mes 3 petits Totoros.



Remerciements

Ces 3 années de doctorat sont passées trop vite. La recherche en écologie est devenue pour moi plus qu'un travail, un jeu de piste presque un loisir. Je pense qu'une des raisons à ce fait est que cette passion est partagée par de nombreuses personnes dont j'ai eu la chance de croiser le chemin. Je souhaite donc les remercier pour leurs aides, leurs partages d'expériences et leurs soutiens qui ont permis l'aboutissement de ce travail.

Je remercie les membres du jury, Patrick Duncan, Lucas Börger, Philippe Choler, Marion Valeix et Nicolas Morellet, pour m'avoir fait l'honneur de juger ce travail. Merci pour vos commentaires qui ont enrichi ma réflexion et m'ont fait prendre du recul. Je remercie également Clément Calenge, Simon Chamailé et Hervé Fritz pour leurs commentaires et leurs conseils avisés sur mon travail lors des comités de thèse.

Je tiens bien sûr à exprimer toute ma reconnaissance à Anne Loison, Mathieu Garel et Daniel Maillard, pour m'avoir encadré ces dernières années, mais avant tout pour m'avoir sollicité et permis de réaliser cette thèse qui me tenait à cœur.

Merci à Anne Loison avec qui je travaille depuis bientôt 10 ans, et dont je partage l'enthousiasme pour l'exploration des données. C'est grâce à elle que j'ai appris le métier de chercheur, depuis les statistiques à la réflexion scientifique et la rédaction d'article. Elle m'a donné ma chance de faire mes premières armes et c'est toujours un plaisir de collaborer avec elle quotidiennement. C'est aussi un grand plaisir de partager avec elle une balade en Bauges, une chasse aux œufs de Pâques ou un bon repas!

Merci à Mathieu Garel pour son enthousiasme permanent et sa soif insatiable de connaissances (tout comme son appétit!). Il m'a toujours soutenu et (re-)motivé par son attitude positive. C'est un plaisir de travailler avec lui tant il bouillonne d'idées et j'espère que nous continuerons longtemps à partager notre ferveur pour la science, la randonnée et la bière!

Merci à Daniel Maillard pour sa disponibilité et ses conseils avisés malgré la distance. Même si nous n'avons pas eu beaucoup l'occasion d'interagir souvent, j'ai beaucoup apprécié nos discussions et je le remercie pour sa confiance et sa bienveillance.

J'ai aussi une grosse pensée pour mes collègues de l'ONCFS. Jean Michel Jullien et Thibaut Amblard pour le travail titanesque de capture et marquage des ongulés sur la réserve de Chasse et de Faune Sauvage, qui est la base d'absolument toutes nos études. Mais surtout je les remercie pour leur partage d'expérience sur le terrain et leur bonne humeur lors des sessions de captures et des soirées aux chalets d'alpage. A Gières, toute l'équipe m'a accueilli avec enthousiasme et je me suis tout de suite senti intégré dans cette bonne humeur quotidienne surtout lors des repas animés de fin d'année. Une pensée particulière pour Thierry Chevrier avec qui j'ai partagé des sorties diurnes et nocturnes en Bauges à la recherche de nos amis ongulés (ou de leurs traces). A Juvignac, Je remercie également Dominique Dubray pour son aide et son expérience dans la technologie GPS; Katia Martinez pour sa gentillesse, sa réactivité et sa patience pour m'aider à comprendre les méandres de l'administration. Je

remercie plus généralement l'ONCFS pour avoir financé ma thèse et également tous les collègues des autres unités de recherche et de l'administration que j'ai rencontrés à diverses occasions.

Au LECA Chambéry, mon second chez moi, vu le temps que j'y ai passé depuis à mon arrivée en 2007, je souhaite exprimer ma gratitude à Christiane Gallet pour sa gentillesse et sa bonne humeur. Je souhaite à tout le monde d'avoir une directrice aussi humaine et agréable avec qui partager la gourmandise pour les gâteaux et le thé vert. Ces compliments peuvent être étendus à toute l'équipe avec qui j'ai partagé de très bons moments que ce soit au laboratoire ou lors des échantillonnages d'eau, de plantes, de crottes ou d'amphibiens. Un grand merci à : Jean Noël Avrillier, Nadine Cristina, Sébastien Ibanez, Annie Millery, François Pellissier, Nathalie Tissot, Glenn Yannick, et les nombreux post-doctorants, ATER et stagiaires avec qui j'ai collaborés. Je remercie bien entendu particulièrement la bande de thésards qui m'ont supporté dans ce grand bureau et avec qui j'ai partagé plus que de la science. Je suis le 1^{er} arrivé dans ce bureau en tant que stagiaire et à priori je serai le dernier à en partir! Merci à Claire Redjadj, Tony Dejean, Pénélope Lamarque, Pascal Marchand, Marjorie Bison et Tiphaine Lefebvre. J'ai beaucoup appris à votre contact tant scientifiquement qu'humainement et j'espère que nous garderons le contact où que nous soyons dans l'avenir. Je remercie également tous mes collègues du Leca Grenoble avec qui j'ai eu l'occasion de collaborer ou simplement discuter.

Je remercie aussi mes collègues de l'alliance LECARRETEL avec qui nous enrichissons nos horizons lors des repas à la cafétéria, des barbecues ou des tournois de volley-ball! Florent Arthaud, Elodie Billard, Etienne Dambrine, David et Elise Etienne, Jim Felix Faure, Victor Frossard, Emilie Lyautey, Camille Thomas, Julie Toury, et tous les autres).

Pendant cette thèse j'ai aussi eu la chance de collaborer avec des chercheurs en sociologie du laboratoire EDYTEM. J'ai ainsi appris de nouvelle façon d'appréhender les choses, ce que je trouve riche d'enseignement. Je tiens à remercier Clémence Perrin Maltère et Laine Chanteloup pour nos échanges et notre envie commune de travailler ensemble.

Je remercie le Parc Naturel Régional du massif de Bauges avec qui j'ai collaboré depuis de nombreuses années sous l'étiquette du LECA de l'ONCFS ou du CREA. En particulier, c'est un plaisir de travailler avec Jean François Lopez et Pascal Erba.

Enfin, je souhaite exprimer ma gratitude à ma famille pour tout le soutien qu'elle m'apporte : Mes parents qui m'ont toujours encouragé et aidé pour faire ce que je souhaitais dans la vie et m'avoir fait découvrir la montagne, et les milieux naturels en général, lors de nos excursions. Mes frères pour leur enthousiasme et leurs encouragements. Se retrouver ensemble malgré les distances qui nous séparent et toujours un moment privilégié.

Mes derniers remerciements sont pour ma petite famille. Jessica qui m'a toujours soutenu par son amour pendant ces 3 ans pas toujours faciles, ma fille Janis qui est ébloui par son papa qui "travaille sur les chamois et qui connaît toute la nature" et mon petit dernier, Aeden, qui me booste à coup de sourires. Merci à vous trois pour toutes ces petites joies qui rendent les difficultés bien plus légères à surmonter.

Table des matières

Partie I - Contexte et cadre scientifique	1
<i>Chapitre 1 - Contexte et problématique</i>	<i>3</i>
1.1. Des modifications majeures à l'échelle planétaire	3
1.2. La connaissance du comportement spatial un outil indispensable pour une gestion conservatoire de la biodiversité animale	4
1.3. Les grands herbivores : Au centre des écosystèmes et support de nos sociétés	6
1.4. Succès et futurs challenges dans la gestion des grands herbivores	8
<i>Chapitre 2 - Etat de l'art et principes théoriques</i>	<i>13</i>
2.1. De l'origine du comportement des espèces à la complexité des choix individuels	13
<i>Le comportement le mieux adapté</i>	<i>13</i>
<i>Le paysage de la peur : coût de la perception et risque réel</i>	<i>16</i>
<i>Le paysage des interactions : survivre avec les autres</i>	<i>18</i>
2.2. Sélection d'habitat chez les grands herbivores	21
<i>Niche écologique et sélection d'habitat</i>	<i>21</i>
<i>Le paysage alimentaire : compromis entre besoins et contraintes</i>	<i>23</i>
2.3. Objectif et structure de la thèse	28
<i>Chapitre 3 - Modèle biologique et méthodologie générale</i>	<i>31</i>
5.1. Le massif des Bauges : un site privilégié pour l'étude spatiale des grands herbivores	31
<i>Le massif des Bauges</i>	<i>31</i>
<i>La Réserve Naturelle de Chasse et de Faune Sauvage (RNCFS)</i>	<i>33</i>
5.2. Le chamois	36
<i>Taxonomie et distribution du genre Rupicapra</i>	<i>36</i>
<i>Biologie du chamois et état des connaissances</i>	<i>37</i>

Partie II - Ressource alimentaire du chamois

- Sélection et impact sur la population 43

Chapitre 4 - Through the taste buds of a selective herbivore: Modeling foodscape helps reframing the forage maturation hypothesis. (article 1) 45

Chapitre 5- Revisiting the spatio-temporal functional response in habitat selection in large herbivores: a matter of resource variability? (article2) 89

Chapitre 6 - Habitat quality as a source of variation of a highly canalized fitness component in a large herbivore (article 3) 117

Partie III - Impact des activités humaines sur l'utilisation de l'espace du chamois 141

Chapitre 7 - Mesurer et cartographier le dérangement 143

5.3. L'interaction homme-faune dans le massif de Bauges 143

5.4. Caractérisation spatio-temporelle du dérangement 145

Chapitre 8 - Responding to the ebb and flow of hikers: fine scale habitat selection and movements of chamois in summer (article 4) 149

Chapitre 9 - Autres dérangements, autres problématiques : Résultats préliminaires 177

11.1.Le ski de randonnée : dérangement lors d'une période difficile 177

Contexte et problématique 177

Dérangement temporel : résultats préliminaires 179

11.2.La chasse : perception complexe pour les animaux 181

La chasse dans la RNCFS 181

Les différentes perceptions de la chasse : résultats préliminaires 182

Partie IV - Conclusion générale et perspectives 189

Chapitre 10 - Synthèse des résultats implications pour la gestion et perspectives 191

12.1.L'importance de la sélection des ressources alimentaires 192

12.2.Vivre dans un milieu toujours plus anthropisé 194

12.3.Implication pour la gestion des populations et des usagers de la montagne 195

12.4.Perspectives de recherche 197

Bibliographie 203

Autres communications 243

Article court de colloque

- A. Duparc, A., P. Marchand, M. Garel, D. Dubray, J. M. Jullien, D. Maillard, and A. Loison. 2014. Apports des colliers GPS en écologie : comparaison des mouvements et de la sélection de l'habitat chez 2 ongulés de montagne, le chamois et le mouflon. Pages 1–6, *Actes de la conférence SAGEO*. Grenoble, France.

Articles collaboratifs

- B. Marchand, P., M. Garel, G. Bourgoïn, A. Duparc, D. Dubray, D. Maillard, and A. Loison. submitted. Combining familiarity and landscape features helps break down the barriers between movements and home ranges in a non-territorial large herbivore. *Journal of Animal Ecology*. In revision (second)
- C. Chanteloup, L., C. Perrin-Malterre, A. Duparc, and Loison, A. 2015. Construire l'interdisciplinarité dans les recherches sur l'environnement : la mise en œuvre du programme de recherche « sports de nature et faune sauvage ». *Sciences de la société*. 96:85–101.
- D. Chanteloup, L., C. Perrin-Malterre, A. Duparc, and Loison, A. 2016. Quel point de vue sur les espaces partagés entre humains et animaux sauvages. *Espaces et sociétés* 1:33–47.

Posters

- E. Apports des colliers GPS en écologie : Comparaison des mouvements et de la sélection de l'habitat chez deux ongulés de montagne, le chamois et le mouflon. 2014. Colloque SAGEO, Grenoble.
- F. The typology of habitat use in mountain-dwelling ungulate: Chamois (*Rupicapra rupicapra*) as a case study. 2015 Journée des doctorants, Université Grenoble Alpes.

Vulgarisation scientifique

- G. Défi Chamois : jeu de société pédagogique sur l'utilisation de l'espace du chamois

Contribution aux articles

Article 1 : Through the taste buds of a selective herbivore: Modeling foodscape helps reframing the forage maturation hypothesis.

Antoine DUPARC : Initiation du sujet de l'article, mise au point du protocole et récolte des données de végétation (Duparc et al. 2012), gestion de la base de données GPS, analyses et interprétation de données et modélisation du foodscape, rédaction du 1^{er} draft, révision critique, soumission.

Anne Loison : interprétation des données, rédaction, révision critique, encadrement.

Mathieu Garel : interprétation des données, rédaction, révision critique, encadrement.

Daniel Maillard : révision critique, encadrement.

Pascal Marchand : gestion de la base de données GPS, rédaction à partir du 1^{er} draft, révision critique.

Dominique Dubray : gestion de la base de données GPS, révision critique.

Thibaut Amblard et Jean Michel Jullien : Récolte de données sur le terrain (marquage, observation), Gestion de la base de données capture, relecture critique.

Article 2 : Revisiting the spatio-temporal functional response in habitat selection in large herbivores: a matter of resource variability?

Antoine DUPARC : Initiation du sujet de l'article, mise au point du protocole et récolte des données de végétation (Duparc et al. 2012), gestion de la base de données GPS, analyse et interprétation de données et modélisation du foodscape, rédaction du 1^{er} draft, révision critique.

Anne Loison : interprétation de données, rédaction, révision critique, encadrement.

Mathieu Garel : interprétation de données, rédaction, révision critique, encadrement.

Daniel Maillard : révision critique, encadrement.

Pascal Marchand : gestion de la base de données GPS, rédaction à partir du 1^{er} draft, révision critique.

Dominique Dubray : gestion de la base de données GPS, révision critique.

Thibaut Amblard et Jean Michel Jullien : Récolte de données sur le terrain (marquage, observation), Gestion de la base de données capture, révision critique.

Article 3 : Habitat quality as a source of variation of a highly canalized fitness component in a large herbivore.

Antoine DUPARC : Initiation du sujet de l'article, gestion de la base de données GPS, analyse de données (partie spatiale), rédaction de la partie méthodes et résultats sur la partie spatiale, révision critique à partir du 1^{er} draft.

Quentin Richard : rédaction du 1^{er} draft, analyse de données (partie démographie), révision critique.

Anne Loison : Initiation du sujet de l'article, analyse de données, rédaction, révision critique, encadrement.

Mathieu Garel : Initiation du sujet de l'article, analyse de données, rédaction, révision critique, encadrement.

Carole Toïgo : révision critique.

Article 4 : Responding to the ebb and flow of hikers: fine scale habitat selection of chamois in summer.

Antoine DUPARC : Initiation du sujet de l'article, mise au point du protocole et récolte des données de scans, gestion de la base de données GPS, analyse et interprétation de données, rédaction, révision critique.

Anne Loison : Initiation du sujet de l'article, mise au point du protocole et récolte des données de scans, interprétation de données, rédaction, révision critique, encadrement

Mathieu Garel : Initiation du sujet de l'article, interprétation de données, rédaction, révision critique, encadrement

Clémence Perrin-Malterre : mise au point du protocole et récolte des données de scans, révision critique, collaboration interdisciplinaire projet homme/faune.

Laine Chanteloup : mise au point du protocole et récolte des données de scans, révision critique, collaboration interdisciplinaire projet homme/faune.

Daniel Maillard : révision critique, encadrement

Pascal Marchand : gestion de la base de données GPS, interprétation de données, révision critique

Dominique Dubray : gestion de la base de données GPS, révision critique

Thibaut Amblard et Jean Michel Jullien : Récolte de données sur le terrain (marquage, observation), Gestion de la base de données capture, révision critique.

Article de colloque (appendice A) : apports des colliers GPS en écologie : comparaison des mouvements et de la sélection de l'habitat chez 2 ongulés de montagne, le chamois et le mouflon.

Antoine DUPARC : Initiation du sujet de l'article, gestion de la base de données GPS, analyse et interprétation de données et modélisation du foodscape, rédaction du 1^{er} draft, révision critique, soumission.

Anne Loison : interprétation de données, révision critique, encadrement

Mathieu Garel : interprétation de données, révision critique, encadrement

Daniel Maillard : révision critique, encadrement

Pascal Marchand : gestion de la base de données GPS, révision critique

Dominique Dubray : gestion de la base de données GPS, révision critique

Jean Michel Jullien : Récolte de données sur le terrain (marquage, observation), Gestion de la base de données capture, révision critique.

Article collaboratif (appendice B) : Combining familiarity and landscape features helps break down the barriers between movements and home ranges in a non-territorial large herbivore.

Antoine DUPARC : interprétation des données, révision critique.

Pascal Marchand : Initiation du sujet de l'article, gestion de la base de données GPS, analyse et interprétation de données, rédaction du 1^{er} draft, révision critique, soumission.

Anne Loison : interprétation de données, révision critique, encadrement

Mathieu Garel : interprétation de données, rédaction, révision critique, encadrement

Daniel Maillard : révision critique, encadrement

Gilles Bourgoin : interprétation des données, révision critique

Dominique Dubray : gestion de la base de données GPS, révision critique

Article collaboratif (appendice C) : Construire l'interdisciplinarité dans les recherches sur l'environnement : la mise en œuvre du programme de recherche "sports de nature et faune sauvage".

Antoine DUPARC : discussion préalable, révision critique.

Laine Chanteloup : **Clémence Perrin-Malterre** : Initiation du sujet de l'article, mise au point du protocole et récolte des données, analyse et interprétation de données, rédaction du 1^{er} draft, révision critique, soumission.

Clémence Perrin-Malterre : Initiation du sujet de l'article, mise au point du protocole et récolte des données, analyse et interprétation de données, rédaction, révision critique.

Anne Loison : discussion préalable, révision critique.

Article collaboratif (appendice D) : Quel point de vue sur les espaces partagés entre humains et animaux sauvages.

Antoine DUPARC : discussion préalable, révision critique.

Laine Chanteloup : **Clémence Perrin-Malterre** : Initiation du sujet de l'article, mise au point du protocole et récolte des données, analyse et interprétation de données, rédaction du 1^{er} draft, révision critique, soumission.

Clémence Perrin-Malterre : Initiation du sujet de l'article, mise au point du protocole et récolte des données, analyse et interprétation de données, rédaction, révision critique.

Anne Loison : discussion préalable, révision critique.

Partie I

CONTEXTE ET CADRE SCIENTIFIQUE

Chapitre 1

Contexte et problématique

1.1. Des modifications majeures à l'échelle planétaire

Sommes-nous à l'aube d'une sixième extinction de masse ? Les preuves démontrant une accélération du taux d'érosion de la biodiversité à l'échelle planétaire sont maintenant pléthores (Barnosky et al. 2011, Ceballos et al. 2015) et il ne fait désormais plus aucun doute que l'écosystème Terre est en déséquilibre. Même en minimisant les effets à l'extrême, le taux d'extinction est au moins 100 fois supérieur à la normale (Ceballos et al. 2015). Malgré tout, nous ne sommes pas encore à des niveaux d'extinctions comparables aux 5 crises majeures qu'a connu notre planète en 4,5 milliard d'années, the « Big Five » (Raup and Sepkoski Jr 1982), avec plus de 75% des espèces éteintes à chaque crise, mais l'ampleur et la vitesse du phénomène estimée actuellement nous en font prendre le chemin.

Les causes de cette perte de biodiversité sont nombreuses et ont comme point commun d'être dues en grande partie à l'Homme (Vitousek et al. 1997, Mace et al. 2008, Ceballos et al. 2015), soit directement comme la surexploitation des plantes et des animaux dans leur milieu naturel (Rosser and Mainka 2002) - *e.g.* 31.4 % des stocks piscicoles mondiaux sont considérés surexploités, mais cela représente 59 % en Méditerranée et en mer Noire (Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO) 2016a) -, soit indirectement par des actions anthropiques sur le milieu. A court et moyen terme, le changement d'usage des terres (Foley et al. 2005, Lindenmayer et al. 2012), la fragmentation (Haddad et al. 2015) et la destruction des habitats (Matson et al. 1997) sont les facteurs principaux de déplétion et de disparition d'espèces (Fahrig 2003, Rands et al. 2010, Pereira et al. 2010). Rien que sur la période 2000-2010, en milieu tropical, 7 millions d'hectares de forêt ont été perdus en faveur des terres cultivées, avant tout pour subvenir au besoin alimentaire de la population mondiale en forte croissance (Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO) 2016b). L'intensification de l'agriculture et de l'industrie a aussi entraîné une pollution croissante des sols par les pesticides, métaux lourds et autres produits chimiques ayant des effets délétères sur la faune et la flore (Relyea 2009, Geiger et al. 2010, Köhler and Triebkorn 2013). *En sus*, l'augmentation ces dernières décennies des trafics fluviaux, marins, terrestres et aériens a

facilité l'introduction des espèces dites « invasives », qui par le biais de la compétition prennent la place des espèces autochtones et contribuent ainsi largement à la diminution de la diversité (Clavero and Garcia-Berthou 2005, Molnar et al. 2008, Seebens et al. 2013, Banks et al. 2015). L'impact des activités humaines est tel que nous avons même fini par influencer le climat à l'échelle planétaire (IPCC 2014). La Terre a ainsi vu sa température moyenne de surface (continents et océans compris) augmenter de 0.85 [0.65 ; 1.06] °C sur la période 1880 à 2012 avec une accélération du réchauffement depuis 1950 (0.12 [0.08 ; 0.14] °C par décennie). Le phénomène de « changement climatique » engendre d'ores et déjà une cascade d'effets sur les espèces (Walther et al. 2002, Parmesan 2006) : perte d'habitat (Hughes et al. 2003, Derocher et al. 2004), changement de distribution (Thuiller et al. 2005, Gottfried et al. 2012), migration altitudinale (Walther et al. 2005, Lenoir et al. 2008) ou latitudinale (Hickling et al. 2006), sédentarisation de certains migrants (Wilcove 2008, Wilcove and Wikelski 2008), développement de certaines maladies (Harvell et al. 2002). A plus long terme, ces changements pourraient s'accroître, selon les décisions politiques et économiques prises dès à présent (IPCC 2014).

1.2. La connaissance du comportement spatial un outil indispensable pour une gestion conservatoire de la biodiversité animale

Tous ces bouleversements ont amené l'Homme à prendre de plus en plus conscience de la valeur de la biodiversité notamment au travers des services rendus à l'humanité par les écosystèmes (Ehrlich and Mooney 1983). La notion de service écosystémique a alors été définie comme les bénéfices que l'homme retire des écosystèmes (Palmer et al. 2004, Schröter et al. 2005, Lamarque et al. 2011). La nature contribue en effet à la fois à la subsistance (eau, nourriture, matériaux), la santé (contrôle des maladies, pharmacopée), la résilience (recyclage de nutriments), la sécurité (régulation du climat, des cours d'eau), le bien-être et les relations-sociales des êtres humains (Daily 1997). En 2005, le rapport de l'Evaluation des Ecosystèmes pour le millénaire a été un tournant dans la prise de conscience des pouvoirs publics et a réaffirmé le besoin de connaissances scientifiques pour stopper, ou du moins atténuer cette dégradation de nos écosystèmes et de la biodiversité associée (Millennium Ecosystem Assessment 2005). Un développement durable de nos sociétés qui intègre une approche conservatoire des milieux naturels ne peut en effet être menée à bien qu'à la condition de comprendre les relations entre les êtres vivants et leurs habitats.

La première information que donne un être vivant lorsqu'on le rencontre est sa présence. Cette localisation dans l'espace et le temps est déjà, pour nous scientifiques, riche d'enseignement puisqu'elle informe sur les conditions de vie et les habitats utilisés par l'espèce pour survivre et se reproduire. Bien sûr, au-delà de sa présence dans un milieu adéquate, la pérennité d'une population dépend aussi du nombre d'individus qui la compose et des fluctuations de son abondance, en d'autres termes de sa démographie (Mace et al. 2008).

Chez les animaux, de nombreuses études ont démontré que la dynamique des populations est intimement liée à l'utilisation de l'espace par les individus qui la constituent (Sutherland 1996, Gunnarsson et al. 2005, McMahon and Matter 2006, DeCesare et al. 2014) car la qualité des habitats utilisés influence directement sur leur taux de survie et leur performance reproductive (MacArthur and Pianka 1966, White 1983, Gaillard et al. 2010). Or l'utilisation de l'habitat par un animal est le résultat de choix complexes multifactoriel et multi-échelles qui sont résumés sous le terme de comportement spatial (Davies et al. 2012). Ce dernier comprend aussi bien le comportement de prise alimentaire (du choix de l'habitat, à celui des patches d'alimentation et des plantes ; Mittelbach 1981, Hanley 1982) que les comportements anti-prédateur (Lind and Cresswell 2005) et les comportements sociaux (Rosenzweig 1981, Fletcher 2007).

Aux contraintes environnementales, il faut ajouter de plus en plus, les contraintes anthropiques dues au développement exponentiel des populations humaines et de leurs activités (voir section 1.1). La présence humaine dans les milieux naturels n'est pas sans conséquences sur le comportement spatial des animaux, car elle vient complexifier les décisions des animaux, en ajoutant de nouvelles contraintes, comme les infrastructures (route, chemin), les exploitations agricoles (cultures et élevage) et forestières ou les activités de nature (randonnée, chasse, tourisme), à prendre en compte pour continuer à survivre et se reproduire dans de bonnes conditions (voir section 2.1).

En fin de compte, comprendre le comportement spatial d'une espèce permet d'une part de connaître ses besoins en ressources (nourriture, refuge) et ses réactions vis-à-vis des prédateurs et des perturbations anthropiques du milieu, tout cela dans le but d'avoir une gestion des populations plus en adéquation avec nos sociétés humaines.

1.3. Les grands herbivores : au centre des écosystèmes et support de nos sociétés

Parmi tout le règne animal, les grands herbivores, *i.e.* tous les herbivores d'un poids supérieur à 2 kg (Ritchie and Olf 1999, Olf et al. 2002, Fritz & Loison 2006), sont présents dans tous les grands biomes (Ripple et al. 2015) et représentent un fort enjeu de gestion car ils sont d'une grande importance écologique, économique, sociale et culturelle pour nos sociétés (Gordon et al. 2004).

Tout d'abord, ils sont un maillon central (**Figure 1a**) dans les réseaux trophiques entre les producteurs primaires (les végétaux) et les consommateurs secondaires (les prédateurs) (Hopcraft et al. 2010). En tant que consommateurs primaires, les grands herbivores influencent la diversité, la composition, la structure et la dynamique de la végétation (Olf and Ritchie 1998, Côté et al. 2004, Bakker et al. 2006). En effet, ils consomment les plantes sur une large gamme d'abondance et de qualité (**Figure 1b**) en se répartissant dans les milieux selon leur régime alimentaire (voir section 2.2), en partie déterminé par leur poids et leur taille (Jarman 1974, Demment and Soest 1985, Hofmann 1989, Clauss et al. 2003). Ils influencent aussi plus largement les propriétés physico-chimiques de l'environnement qui les entoure par leur présence, e.g. piétinement, fèces, (Hobbs 1996, Bardgett et al. 1998, Danell et al. 2006), induisant une cascade trophique à l'échelle de l'écosystème tout entier (Knight et al. 2005, Foster et al. 2014, Ripple et al. 2015, Daskin and Pringle 2016). Les grands herbivores sont donc à juste titre considérés comme des ingénieurs des écosystèmes (Jones et al. 1994, Danell et al. 2006, Putman et al. 2011) car ils structurent les paysages, mais aussi comme des espèces "clé de voûte" ("key-stone species", Mills et al. 1993), *i.e.* indispensables à la stabilité des écosystèmes.

L'intensité de leurs impacts, négatifs (Milchunas et al. 1998, Wardle et al. 2001, Mysterud 2006) ou positifs (Belsky 1992, Collins et al. 1998), sur les milieux est principalement dépendante de leur densité, elle-même dépendante de la productivité, de la prédation, naturelle ou anthropique (Skogland 1991, Creel and Christianson 2008, Hopcraft et al. 2010) et des maladies (Scott 1988, Loison et al. 1996, Smith et al. 2009).

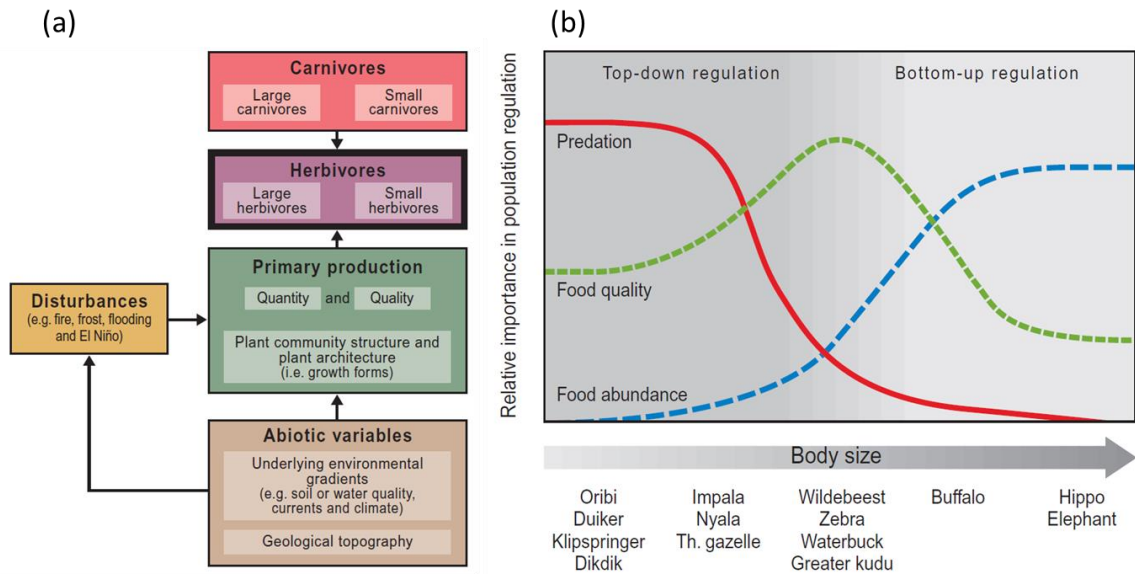


Figure 1 : L'importance des herbivores dans les réseaux trophiques. (a) Position des grands herbivores dans le réseau trophique. Dans ce réseau trophique classique, les herbivores sont régulés par des processus descendants, tels que les prédateurs et par des processus ascendants, tels que les producteurs primaires. (b) Facteurs de régulation des populations d'ongulés. Les plus grands herbivores ont tendance à être régulés par l'abondance de nourriture alors que les herbivores de taille inférieure seraient régulés par la qualité de la nourriture. Les herbivores les plus petits seraient régulés principalement par la prédation. D'après Hopcraft et al. (2010).

Les populations de grands herbivores sont ainsi régulées à la fois par des mécanismes de type ascendant ("bottom-up") et de type descendant ("top-down"), dont l'impact respectif est fortement lié à la taille de l'espèce (Olf et al. 2002, Hopcraft et al. 2010, Figure 1b, Gandiwa 2013). Cependant, de par leur caractère longévif, la dynamique des grands herbivores est rendue encore plus complexe car elle est soumise à de multiples sources de variation (Gaillard et al. 2000): stochasticité environnementale (Saether 1997), densité-dépendance (Bonenfant et al. 2009), effets cohortes (Gaillard et al. 2003), effets maternels (Loison et al. 2004). Ainsi les grands ongulés, qui ont une place centrale dans les écosystèmes, sont un enjeu de gestion et de conservation primordial pour l'ensemble des organismes, animaux et végétaux, avec lesquelles ils cohabitent.

D'autre part, les grands herbivores sont une ressource naturelle essentielle pour l'homme dans de nombreux pays du monde (cf. définition de service éco-systémique section 1.2). Il a été estimé que 1 milliard d'êtres humains utilisent de la viande d'animaux sauvages (terrestres et marins) pour leur subsistance (Milner-Gulland and Bennett 2003, Brashares et al. 2014). Dans les pays où vivent de grands herbivores charismatiques (ex : Eléphant, Rhinocéros), ils représentent en plus une part importante de l'économie en attirant de nombreux touristes de loisir (Lindsey et al. 2007) ou pour la chasse (Harris and Pletscher 2002, Palazy et al. 2012, Chanteloup 2013). Ils rendent en outre d'autres services éco-systémiques (Hobbs 1996, Ripple et al. 2015) comme la dispersion des graines (Poulsen et al.

2013), la diminution des risques d'incendies (Hobbs 1996), et font partie intégrante de la culture locale. A titre d'exemple, le renne a une grande importance sociale pour le peuple Lapon : élevage, cadeau de cérémonie, symbole de richesse (Cabouret 1991). Tous ces éléments démontrent l'importance de la mise en œuvre de mesures de gestion des milieux naturels et des espèces qui maintiennent les services éco-systémiques rendus par les grands herbivores à notre société.

1.4. Succès et futurs challenges dans la gestion des grands herbivores

Une grande partie de la diversité des grands herbivores est directement menacée à l'échelle mondiale par les changements globaux (voir détails section 1.1), malgré la prise de conscience de l'importance de ces animaux. Selon L'Union International de Conservation de la Nature (IUCN), 44 des 74 plus grands herbivores terrestres (60%) ont un statut menacé d'extinction (dont 12 en danger critique ou éteinte en milieu naturel, Ripple et al. 2015, IUCN 2016). La grande majorité des espèces menacées réside sur les continents Africain et Asiatique contre seulement 1 seule espèce en Europe (Bison européen, *B. bonasus*). La principale raison de cette différence est que l'Europe a déjà perdu une partie de sa diversité de grands herbivores (5 espèces d'ongulés) à la fin du Pléistocène vraisemblablement en raison de l'arrivée de l'homme moderne (Sandom et al. 2014). Depuis cette période, les populations de grands herbivores, qui seront réduits dans ce manuscrit aux grands ongulés, ont diminué en raison du développement de l'agriculture et de la chasse conjointement à l'augmentation de la population humaine (Loison et al. 2003, Apollonio et al. 2010, Maillard et al. 2010, Linnell and Zachos 2011). La fin du 19^{ème} siècle correspond à la période où l'ensemble des populations sauvages est à son minimum en raison d'une pression anthropique élevée. L'exemple le plus flagrant en Europe est la quasi-disparition du bouquetin (*Capra Ibex*), une espèce endémique des Alpes, dont seul un noyau subsistait dans les réserves de chasse royale italienne (Linnell and Zachos 2011). A partir de ce moment, l'Europe a pris conscience de la valeur de ces populations, et des mesures visant à augmenter la distribution et l'abondance des populations de grands ongulés ont vu le jour, que ce soit par la mise en place de mesures d'encadrement de la chasse (périodes limitées : loi du 2 mars 1844 et 1er plans de chasse conseillés : loi 63-754 du 30 juillet 1963, Estève 2004), la réintroduction d'espèces natives (Bouquetin des Alpes : Gauthier and Villaret 1990, Bison européen : Pucek et al. 2004, Krasińska and Krasiński 2013) ou la création de réserve de chasse (Trouvilliez 1997). L'introduction d'espèces exogènes, comme le mouflon (*Ovis gmelini musimon x Ovis sp.*,

Uloth 1972) et le cerf sika (*Cervus nippon*, Bartoš 2009), pour diversifier cette guilda a aussi eu lieu au cours du XX^{ème} siècle. En parallèle, la reforestation (Cinotti 1996, Chalvet 2011, ONF 2016), la déprise agricole (Ministère de l’Agriculture, de l’Agroalimentaire et de la Forêt 2015) et la quasi-disparition des prédateurs naturels (Breitenmoser 1998, Jedrzejewski et al. 2011) ont permis aux populations d’ongulés de se développer fortement pour atteindre des densités importantes. En Scandinavie, le nombre d’élans (*Alces alces*) est 3 à 5 fois plus important qu’il y a 30 ans (Solberg and Saether 1999). En France, les prélèvements annuels de chasse ont été multipliés par 4 pour le chamois et l’isard, par 10 pour le cerf élaphe et le chevreuil et par 14 pour le sanglier (**Figure 2**). Même si les statistiques de prélèvements ne constituent pas un indice d’abondance très fiable dans un situation d’une chasse soumise à quota, avec un nombre de chasseurs changeant, et un effort de chasse non quantifié (Morellet et al. 2011), ceci reflète néanmoins avec certitude une forte augmentation des populations de ces espèces, dont l’aire de distribution a augmenté en parallèle. Le succès de toutes ces mesures de gestion est spectaculaire comme en témoigne aussi l’augmentation importante des aires de distribution de ces grands ongulés en France (**Figure 3**).

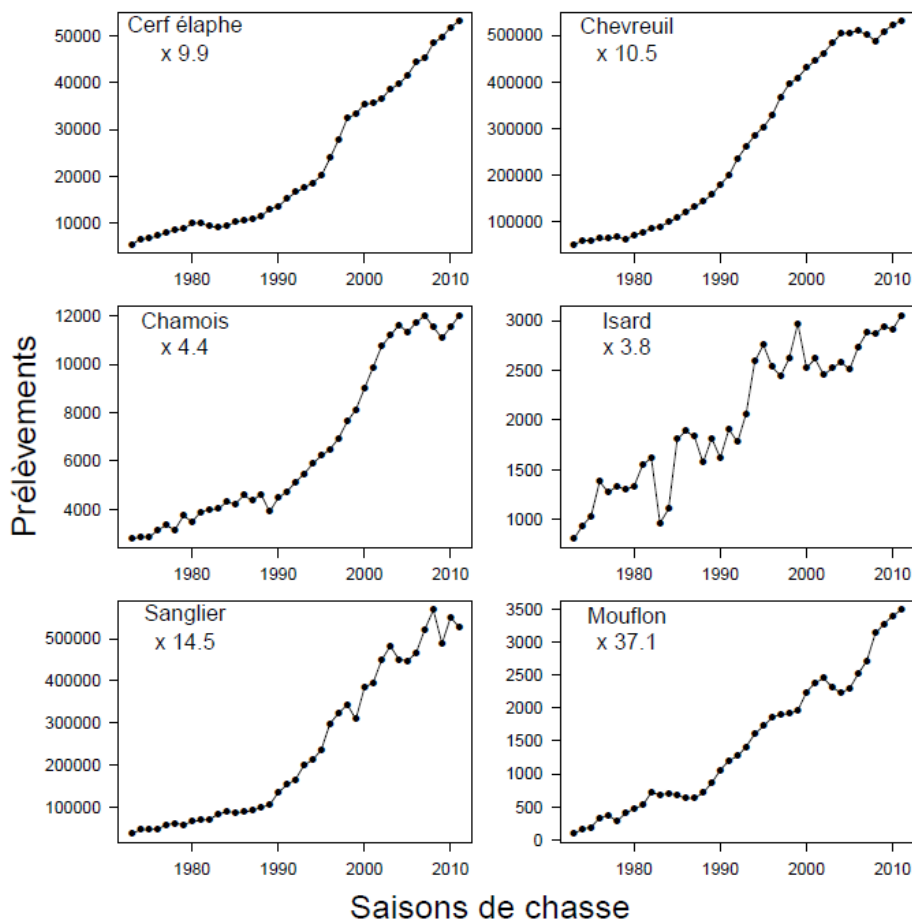


Figure 2 : Evolution des tableaux de chasse des principaux ongulés sauvages présents en France entre 1973 et 2015 (Source : Réseau ongulés sauvages – ONCFS/FNC/FDC). Les facteurs multiplicateurs correspondent à l’augmentation des prélèvements par rapport à 1973. D’après Marchand et al. (2013a).

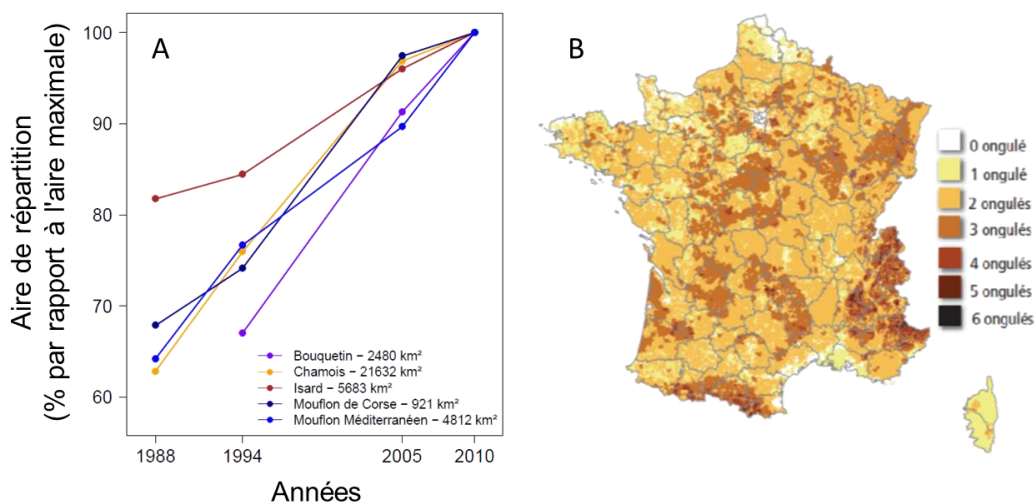


Figure 3 : A : Evolution de l'aire de répartition des ongulés de montagne français entre 1988 et 2010 en % de l'aire maximale (surfaces estimées en 2010 en légende). D'après Marchand et al. (2013a). B : Nombre d'espèces d'ongulés sauvages présentes par commune (en 2008). Source : Réseau ongulés sauvages – ONCFS/FNC/FD.

Ces augmentations exponentielles d'abondance des animaux et les évolutions d'usage du territoire dans nos sociétés ont fait naître de nouveaux enjeux de gestion (Côté et al. 2008), notamment en France (Maillard et al. 2010, Putman et al. 2011). Les animaux en grand nombre localement posent en effet à la fois des problèmes de sécurité, des risques sanitaires et ont des conséquences économiques importantes (Gill 1992, Bruinderink and Hazebroek 1996, Côté et al. 2004, Maillard et al. 2010, Putman et al. 2011). Les collisions routières impliquant des animaux en France ont ainsi été multipliées par 6 en 20 ans, et représentent un coût annuel estimé entre 115 et 180 millions € (Vignon and Barbarreau 2008). Les compensations des dégâts agricoles ont doublé entre 1990 et 2001 (Guibert 2007) et atteignent 38.2 millions d'euros en 2011 (source : ONCFS, www.oncfs.gouv.fr). Certaines forêts ont du mal à se régénérer du fait de la trop forte densité d'ongulés (Gill 1992, Reimoser and Gossow 1996, Tremblay et al. 2007, Flament and Hamard 2011). L'augmentation de l'aire de distribution des grands ongulés entraîne aussi de plus en plus de contacts avec les troupeaux domestiques avec qui ils partagent leurs ressources (Vavra et al. 1999, Chaikina and Ruckstuhl 2006, Zengeya et al. 2015). En plus de la compétition pour le fourrage, cette promiscuité grandissante augmente fortement les risques de transmission de maladies, parfois transmissibles à l'homme (Gortázar et al. 2006, 2007) entre herbivores domestiques et sauvages, les populations sauvages pouvant alors se comporter comme des réservoirs de ces maladies. A titre d'exemple, la tuberculose bovine peut infecter le cerf élaphe, la peste porcine (Rossi et al. 2005) le sanglier (Hars et al. 2006, Gortázar et al. 2012) et la brucellose, ou fièvre de Malte, le bouquetin des Alpes (Hars et al. 2013). Pour ces maladies, la détection d'un animal malade dans les troupeaux

domestiques entraîne l'abattage du troupeau tout entier par mesure de précaution. En revanche, cette même détection chez un animal sauvage est beaucoup plus complexe à traiter car l'abattage de la population locale n'est souvent pas possible ou difficilement réalisable (difficulté logistique, statut de protection, Hars et al. 2015).

Par ailleurs, l'utilisation du territoire est en plein bouleversement en France, et rend donc complexe le travail des gestionnaires des populations de grands herbivores. La France est la 1^{ère} destination touristique mondiale avec près de 85 millions de visiteurs en 2015, dont 8% des séjours (en 2011) sont motivés par la visite des espaces naturels, ce qui représente 12 millions de nuitées par an (source : ministère de l'environnement, www.developpement-durable.gouv.fr). A cela, s'ajoutent les 20 millions de français qui pratiquent un sport de nature (source : ministère des sports, www.sports.gouv.fr). Le nombre de personnes qui utilisent la nature ainsi que les infrastructures issues de cette économie (commerce, hôtellerie, accueil du public) sont donc en forte augmentation. Ceci pose potentiellement des problèmes tels que des dérangements de la faune, la destruction d'habitats, soit directement, soit indirectement par le développement des infrastructures (Eagles et al. 2002, Braunisch et al. 2010, Newsome et al. 2012).

En parallèle de cet engouement pour les sports de nature, le nombre de chasseurs ne cesse de diminuer en France (1.2 millions en 2015 contre 2 millions en 1975), en raison de la désertification des campagnes, d'un coût élevé et d'une mauvaise image, bien que la France reste le pays comptant le plus de chasseurs en Europe. La Fédération Nationale des Chasseurs estimait, qu'en 2006, le budget moyen du chasseur s'élevait à 1.590 euros par an (permis, entretien des chiens, cotisation aux sociétés de chasse et arme comprise), soit une augmentation de 26% en 20 ans de 1986 à 2006 (source Fédération Nationale des Chasseurs : www.chasseurdefrance.com). La chasse subit aussi une mauvaise image vis-à-vis du grand public en raison d'une médiatisation souvent négative, comme les accidents de chasse, bien que ceux-ci diminuent d'année en année (source ONCFS : www.oncfs.gouv.fr). Il en résulte aujourd'hui, qu'en plus de diminution du nombre, 53% des chasseurs ont plus de 55 ans en 2016. Les prédateurs naturels des grands ongulés ayant pratiquement disparu en France (même si les populations de lynx et de loups sont en augmentation dans certaines régions), la chasse demeure le principal outil de gestion (gestion cynégétique) pour réguler les populations de gibiers.

Le nouvel enjeu de gestion consiste donc à trouver et conserver un équilibre entre les populations de grands ongulés, les usagers des territoires (chasseurs, agriculteurs, forestiers et grand public) et le milieu naturel. Actuellement, la régulation des grands ongulés consiste

surtout à diminuer le nombre d'individus par des plans de chasse basés sur une mesure d'abondance relative des populations (Williams et al. 2002, Morellet et al. 2007). Pour aller plus loin dans la gestion, il convient donc maintenant de mieux comprendre l'utilisation de l'habitat par les grands ongulés, leurs exigences alimentaires, leurs réponses comportementales vis-à-vis des changements dans leur environnement, dus aux activités humaines, et les conséquences de ces réponses sur les performances individuelles et la démographie de la population.

C'est dans ce contexte de changement et pour combler ce besoin de connaissances, qu'après avoir exposé la théorie, la méthodologie et le cadre de l'étude, nous présenterons notre étude sur l'impact des activités humaines et des ressources sur l'occupation de l'espace d'un ongulé de montagne, le chamois (*Rupicapra rupicapra*).

Chapitre 2

Etat de l'art et principes théoriques

Dans ce chapitre, nous présentons de manière synthétique l'ensemble des théories et connaissances qui ont été utilisées comme référence, testées, ou approfondies tout au long de notre étude. Nous commençons par retracer les fondements de la théorie sur l'écologie du comportement depuis ses débuts avec les modèles d'optimalité. Puis, nous décrivons les principaux facteurs influençant le comportement des animaux : le risque de prédation et les relations inter et intra-spécifiques. Dans un second temps, nous aborderons plus spécifiquement la sélection de l'habitat chez les grands ongulés en la définissant puis en détaillant les principales contraintes que subissent les animaux et qui déterminent leurs choix en terme d'utilisation de l'environnement.

2.1. De l'origine du comportement des espèces à la complexité des choix individuels

Le comportement le mieux adapté

Le but de l'écologie du comportement est de comprendre comment les comportements des individus répondent aux contraintes de l'environnement dans lequel ils vivent (Davies et al. 2012), et leur permettent de survivre et de se reproduire avec plus ou moins de succès. Pour comprendre véritablement les comportements, il est nécessaire connaître leur "origine" via la théorie de la sélection naturelle. Dans son ouvrage sur l'origine des espèces, Darwin (1859) définit la sélection naturelle, qui peut être résumée comme suit:

1. Les individus d'une même espèce diffèrent en termes de morphologie, physiologie et comportement, (*i.e.* il existe une variation intra-spécifique) ;
2. Une partie de cette variation est héréditaire. Autrement dit, les descendants ressemblent plus à leur parent qu'aucun autre individu de la même espèce ;
3. Il doit y avoir une compétition pour les ressources rares entre individus, comme la nourriture, un partenaire sexuel ou un espace de vie ;
4. Le résultat de la compétition est que certains individus, plus performants, engendrent plus de descendants que les autres. Ces descendants sont plus

efficaces dans la compétition pour les ressources rares et engendrent à leur tour plus de descendants et ainsi de suite... ;

5. Ainsi un changement dans l'environnement peut entraîner l'apparition d'autres individus mieux adaptés au nouvel environnement et induire une évolution.

Bien sûr Darwin n'avait pas connaissance des mécanismes de l'hérédité au moment où il a développé sa théorie. Depuis, la théorie de la sélection naturelle a été redéfinie au niveau génétique, les individus étant relégués au rang de véhicule temporaire par lequel le gène survit et se reproduit (Dawkins and Carlisle 1976). Néanmoins, même si la sélection naturelle agit au final sur la fréquence allélique des gènes, c'est par l'intermédiaire du phénotype, l'expression du gène, que la sélection naturelle opère. Le comportement des animaux joue donc bien un rôle primordial dans la sélection naturelle puisqu'il contribue directement à la performance individuelle (trouver de la nourriture, échapper au prédateur, trouver un partenaire sexuel) et ainsi, à la transmission de ses gènes aux générations futures. La capacité d'un individu à contribuer génétiquement aux générations futures par son succès reproducteur (taux de survie de ses descendants) est appelée la valeur adaptative ou fitness d'un individu (Parker et al. 1990).

Une fois ses implications prises en compte, on comprend vite que les choix qui caractérisent le comportement d'un animal devraient résulter d'un compromis qui intègre les multiples contraintes biotique et abiotique de l'environnement, tout en **maximisant sa valeur adaptative**. L'idée de comprendre le comportement par l'étude des bénéfices et des coûts (contraintes) qu'il implique, a donné lieu au développement de nombreux **modèles d'optimalité** ciblant souvent le comportement alimentaire, puisqu'il est directement lié au budget énergétique des individus, mais qui pourraient être appliqué à tous les aspects du comportement (Davies et al. 2012).

Ainsi la **théorie de l'approvisionnement optimal** ("optimal foraging theory") développée par de nombreux auteurs (Emlen 1966, MacArthur and Pianka 1966, Pyke et al. 1977, Stephens and Krebs 1986), suggère que le comportement alimentaire de chaque individu devrait tendre à maximiser ses gains nets en énergie par unité de temps en prenant en compte les contraintes du milieu qui influencent la recherche de nourriture, son obtention et son assimilation (Schoener 1971). Cependant, l'utilisation d'un patch d'alimentation par un animal entraîne une déplétion de la ressource exploitée, ce qui diminue le rendement dont peut bénéficier l'animal. Lorsque ce gain énergétique devient trop faible, l'animal devrait soit cibler une autre ressource dans ce même patch, soit changer de patch selon le meilleur rapport

coût/bénéfice (Schoener 1971, Charnov 1976). Le **théorème de la valeur marginale** prédit ainsi que l'utilisation d'un patch par un animal devrait se poursuivre tant que les gains dans celui-ci sont supérieurs au gain moyen sur l'ensemble des patches accessibles à l'animal (Charnov 1976, Searle et al. 2005).

Par ailleurs, ces 2 théories induisent de fait que le gain par unité de temps est dépendant de la disponibilité en ressources. Hollings (1959a) décrit le premier cette relation, appelée **réponse fonctionnelle**, en étudiant le taux de prédation par différentes espèces de micromammifères d'un ravageur du pin sylvestre (*Neodiprion sertifer*) en fonction de sa densité. Cette réponse a été élargie par la suite aux herbivores (White 1981, Short 1987) et parasites (Holling 1959b) qui peuvent être vus comme des prédateurs dont la proie (plante ou hôte) peut survivre (Sinclair et al. 2006). Pour la majorité des organismes, le taux de consommation (et donc le gain net) augmente en décélérant jusqu'à une asymptote en fonction de la densité des ressources (la réponse fonctionnelle de type II ; **Figure 4**), en raison du temps incompressible nécessaire pour manipuler, mastiquer et ingérer les proies (voir détails des types I à III de réponses fonctionnelles dans Hollings 1959a et Sinclair et al. 2006).

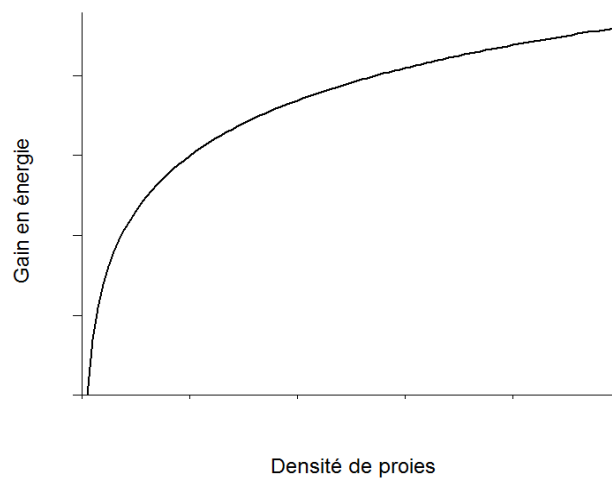


Figure 4 : Courbe théorique de la réponse fonctionnelle de type II (selon Hollings 1959a) reliant le gain en énergie des prédateurs à la densité de proies.

L'ensemble des comportements liés à l'alimentation sont primordiaux dans le sens où ce sont les seuls qui, si la disponibilité en nourriture est suffisante, amènent l'animal à acquérir plus d'énergie qu'il n'en dépense (White 1993). Tous les autres comportements (chercher un partenaire, prendre soin d'un jeune, éviter les prédateurs) entraînent inéluctablement une dépense sans gain d'énergie, bien qu'ils tendent à améliorer la survie et la reproduction. Les animaux sont donc contraints dans leur choix par une multitude de facteurs.

Le paysage de la peur : coût de la perception et risque réel

La majorité des animaux sont eux même la proie d'autres prédateurs. La prédation (au sens premier où la proie meurt) est particulièrement importante dans la nature car elle met instantanément fin à la survie de la proie et donc à sa contribution aux générations futures (Lima and Dill 1990). Du point de vue de l'évolution, l'importance de la prédation est si forte qu'une course à "l'efficacité" a lieu depuis l'origine des espèces entre proies et prédateurs (Dawkins and Krebs 1979, Davies et al. 2012), les premiers cherchant à se défendre et les seconds à être plus efficaces pour se nourrir. Ses adaptations et contre-adaptations successives, nommé coévolution, ont donné naissance à une grande diversité de comportements anti-prédateurs parfois associés à un changement physiologique, comme la couleur et le mimétisme ou le camouflage (Lima and Dill 1990, Lass and Spaak 2003, Caro 2005). Ces comportements anti-prédateurs sont si ancrés chez les animaux qu'ils perdurent même si le prédateur n'est plus présent dans l'environnement depuis plusieurs générations ("ghost of predator past", Byers 1997, Sheriff et al. 2010, Le Saout et al. 2015).

De nombreuses études ont démontré des adaptations comportementales résultant du compromis entre alimentation et **risque de prédation** (Lima and Dill 1990, Kotler 1997, McArthur et al. 2014). L'un des exemples les plus connus est l'expérimentation menée par Werner en 1983 sur les poissons. Les jeunes poissons se nourrissent aux endroits offrant moins de nourriture mais plus de couvert de protection en présence de prédateurs, en comparaison de jeunes de la même espèce naïf vis-à-vis de la prédation (Figure 5). En revanche, les adultes trop grands pour être la proie des prédateurs se nourrissent à découvert où se trouve la plus forte densité de nourriture (aux mêmes endroits que les jeunes poissons naïfs), en présence ou non de prédateurs (Werner et al. 1983). Cela démontre clairement que le risque de prédation est pris en compte dans le choix des sites d'alimentations, quitte à sélectionner des lieux moins favorables en terme de ressources alimentaires, mais beaucoup plus sûr pour la survie vis-à-vis des prédateurs (Brown and Kotler 2004, Creel et al. 2005). Outre l'évitement spatial (changement de lieu), les animaux peuvent aussi modifier leur rythme d'activités pour éviter les prédateurs temporellement et aller se nourrir sur les sites de ressource aux périodes où le risque est plus faible (Hernández and Laundré 2005, Valeix et al. 2009, Marchand et al. 2014). Le risque de prédation a aussi un impact sur la physiologie de l'animal (Knight and Gutzwiller 1995) : l'augmentation du stress (Arlettaz et al. 2007, Busch and Hayward 2009) et la diminution des défenses immunitaires (French et al. 2010) sont autant de conséquences, induites, délétères à la survie des animaux (Acevedo-Whitehouse and Duffus 2009) et à leur reproduction (Ellenberg et al. 2007).

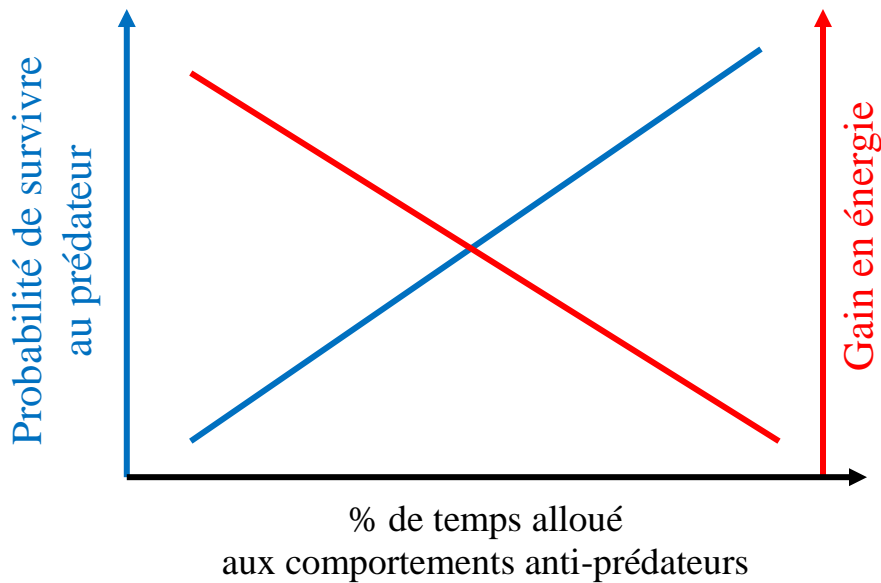


Figure 5 : Représentation théorique du compromis entre risque de prédation (en bleu) et alimentation (en rouge), en fonction du pourcentage de temps alloué aux comportements anti-prédateurs.

Le risque de prédation peut fluctuer de manière temporelle (saisonniers : prédateur hibernant ou prédateur nocturne) ou spatiale (prédateur migrateur). Il a ainsi été démontré que les animaux sont capables de non seulement percevoir le risque mais aussi d'**ajuster le temps alloué au comportement anti-prédateur** en fonction des variations de risque de prédation pour en minimiser le coût (Predation Risk Allocation Hypothesis, Lima et al. 1999, Ferrari et al. 2009). Les coûts induits par le risque de prédation, même si celui-ci est nul (cas d'un prédateur impotent), peuvent en effet être très importants, dépassant même les effets directs sur la dynamique de la population (Creel and Christianson 2008). Tout cela amène à l'émergence pour chaque animal d'un **paysage de la peur** ("Fearscape"), qui représente la perception spatiale du risque par l'animal dans l'environnement qu'il utilise (Laundré et al. 2001, 2010). Bien sûr, ce paysage peut évoluer au court du temps (dans le cadre d'un dérangement périodique par exemple) et des expériences vécues par l'animal.

En « écologie de la peur », l'homme tient une place particulière car son statut vis-à-vis de la faune varie selon son activité. Il peut en effet être un prédateur mortel via la chasse, mais la plupart du temps, son activité n'est pas directement létale pour la faune (touriste, sportif, exploitant agricole ou forestier). Pourtant, la majorité des animaux adoptent un comportement anti-prédateur en présence humaine, qu'elle représente un risque létal (chasse et collisions) ou non : on parle alors de **risque de dérangement** (Frid and Dill 2002). De nombreuses études ont déjà mis en évidence ce dérangement par la chasse pour de nombreux comportements, prouvant que cette activité est perçue comme à risque: le niveau de vigilance (Benhaiem et al.

2008, Benoist et al. 2013), la distance de fuite et d'autres caractéristiques des mouvements (Stankowich 2008, Thurfjell et al. 2013), le rythme d'activité, le budget-temps (Ohashi et al. 2013, Marchand et al. 2014) et l'utilisation de l'habitat (Sunde et al. 2009, Tolon et al. 2009, Said et al. 2012, Marchand et al. 2014). De même, plusieurs études ont démontré un effet des activités récréatives sur le comportement des animaux (Knight and Gutzwiller 1995, Neumann et al. 2010, Jayakody et al. 2011, Sibbald et al. 2011). De plus, la présence même d'infrastructures humaines suffit parfois à modifier le comportement des animaux. Les routes, par exemple, sont évitées par plusieurs espèces - l'élan (Eldegard et al. 2012), le caribou (Dussault et al. 2012), le wapiti (Ciuti et al. 2012), le chevreuil (Bonnot et al. 2013) et le mouflon (Marchand et al. *submitted* en appendice)- et dans le même temps utilisées par le loup lors de ses déplacements (Zimmermann et al. 2014). Dans les environnements très anthropisés et dans lesquels la présence humaine est prépondérante, les effets du dérangement en tant que tel peuvent même dépasser ceux du prédateur naturel (Ciuti et al. 2012). Ainsi, les activités humaines sont donc à intégrer au paysage de la peur des espèces au même titre que les prédateurs naturels.

Le paysage des interactions : survivre avec les autres

Etant donné que l'environnement est hétérogène en termes de ressource et de risque de prédation, les animaux devraient se concentrer dans les lieux les plus favorables, c'est-à-dire maximisant leur valeur sélective. Néanmoins la densité a elle-même un effet négatif sur la valeur sélective car une compétition pour les ressources s'installe alors entre les individus (Rosenzweig 1981, Bonenfant et al. 2009). Cette compétition peut se faire par **interférence** si les animaux ont un comportement agonistique ou agressif les uns envers les autres pour s'accaparer le maximum de ressources (e.g. avec l'éléphant, Valeix et al. 2007). Mais le simple fait que plusieurs animaux utilisent la même ressource entraîne une compétition par **exploitation**, puisque la ressource s'épuise plus vite et donc le bénéfice énergétique par individu aussi.

Ainsi, la mise en compétition de 2 espèces dans un environnement donné ne peut amener qu'à 2 issues. La première est l'exclusion de l'espèce la moins compétitrice de l'environnement, *i.e.* son extinction, faute d'accès à la ressource exploitée par les 2 espèces ("competitive exclusion principle", Gause 1934, Hardin 1960). La seconde est la coexistence des 2 espèces, c'est à dire un état d'équilibre qui permet aux 2 espèces de vivre dans un environnement commun (Singer 1979, Macandza et al. 2012, Van Beest et al. 2014). Cela est

possible si au moins l'une des deux espèces soit modifie son utilisation des ressources spatialement et/ou temporellement, soit change de ressources (Lamprey 1963, Bison 2015).

Au niveau intra-spécifique, la théorie de la **distribution idéale libre** ("ideal free distribution", Fretwell and Lucas 1969) prédit que la densité d'animaux doit augmenter dans le patch le plus favorable jusqu'à ce que la profitabilité de ce dernier décroisse au même niveau que le patch suivant (Figure 6). Au final, les deux patches, bien que de densités différentes, permettraient aux individus qui les exploitent d'aboutir à une valeur sélective identique. Cette théorie repose sur le fait que les animaux se distribuent idéalement et librement en fonction des ressources dans leur environnement. Néanmoins, il est rare que tous les compétiteurs soient égaux. Des différences de tailles, de statuts ou de personnalités existent et entraînent un déséquilibre pour l'exploitation des ressources. Fretwell (1972) a donc proposé par la suite la **distribution idéal despotique** ("ideal despotic distribution") qui module la distribution "libre" en prenant en compte la hiérarchie entre les individus. Les animaux se répartissent donc non seulement en plus des contraintes de prédation, et de nourriture, mais aussi en fonction de leur statut de dominance (Figure 6). Un individu dominant choisira donc un patch plus favorable qu'un dominé. En conséquence, les valeurs sélectives des deux individus ne sont plus égales.

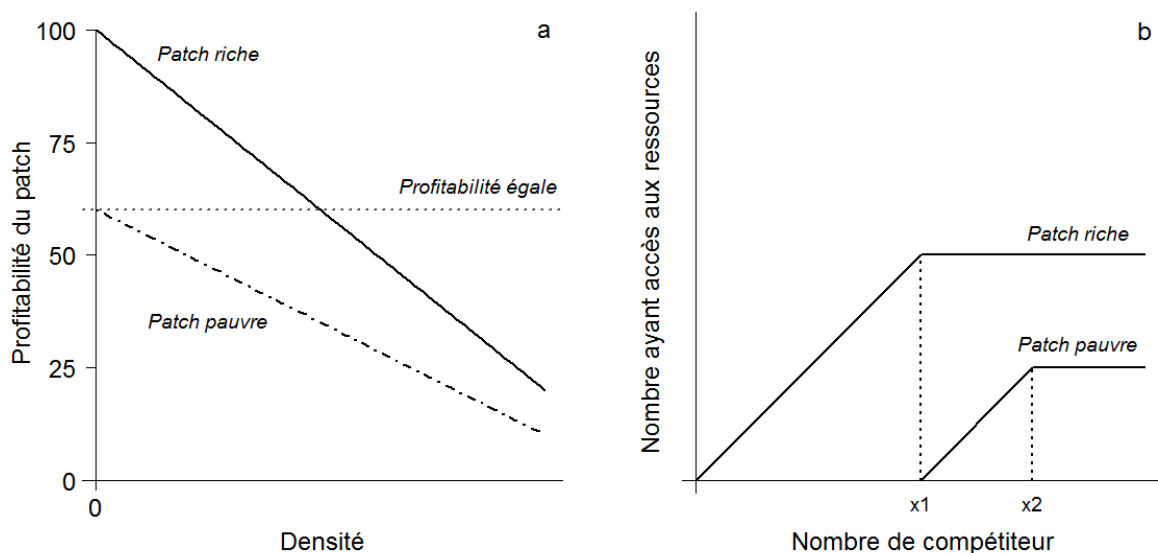


Figure 6 : (a) Représentation théorique de la distribution idéale libre (Fretwell 1969) reliant la profitabilité du patch pour un individu en fonction de la densité selon qu'il est dans un patch riche ou pauvre. La profitabilité est exprimée en % par rapport au maximum de profitabilité du patch le plus riche. Il n'y a pas de limite au nombre d'animaux (densité) exploitant la ressource. Les 1^{er} animaux utilisent le patch riche jusqu'à ce que sa profitabilité soit égale à celle du patch pauvre. Ensuite les 2 patches sont similairement attractifs. (b) Représentation théorique de la distribution idéal despotique (Fretwell 1972). Les compétiteurs occupent en premier le patch riche. Au point x1 le patch est complet et les nouveaux compétiteurs sont forcés d'utiliser le patch pauvre. Au point x2, le patch pauvre est complet (selon Davies 2012).

De nombreuses études ont démontré la validité de la distribution idéale libre, despotique ou non, chez plusieurs espèces (Brown 1969, Godin and Keenleyside 1984, Zimmerman et al. 2003, Beckmann and Berger 2003, Williams et al. 2013). Mais ces deux théories reposent sur le fait que les animaux connaissent parfaitement leur milieu, et accèdent à tous les patchs disponibles dans leur environnement, ce qui leur a valu plusieurs critiques (Fretwell and Lucas 1969, Bernstein et al. 1991, Block and Brennan 1993, Rodenhouse et al. 1997). En effet, il a été démontré que les animaux ne sont pas omniscients (Abrahams 1986), ni tous égaux face à la compétition (Parker et al. 1990), et qu'ils sont contraints dans leurs mouvements par leur habitat (Stamps 1995) et par leurs relations sociales (Conradt and Roper 2003). Néanmoins, la théorie de distribution idéale libre sert encore dans de nombreuses études comme référence théorique.

La présence de congénères à proximité les uns des autres a aussi des avantages qui peuvent dépasser les effets négatifs de la présence de compétiteurs, ce qui explique l'organisation grégaire de nombreuses espèces (West-Eberhard 1979, Clark and Mangel 1986, Krause and Ruxton 2002). D'une part, le groupe donne une meilleure protection vis-à-vis des prédateurs par effet de dilution du risque (Alexander 1974, Foster and Treherne 1981), par une augmentation de la détection (Elgar 1989, Lima 1995) ou de la défense (Turner and Pitcher 1986). D'autre part, il permet aussi d'augmenter l'accès aux ressources soit directement, comme la proximité de partenaire sexuel, soit indirectement par la détection des ressources de qualité souvent plus rares (Ward and Zahavi 1973, Pulliam and Caraco 1984). A ces deux principaux avantages peuvent s'ajouter d'autres bénéfiques comme une meilleure efficacité pour la capture des proies (chasse en meute), la défense des jeunes ou la défense du territoire (Davies et al. 2012).

Au niveau interspécifique, l'exploitation d'une ressource par une espèce peut favoriser l'accès ou améliorer la qualité (repousse) d'autres ressources pour d'autres espèces (Vesey-FitzGerald 1960). Ce mécanisme, nommé **facilitation**, peut être vital ou facultatif à la survie de l'espèce (Sinclair et al. 2006).

Sélection sexuelle et comportement

Les femelles investissent généralement plus d'énergie dans la reproduction (production des gamètes et soin parentaux) que les mâles (Parker et al. 1972, Trivers 1972). En conséquence les mâles doivent rentrer en compétition pour se reproduire avec les femelles et les femelles doivent choisir les mâles sur leur qualité de compétiteur (Andersson 1994). Selon Darwin (1888), cette compétition s'effectue par la force ou par le charme (parade), ce qui expliquerait la sélection respective pour la taille ou les ornements uniquement chez les mâles. Il existe bien sûr des cas où la compétition a lieu entre les femelles et où les mâles investissent plus dans la reproduction (soin parentaux). Le dimorphisme sexuel est donc au final une expression de la sélection sexuelle. Il en résulte que les besoins énergétiques des deux sexes varient en fonction des investissements dans la reproduction et que les stratégies d'acquisition et d'allocation des ressources sont modifiées (Cody 1966, Williams 1966, Van Noordwijk and de Jong 1986). Ces dernières expliquent ainsi les différences de comportements observés comme: le soin parental, la sélection d'habitat ou l'utilisation des ressources alimentaires (Ruckstuhl et al. 2000, Ruckstuhl and Clutton-Brock 2005). Néanmoins, l'effet du sexe sur le comportement n'étant pas le sujet de cette thèse, et les analyses effectuées ayant concerné uniquement des femelles, nous ne le développerons pas plus. Une revue détaillée de la sélection sexuelle est disponible dans "An introduction to behavioural ecology" (Davies 2012).

2.2. Sélection d'habitat chez les grands herbivores

Niche écologique et sélection d'habitat

Nous avons vu précédemment que les choix décisionnels des animaux influencent directement leur valeur sélective. Parmi ces choix, ceux concernant le mouvement sont primordiaux car ils permettent à l'individu d'accéder aux ressources qui lui sont nécessaires pour survivre et se reproduire. Ces ressources sont des variables environnementales biotiques ou abiotiques exploitables par les espèces et qui définissent leurs exigences écologiques (Tilman 1982). L'ensemble des exigences écologiques d'une espèce représente sa **niche écologique**. De nombreuses définitions de la niche existent car ce concept est prépondérant en écologie (Grinnell 1917, Elton 1927, Whittaker et al. 1973, Real and Levin 1991, Chase and Leibold 2003) et dépend en partie de l'objectif de l'étude. Dans le cadre de cette thèse, nous utilisons le concept mathématique de niche définie par Hutchinson (1957) comme un hypervolume à n-dimensions, chacune représentant une ressource nécessaire à l'existence infinie de l'espèce. Chacune des ressources est ainsi limitée par des valeurs seuils au-delà desquelles le maintien de l'espèce n'est plus possible. Cette définition, nommée « niche fondamentale », est

une vision abstraite de la niche car elle omet toutes les contraintes liées à la densité dépendance et aux interactions intra et interspécifique (Whittaker et al. 1973). La « niche réalisée », quant à elle, correspond à la partie restreinte de la niche fondamentale une fois ces contraintes prises en compte (Chase and Leibold 2003). A ce concept de niche de Hutchinson peut se rapprocher la notion d'habitat selon Hall et al. (1997) que nous utiliserons tout au long de cette étude. Ce dernier définit l'habitat comme "les ressources et conditions présentes dans une aire qui produisent son occupation – incluant la survie et la reproduction – par un organisme donné". De cette manière, l'habitat d'une espèce n'est pas seulement une description des ressources physiques et biologiques d'un lieu (Daubenmire 1976), mais bien une approche fonctionnelle qui lie les ressources à la présence d'une espèce.

Une fois ces 2 notions définies, nous comprenons que les comportements spatiaux des animaux visent à sélectionner les habitats de la manière la plus optimale possible dans cet environnement aux multiples ressources. Ainsi la **sélection de l'habitat**, est définie comme le processus comportemental par lequel les animaux choisissent l'emplacement qui leur permettent de maximiser leur valeur sélective (Fretwell and Lucas 1969). Si l'on veut faire le parallèle avec le concept de niche, on peut considérer la niche fondamentale comme l'ensemble des ressources potentiellement exploitables par l'espèce et la niche réalisée comme l'ensemble restreint des ressources sélectionnées (Storrs 2008).

Un des aspects les plus importants de la sélection de l'habitat est son caractère multi-échelle. Hutto (1985) décrit ainsi la sélection d'habitat comme "un **processus hiérarchique** impliquant une série de décisions comportementales innées et acquises faites par un animal à propos de l'habitat qu'il devrait utiliser aux différentes échelles de l'environnement". Johnson (1980) et Senft (1987) proposent tous les 2 à quelques années d'intervalles une hiérarchie de décisions en quatre ordres de sélection (Figure 7). Le premier ordre correspond à la sélection de l'aire de distribution de l'espèce (1) et le second ordre à la sélection dans cette aire du domaine vital d'un individu ou groupe d'individus (2). Le domaine vital est défini de manière la plus simple comme la surface utilisée par un animal pour ses activités normales (alimentation, refuge, reproduction, etc.) de la journée, la saison ou l'année (Burt 1943). Dans sa définition moderne, le domaine vital est maintenant perçu comme le résultat spatial de la compréhension par l'animal de son environnement, en d'autres termes un carte cognitive visant à optimiser la valeur sélective de celui-ci (Börger et al. 2008, Powell and Mitchell 2012). A une échelle encore plus fine, l'animal sélectionne des zones distinctes dans son domaine vital, appelées parcelles (ou patches), en fonction de ses besoins (e.g. alimentaire ou refuge) : c'est le troisième ordre de sélection (3). Enfin au sein de la parcelle, l'animal peut

sélectionner un item (4), représentant le quatrième ordre de sélection, toujours pour une fonction précise, e.g. item alimentaire comme une plante d'une espèce. Bien sûr, cette hiérarchie d'échelle de sélection est une discrétisation de la réalité afin de mieux appréhender et étudier la sélection de l'habitat dans un continuum espace/temps (Figure 7). Néanmoins, l'importance de ce caractère hiérarchique induit que toutes les décisions prises à une échelle ont une incidence directe sur la sélection des habitats aux échelles inférieures (Senft et al. 1987).

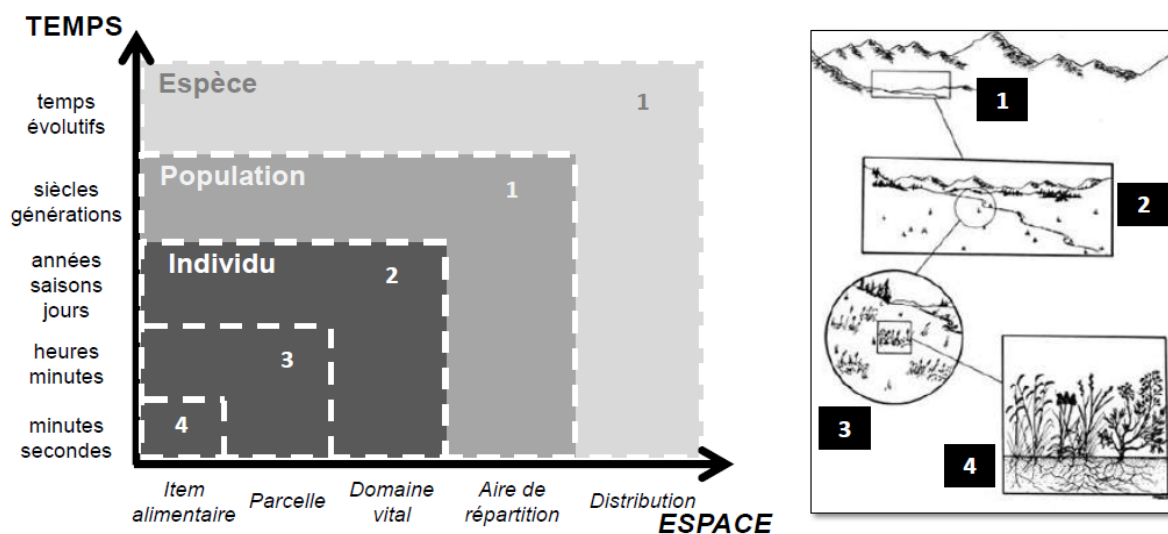


Figure 7 : Le processus hiérarchique de sélection de l'habitat selon un continuum d'échelles spatio-temporelles (d'après Gaillard et al. 2010) qui peut être discrétisé en 4 ordres (figure reprise de Senft 1987). Les numéros représentent les 4 ordres de références (voir détail dans le texte).

Le paysage alimentaire : le compromis entre besoins et contraintes

Le terme herbivore désigne tous les animaux dont le régime alimentaire est exclusivement composé de matériel végétal. Néanmoins toute la matière végétale n'est pas consommable par tous les herbivores. En effet, leur morpho-physiologie les contraint à ne pouvoir prélever qu'une partie, plus ou moins importante, de la végétation. En conséquence, la sélection d'habitat des grands herbivores pour les ressources alimentaires dépend largement de l'espèce considérée.

Parmi ces contraintes, la masse est sans aucun doute le facteur le plus prépondérant, car elle impacte la sélection des ressources à tous les niveaux (Peters 1986). En premier lieu, la masse corporelle d'un individu détermine son métabolisme basal c'est-à-dire la quantité d'énergie et donc de nourriture qu'il doit ingérer quotidiennement pour vivre, selon la relation allométrique $B=70 M^{0.75}$ (Kleiber 1932). A partir de ce principe, Jarman (1974) et Bell (1971) ont mis en relation la masse corporelle et la sélectivité des espèces (**principe de**

Jarman-Bell, Geist 1974). Les espèces plus petites ont donc besoin de plus d'énergie par kilogramme que les espèces de grande taille. En revanche, les espèces de grande taille ont besoin d'ingérer plus d'énergie au total par jour (à qualité égale). A ce principe, s'ajoute que le volume de l'appareil digestif est lui aussi directement proportionnel à la masse corporelle, ce qui a conduit Demment et Van soest (1985) à démontrer que les petits herbivores ont une capacité digestive moins efficace que les grands en raison d'un temps de rétention des aliments court. Il en résulte que les herbivores de petite taille sont plus adaptés pour se nourrir sur les plantes de meilleure qualité, *i.e.* contenant plus d'énergie assimilable rapidement et qui sont en général plus rares ou plus éparées dans l'environnement. En revanche les grands herbivores ayant des besoins énergétiques forts sont contraints de se nourrir de plantes abondantes mais souvent de qualité moindre, leur capacité digestive plus importante leur permettant d'extraire suffisamment d'énergie. Ainsi les petits herbivores seraient plus sélectifs que les grands.

Cette théorie semble validée de manière générale, néanmoins certaines espèces font exception. A titre d'exemple, la girafe (*Giraffa camelopardalis*) pesant près de 800 kg et le grand koudou, *Tragelaphus strepsiceros* (250 kg), ont un régime de qualité malgré leur masse imposante, tandis que l'ourébi (*Ourébia ourebi*) avec un poids de 15 kg seulement se nourrit de plantes de faible qualité (Hofmann 1989). D'autres caractères morpho-physiologiques indépendants de la masse corporelle influenceraient donc la sélectivité alimentaire des herbivores. C'est la thèse défendue par Hofmann (1989) qui propose une classification des grands herbivores basée sur la structure et la fonction des organes des ruminants (Figure 8). Il distingue au final trois types de ruminants. Les **cueilleurs** ("browser" ou "concentrate selector") sont adaptés à une alimentation facilement digestible et riche en composés assimilables, principalement les plantes du groupe des dicotylédones. A l'inverse, les **paisseurs** ("grazer"), sont adaptés à une alimentation moins facilement digestible, riche en fibres, souvent des plantes de la famille des poacées et autres graminoides. Entre ces deux extrêmes, le type **intermédiaire** ("intermediate feeder" ou "mixed feeder") représente les herbivores plus polyvalents mais évitant néanmoins les fortes teneurs en fibre. Cette classification est toujours une référence aujourd'hui mais fait l'objet de critiques en particulier des partisans de la masse corporelle comme facteur quasi-exclusif pour expliquer la sélection alimentaire. Ces derniers ont démontré que plusieurs des critères morpho-physiologiques utilisés par Hofmann sont en fait corrélés à la masse corporelle, comme le temps de rétention ou le taux de fermentation dans le rumen (Gordon and Illius 1994, 1996) ou sont expliqués par la phylogénie (Pérez-Barbería et al. 2001b).

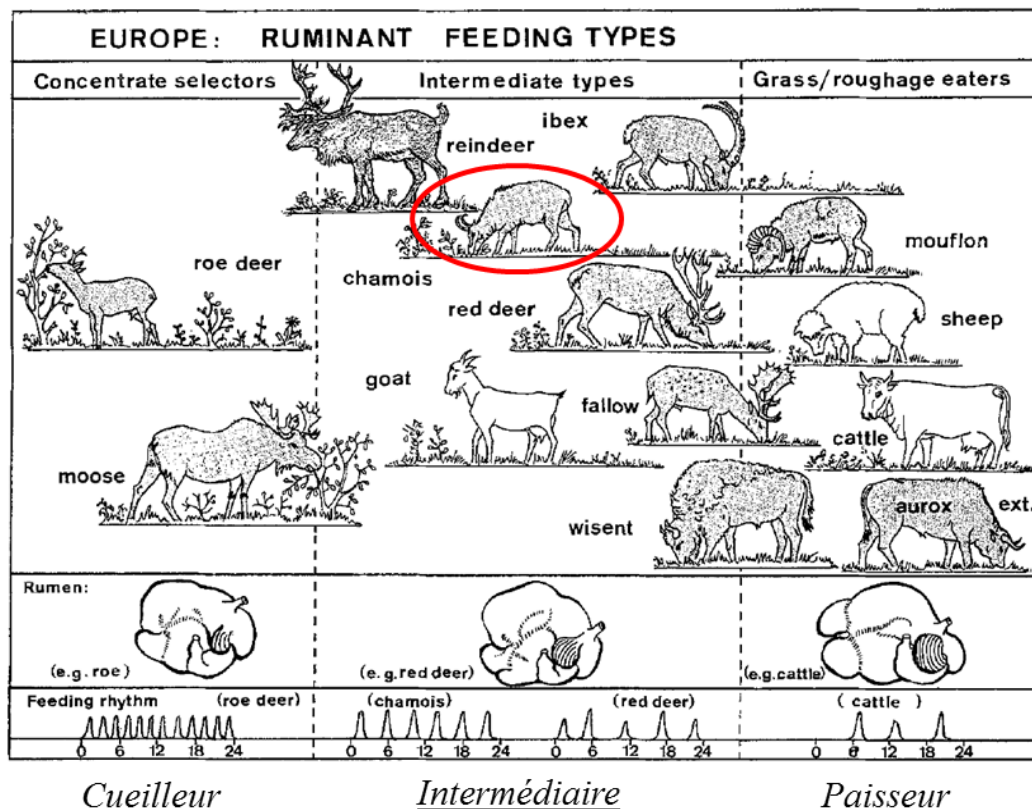


Figure 8 : Classification des ruminants européens (sauvages en gris et domestiques en blanc) en catégories "cueilleur", "intermédiaire" ou "paisseur", selon leurs caractéristiques morpho-physiologiques, d'après Hofmann (1989). Le chamois faisant l'objet de cette thèse (entouré en rouge) est classé dans le type intermédiaire.

Face à ces problèmes de classifications qui font encore débat, de nombreux auteurs ont simplement catégorisé, parmi les classes "cueilleur / intermédiaire /aisseur", les ruminants étudiés en fonction de proportions seuil (25-75% ou 10-90%) en poacées dans le régime alimentaire comme c'était le cas à l'origine (Hofmann and Stewart 1972, Janis 1990, Pérez-Barbería et al. 2001a, Mendoza et al. 2002, Marchand et al. 2013). Pour décrire les différences de caractères morpho-physiologiques, Clauss et al. (2010) proposent que les termes "type élan" et "type vache" soient utilisés pour distinguer les différents systèmes digestifs, alors que les termes "cueilleur /aisseur" devraient être réservés aux distinctions de régimes alimentaires réalisés.

Quelle que soit la classification, il est primordial de connaître le type de régime alimentaire de l'espèce herbivore étudiée pour comprendre ses contraintes liées aux ressources alimentaires et donc, sa sélection de l'habitat. D'un point de vue temporel, les ruminants sont caractérisés par des phases de rumination pendant lesquelles l'animal remastique le bol alimentaire provenant du rumen. Ce processus est essentiel pour permettre l'extraction des nutriments (dont l'azote) contenu dans la cellulose. Ainsi les animaux de type cueilleur, qui se

nourrissent de plantes rapidement digestibles, ont des alternances d'activités d'alimentation et de rumination plus rapides et donc plus nombreuses quotidiennement que les paisseurs.

Quels que soient leur type de régime alimentaire, tous les animaux cherchent à maximiser leur gain énergétique par unité de temps lorsqu'ils sont en activité de nourrissage : soit pour maximiser leur apport énergétique sur le long terme ("energy maximiser", Hixon 1982, Bergman et al. 2001) soit pour minimiser le temps passer à se nourrir au profit d'autres activités améliorant leur succès reproducteur ("time minimiser"). Dans tous les cas, les animaux devraient donc sélectionner chaque jour les ressources (adaptées à leur régime) de la meilleure qualité possible. La qualité nutritive intrinsèque des plantes dépend de la teneur en nutriments issue de la digestion, principalement celle en azote, utilisée comme indice des protéines, et celle en glucides, apportant l'énergie (Hanley 1982, Demment and Soest 1985). Mais le temps de digestion dépend, comme nous l'avons vu précédemment, de la teneur en fibres (particulièrement la lignine, Moore and Jung 2001) qui ralentit le processus en limitant l'accès aux nutriments, et donc diminue la qualité du fourrage (Van Soest 1994). Or la concentration en nutriments (Figure 9) et en fibres varie au fil de la saison de végétation. En début de saison la concentration nutriments augmente puis diminue dans un second temps relativement à l'accumulation de fibres dans les tissus (Hanley and McKendrick 1983, Chapin and Shaver 1989, Mengel et al. 2001, Mårell et al. 2006).

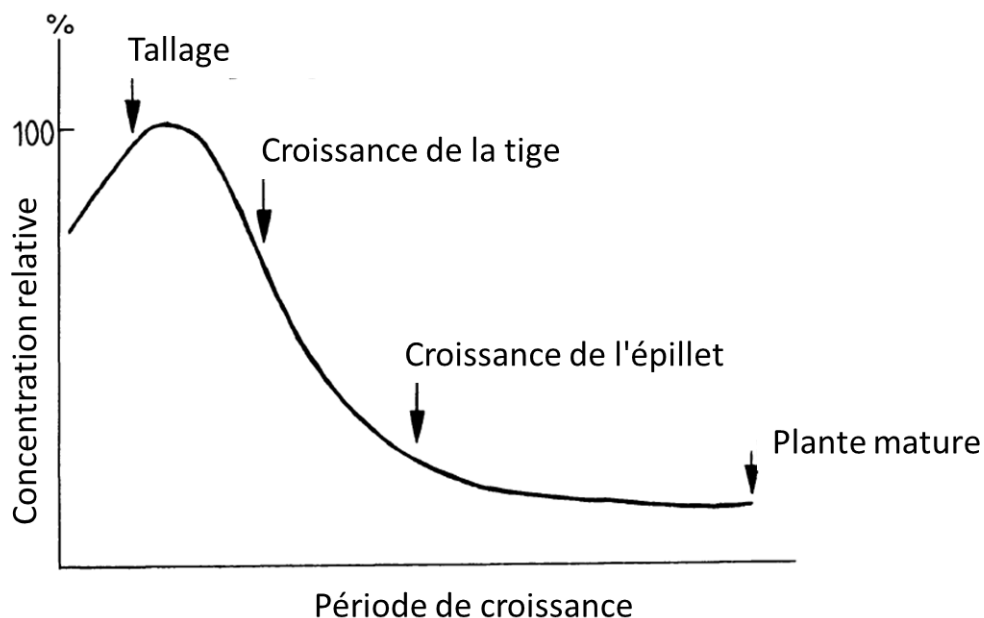


Figure 9 : Représentation schématique de la dynamique temporelle de la concentration relative en éléments nutritifs (N, P et K) dans un plant d'avoine tout au long de sa période de croissance (adapté de Mengel 2001).

Ce processus de lignification inhérent au développement des plantes induit généralement une corrélation négative entre qualité et quantité de fourrage. Les herbivores sont alors contraints de faire un compromis entre qualité et quantité dans le choix de leur ressource alimentaire. Dans ces conditions, la théorie ("**forage maturation hypothesis**", Figure 10) prédit que les herbivores vont sélectionner les patches de fourrage intermédiaire car le gain d'énergie est insuffisant à faible biomasse et la digestibilité est trop contraignante dans les fortes biomasses (McNaughton 1985, Fryxell 1991, Wilmshurst et al. 1995).

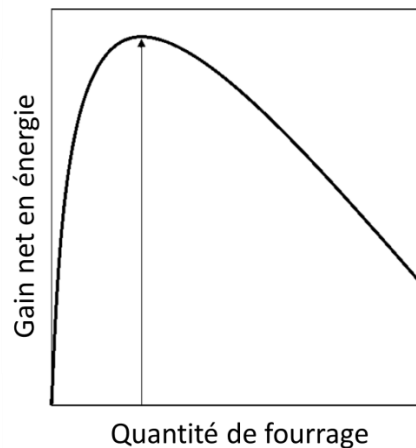


Figure 10 : Schéma théorique du gain net en énergie retiré par un animal en fonction de la quantité de fourrage qu'il exploite selon la "Forage Maturation Hypothesis". Le gain maximum d'énergie est obtenu à biomasse intermédiaire (adapté de Fryxell 1991)

En résumé les grands herbivores sont en permanence face à une équation spatio-temporelle complexe qu'ils doivent résoudre pour optimiser leur sélection des ressources alimentaires. Celles-ci varient en effet en qualité, en quantité, en distribution et en structure, et chaque espèce (et même chaque individu) interprète différemment ces facteurs en fonction de ses besoins énergétiques et son régime alimentaire. Ainsi un **paysage alimentaire** ("foodscape") spécifique à chaque espèce (voir chaque individu) peut être définie, à l'image du paysage de la peur pour le risque de prédation (voir chapitre 2, section 2.1), comme la carte cognitive qu'élabore un animal de ses ressources alimentaires (Searle et al. 2007, Marsh et al. 2014).

Au final, le paysage alimentaire n'est qu'une des dimensions de l'habitat utilisée par les grands herbivores dans leur processus de décision en termes de sélection d'habitat. Tous les facteurs cités dans ce chapitre rentrent en ligne de compte dans le comportement spatial des

grands herbivores : la prédation, le dérangement, la compétition inter et intra-spécifique et la socialité. Tous ces facteurs (et d'autres non traités dans cette étude comme par exemple les variations climatiques) rendent le processus de la sélection de l'habitat éminemment complexe. L'utilisation de l'habitat que nous observons n'est donc que la partie émergée de l'iceberg et il revient aux scientifiques (dont nous faisons partie), d'étudier les comportements de ces grands herbivores pour comprendre le processus décisionnel qui amène à la sélection de l'habitat.

2.3. L'objectif et structure de la thèse

Nous l'avons vu dans le Chapitre 1, l'effet combiné de l'augmentation des populations de grands herbivores et de l'augmentation des activités humaines de nature donne lieu à de nouveaux enjeux de gestion : conserver les populations d'animaux sauvages en bon état démographique et sanitaire tout en permettant un développement raisonné des activités humaines. Cette conciliation est complexe à atteindre et nécessite pour les gestionnaires de mieux comprendre les choix qui sont à l'origine de la répartition spatiale des animaux. Mieux comprendre comment les animaux perçoivent le risque lié à l'Homme, comment ils utilisent leurs ressources en fonction des contraintes qui leur sont propres (régime alimentaire socialité, besoin énergétique) et comment ils subissent les contraintes environnementales locales (hétérogénéité du milieu naturel) sont autant de questions auxquelles l'ONCFS tente de répondre sur des territoires d'étude et recherche comme celui de la RNCFS des Bauges. (Figure 11).

La population de chamois vivant dans la RNCFS du massif des Bauges, cogérée par l'ONCFS, fait l'objet d'un suivi démographique par capture-marquage-recapture depuis 1985. Plus récemment (2003), une partie des animaux marqués ont été équipés de récepteurs GPS permettant de compléter l'information démographique par un suivi de leurs déplacements. En près de 30 ans, toutes ces données ont permis la réalisation de nombreuses études sur la démographie (Loison 1995), la génétique (Cassar 2007), le régime alimentaire (Redjadj 2010, Bison 2015), et l'utilisation de l'habitat (Darmon 2007) du chamois, offrant ainsi un cadre scientifique particulièrement favorable pour l'étude de la sélection de l'habitat chez cette espèce. Ce territoire connaît de plus ces dernières années une recrudescence des activités humaines de nature en toutes saisons, augmentant considérablement les interactions Homme/faune et donc potentiellement le dérangement. Ceci a donné lieu à la mise en place d'un programme de recherche interdisciplinaire en écologie et sociologie depuis 2015 (voir Partie III, chapitre 7).

Cette étude a ainsi deux originalités, rendues possible grâce à l'existence de jeux de données sur le long terme disponibles sur ce site d'étude privilégié. Premièrement, le caractère dynamique de nombreuses contraintes oblige les animaux à ajuster régulièrement leur sélection de l'habitat en fonction de ces changements. Grâce à l'ensemble des jeux de données récoltés depuis 1991 et pendant les 3 années de thèse, nous avons la possibilité de travailler à une échelle suffisante dans l'espace et dans le temps pour appréhender ces changements fins du comportement spatial. Deuxièmement, le suivi à long terme de la population de chamois permet de connaître les traits d'histoire de vie de nombreux individus, et donc d'étudier un des enjeux majeurs de l'écologie du comportement : les implications de l'utilisation de l'espace sur la démographie (Gaillard et al. 2010).

Dans cette étude, nous allons suivre deux pistes d'investigation. Premièrement il s'agira de comprendre l'utilisation spatiale, par les chamois, des ressources alimentaires qui sont le facteur déterminant de la présence des populations d'herbivores. En particulier nous essaierons de répondre à la question : Comment les chamois répondent-ils en termes de sélection d'habitat aux variations spatio-temporelles de leurs ressources alimentaires? Deuxièmement, nous nous intéresserons à l'interaction Homme/faune en termes de dérangement. Dans ce cadre, nous chercherons à identifier quelle est l'influence de différents types d'activités humaines à différentes saisons sur le comportement spatial du chamois.

C'est pourquoi, après avoir, dans cette première partie, situé le contexte général (Chapitre 1) et défini le cadre théorique du travail de thèse (Chapitre 2), nous allons décrire l'espèce étudiée et la méthodologie générale (Chapitre 3), puis nous développerons les deux thématiques de recherche au cours des parties suivantes. Ainsi la partie II traitera spécifiquement de la sélection des ressources alimentaires chez le chamois. Cet ongulé étant sélectif dans son alimentation de par sa petite taille et sa morpho-physiologie digestive (Hofmann 1989, Clauss et al. 2003, Redjadj 2010, Bison 2015), nous nous sommes tout d'abord intéressés au compromis entre qualité et quantité de ses ressources (chapitre 4, Article 1). Nous nous sommes particulièrement attelés à modéliser son paysage alimentaire et ses variations saisonnières en combinant des données sur la végétation et le régime alimentaire à des données de télédétection. Notre objectif a été de tester l'hypothèse de maturation du fourrage au niveau du domaine vital du chamois. Nous avons ensuite affiné la compréhension de cette sélection en cherchant à expliquer les variations d'intensité d'usage en fonction du niveau de ressources disponibles pour chaque animal, *i.e.* la présence d'une réponse fonctionnelle dans la sélection des ressources alimentaires du chamois (Chapitre 5, Article 2). Une originalité partagée par les chapitres 4 et 5 est que nous intégrons le caractère grégaire de

l'espèce afin d'évaluer si la structure socio-spatiale de la population entraîne des variations locales dans le processus de sélection. Dans le chapitre 6, nous verrons comment cette structuration socio-spatiale a des implications démographiques fortes en termes de survie pour les individus (Article 3).

En partie III, nous nous sommes intéressés à la problématique du dérangement. Dans les chapitres 6, 7 et 8 (Article 4), nous avons passé en revue tour à tour les spécificités liées à trois activités humaines présentes dans la RNCFS : le ski de randonnée, la chasse et la randonnée pédestre. Pour chacune d'elles, nous avons tenté de dresser une carte dynamique de l'usage du milieu naturel, afin de la traduire en paysage du dérangement pour les chamois. Nous avons ensuite étudié la trajectométrie des animaux pour comprendre leur perception de ces activités, et les coûts des déplacements journaliers qui y sont associés.

Dans la partie IV nous synthétiserons l'ensemble des résultats des 2 précédentes parties pour améliorer la compréhension du compromis alimentation et risque de « prédation » chez le chamois. Enfin nous discuterons des implications de notre étude pour la gestion des milieux naturels et des recherches futures.

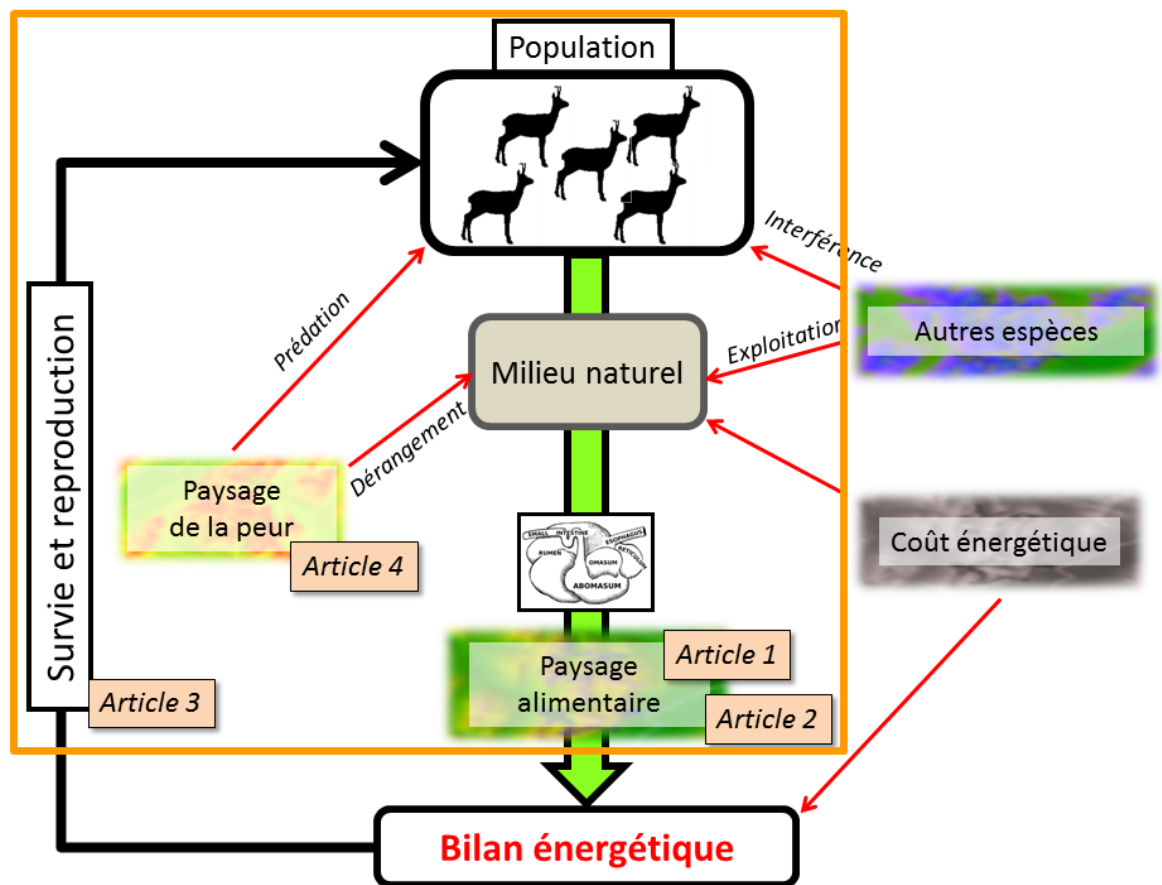


Figure 11 : Schéma de synthèse du contexte et des problématiques abordés dans cette thèse. Les flèches en rouge représentent les effets négatifs des différentes variables sur le processus de sélection de l'habitat du Chamois. Le cadre orange représente la partie traitée par les différents chapitres de ce manuscrit.

Chapitre 3

Modèle biologique et méthodologie générale

L'objectif de ce chapitre est de décrire le site et l'espèce sur lesquels toutes les études ont porté durant cette thèse. Nous présenterons dans un premier temps le massif des Bauges, notamment sa localisation et ses caractéristiques particulières (géologiques et écologiques). Puis, nous nous intéresserons plus particulièrement à la Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage, véritable outil de gestion et laboratoire à ciel ouvert sur les grands ongulés de montagne. Dans un second temps, nous détaillerons les traits d'histoire de vie et caractéristiques écologiques propres du chamois. Nous verrons les aspects qu'il partage avec les autres ongulés mais aussi ses particularités, comme sa physiologie et son anatomie qui le rendent si adapté à la vie en altitude.

1.1. Le massif des Bauges : un site privilégié pour l'étude spatiale des grands herbivores

Le massif des Bauges

Le Massif des Bauges se situe dans les préalpes françaises au centre d'un triangle formé par les villes d'Annecy, Albertville et Chambéry (Figure 12). Il chevauche les deux départements de Savoie (73) et Haute-Savoie (74) et représente une soixantaine de communes sur une surface de 156 km².



Figure 12 : Carte du massif des Bauges. En gris la limite du Parc Naturel Régional du massif des Bauges, en bleu la limite de la Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage.

Sa géologie particulière l'isole des autres massifs en raison de la surrection des Alpes qui a entraîné l'élévation et le plissement des grandes couches calcaires formées par sédimentation marine à l'ère secondaire (Gidon 1999). Il en résulte que ce massif est caractérisé par des plissements calcaires, des anticlinaux et des synclinaux perchés (Figure 13). Le Parc naturel Régional du massif des Bauges est d'ailleurs labellisé "Géopark" depuis 2011 en raison de ce patrimoine géologique remarquable. Le massif des Bauges ressemble ainsi à une île perchée (Figure 13) séparée du massif des Bornes et des Aravis au Nord-ouest, du massif de Chartreuse au sud-Ouest et de la chaîne de Belledonne au sud. Par ailleurs le caractère calcaire de sa roche fait de ce massif un réservoir d'eau important qui alimente au travers de son réseau karstique les lacs du Bourget et d'Annecy et la combe de Savoie.

D'un point de vue topographique, le massif des Bauges a une altitude minimum de 250 m et comprend 14 sommets de plus de 2000 m d'altitude avec comme point culminant l'Arcalod (2217 m). Un seul grand torrent, le Chéran, traverse le massif du sud-est au nord-ouest. Il est alimenté par les fortes précipitations qui caractérisent le climat des Bauges avec près de 2 m par an de précipitations cumulées (1919 mm en moyenne entre 1980 et 2013 mesuré par la station Météo France à Aillons à 900 m d'altitude). En effet, par sa position dans les préalpes, le massif est le premier rempart aux dépressions océaniques (Boissier 2005). Le climat est aussi caractérisé par une fraîcheur marquée (moyenne annuelle entre 1985 et 2013 de 8.9°C à 590m, Station Météo France de Lescheraine) permettant au manteau neigeux de persister environs 5 mois (entre novembre à avril) à 1000 m d'altitude.



Figure 13 : A gauche : Synclinal perché de l'Arclusaz (© Les Aillons.com). A droite : vue aérienne du massif des Bauges, isolé des autres massifs (© geol-alp.com).

Le climat, la géologie et le gradient d'altitude du massif des Bauges engendrent une grande diversité d'habitats qui favorise une grande diversité floristique. Ainsi près de 1600 espèces de plantes ont été répertoriées dans le massif, soit environ 25% de la flore française dont de nombreuses espèces protégés comme le sabot de venus (*Cypripedium calceolus*). Le

massif est surtout forestier (environ 60% du territoire) et les alpages se concentrent surtout dans sa partie sud-est. La faune y est aussi très diversifiée. A titre d'exemple, la moitié des espèces d'oiseaux nichant en France sont présents (nicheur) dans le massif. Mais ce massif est surtout remarquable dans le cadre de notre étude car tous les grands ongulés sauvages autochtones y sont présents, hormis le bouquetin (Maillard et al. 2010) : sanglier, cerf, chevreuil, chamois et mouflon (réintroduit dans les années 1950; Darmon 2007) s'y partagent les milieux naturels.

Cette richesse paysagère et patrimoniale attire un nombre croissant de touristes et de résidents des agglomérations voisines. Pour répondre à cette pression socio-économique grandissante et au besoin de gestion du territoire, le Parc Naturel Régional du Massif des Bauges a vu le jour en 1995. Il regroupe 65 communes sur près de 90000 ha, soit environ 60000 habitants. En plus du label "Géopark" pour la conservation le patrimoine géologique du massif, 22% du territoire du parc sont classées Natura 2000 afin de protéger le patrimoine naturel, dont, en particulier les "Hautes Bauges" (14500 ha), qui incluent la Réserve National de Chasse et de Faune Sauvage.

La Réserve Naturelle de Chasse et de Faune Sauvage (RNCFS)

La RNCFS située dans les Hautes Bauges, la partie sud-est du massif, occupe de nos jours une surface de 5200 ha (Figure 12). Son histoire remonte à plus d'un siècle, car elle fut à l'origine une réserve domaniale des eaux et forêt (futur ONF) en 1913 pour lutter contre l'effondrement des populations de chamois dans les Alpes. Elle devient Réserve Nationale de Chasse en 1955. La réserve est une réussite à tel point qu'à partir de 1959, les populations de chamois et de mouflons (introduit en plusieurs lâchers dans les années 1950 et 1960, Darmon et al 2007) y sont suffisamment importantes pour que des animaux soient prélevés pour être réintroduits dans d'autres territoires afin de renforcer les populations locales. 633 chamois et 449 mouflons provenant des Bauges ont ainsi permis de reconstituer des populations de chamois dans les différents massifs français (mouflon : Cugnasse 1993, chamois : Corti 2011). Dans les années 1980, les demandes de réintroduction commencent à décroître (elles prendront fin en 1998).

La réserve prend le statut de Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage en 1995 et est cogérée par 3 institutions publiques : l'Office Nationale de Forêt (ONF), le Parc Naturel régional du massif des Bauges (PNRMB) et l'Office Nationale de Chasse et de Faune Sauvage (ONCFS). Dédiée à l'origine au développement de la population de chamois, la

réserve s'est progressivement orientée vers de nouveaux enjeux déclinés dans son plan de gestion (2014 – 2018) :

- "Assurer l'équilibre agro-sylvo-cynégétique", c'est-à-dire s'assurer que la gestion des milieux forestiers et pastoraux soit cohérente avec la préservation des populations de faune sauvage et vice-versa.
- "Maintenir un territoire de référence en matière de gestion cynégétique", c'est-à-dire proposer des modèles de gestion de la faune sauvage exemplaires et adaptables aux autres territoires.
- "Rester un territoire de référence en matière de recherche scientifique", c'est-à-dire continuer à utiliser la Réserve pour acquérir des connaissances sur l'évolution des peuplements d'ongulés de montagne (chamois, mouflon et chevreuil) dans leur milieu naturel sur le long terme.
- "Concilier la fréquentation et les activités de loisir avec les statuts de la Réserve", c'est-à-dire permettre une fréquentation compatible avec la préservation de la faune sauvage, de ses milieux de vie et avec les activités de la Réserve.

Les objectifs de la RNCFS portant sur la gestion cynégétique et la gestion des activités de loisir sont développées en partie III chapitres 7 et 8.

Concernant l'aspect scientifique, la réserve a une longue expérience de recherches visant à améliorer la gestion des populations des grands ongulés de montagne. Les premières captures occasionnelles d'animaux ont démarré dans les années 1950 mais c'est depuis 1985 que les captures avec marquages individuels des animaux sont devenues régulières. Les colliers visuels portés par les animaux toute leur vie permettent la ré-observations des individus d'année en année (Figure 14). Ces données servent de base pour le suivi démographique de la population (Lebreton et al. 1992). De plus, lors des captures, de nombreuses informations sont relevées : sexe, âge (à partir des cornes), poids, longueur et largeur de la base des cornes, longueur du métatarse (condition corporelle), prélèvement sanguin (état sanitaire) et de fèces (régime alimentaire, parasites), peau (génétique). Toutes ces données permettent de mieux comprendre les facteurs de variation de la démographie de cette population et constituent des informations précieuses pour sa gestion.



Figure 14 : A gauche : chamois mâle équipé d'un collier visuel. A droite : chevreuil équipé d'un collier GPS (© M. Cornillion).

Depuis 2003, en plus du marquage visuel une partie des animaux capturés sont équipés de collier GPS ("Global Positioning System") enregistrant leurs localisations géographiques à fréquence plus ou moins élevée (de la minute au jour). La technologie GPS a un atout majeur en comparaison des colliers visuels et des récepteurs VHF, car elle permet d'avoir accès à la dimension spatiale de la vie des individus en toutes périodes (jour/nuit) en toutes saisons (été/hiver) et dans toutes les conditions météorologique (brouillard), avec une précision importante (voir un exemple d'utilisation dans Duparc et al. 2014 en appendice A). Le GPS offre ainsi l'opportunité d'améliorer la compréhension de l'utilisation de l'habitat et le comportement spatial des animaux à travers leurs trajectoires et leurs mouvements.

Au final, depuis 1985, 1417 animaux appartenant à 3 espèces ont été capturés et marqués dont 219 avec des colliers GPS (voir détail des espèces **Tableau 1**). La RNCFS du massif des Bauges est reconnue pour ces travaux de recherche sur les grands ongulés de montagne nationalement (intégrée à la Zone Atelier Alpes) et internationalement (labellisé site LTER, Long Term Ecological Research, par la Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité (FRB)).

Tableau 1: Nombre d'animaux capturés et équipés de GPS entre 1985 et 2015 (depuis 2003 pour les GPS) dans la Réserve National de Chasse et de Faune Sauvage.

Espèce	Capturé	Equipé de GPS
Chamois	1222	163
Mouflon	125	24
Chevreuil	70	32
Total	1417	219

1.2. Le chamois

Taxonomie et distribution du genre Rupicapra

Le genre *Rupicapra* fait partie de l'ordre des Artiodactyles (formant le clade des ongulés avec les Cétacés et le Perissodactyles), possédant des sabots constitués de deux doigts porteurs, et plus particulièrement du sous-ordre des ruminants caractérisé par un système digestif polygastrique et nécessitant une remastication des aliments après leur ingestion pour terminer la digestion. Ce genre fait partie de la grande famille des Bovidae qui comprend aussi bien les Bovinae (bison), les Antilopinae (antilopes et gazelles), les Hippotraginae (Oryx) que les Caprinae. C'est à cette dernière sous-famille qu'il appartient au même titre que les *Ovis* (mouton et mouflon), *Capra* (chèvre), *Capricornis* (serow) et *Oreamnos* (la chèvre des rocheuses *Oreamnos americanus*) dont il est le plus proche phylogénétiquement. Le genre *Rupicapra* comprend deux espèces distinctes (Masini and Lovari 1988, Pérez et al. 2002, Rodríguez et al. 2010). Tout d'abord *R. pyrenaica* qui regroupe les sous-espèces *pyrenaica* (l'isard des Pyrénées), *parva* (l'isard des monts Cantabriques) et *ornata* (le chamois des Abruzzes). Puis l'espèce *R. rupicapra* qui comprend les sous-espèces *rupicapra* (le chamois des Alpes), *balcanica* (le chamois des Balkans), *carpatica* (le chamois des Carpates) *tatrica* (le chamois des Tatras), *asiatica* (le chamois turc) et *caucasica* (le chamois du Caucase). La dernière sous-espèce *R. rupicapra cartusiana* (le chamois de chartreuse), bien que de l'espèce *rupicapra*, serait en réalité plus proche de la sous-espèce *R. p. ornata* d'après les dernières études génétiques (Rodríguez et al. 2010, Pérez et al. 2014). Au travers de ces nombreuses sous-espèces, le genre *Rupicapra* s'étend donc dans toutes les hautes montagnes de l'Europe du sud et des Balkans jusqu'au proche orient (Figure 15). Le chamois des Alpes et L'isard des Pyrénées représentent la majeure partie des effectifs et ne sont donc pas en danger d'extinction. En revanche, l'IUCN (2016) classe *R. p. ornata* et *R. r. cartusiana* comme vulnérables et *R. r. tatrica* en danger critique du fait de leur faibles effectifs dans des airs restreintes.

Dans le cadre de notre étude, nous nous intéressons à la population de chamois des Alpes (*R. rupicapra rupicapra*) résidant dans le massif des Bauges. Le dénombrement de la population étant particulièrement difficile en raison de la topographie et du caractère forestier du massif (Houssin et al. 1994, Loison et al. 2006), l'effectif de la population n'est pas estimé avec précision, mais, au vu des suivis effectués sur la base d'indices d'abondance (Loison et al. 2006) et des réalisations des plans de chasse, il serait de l'ordre de plus de 2500 individus

dans la Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage. Sur la base d'indice d'abondance, la population semble avoir atteint un plateau (densité dépendance) depuis la fin des années 1990 (Maillard et al. 2014).

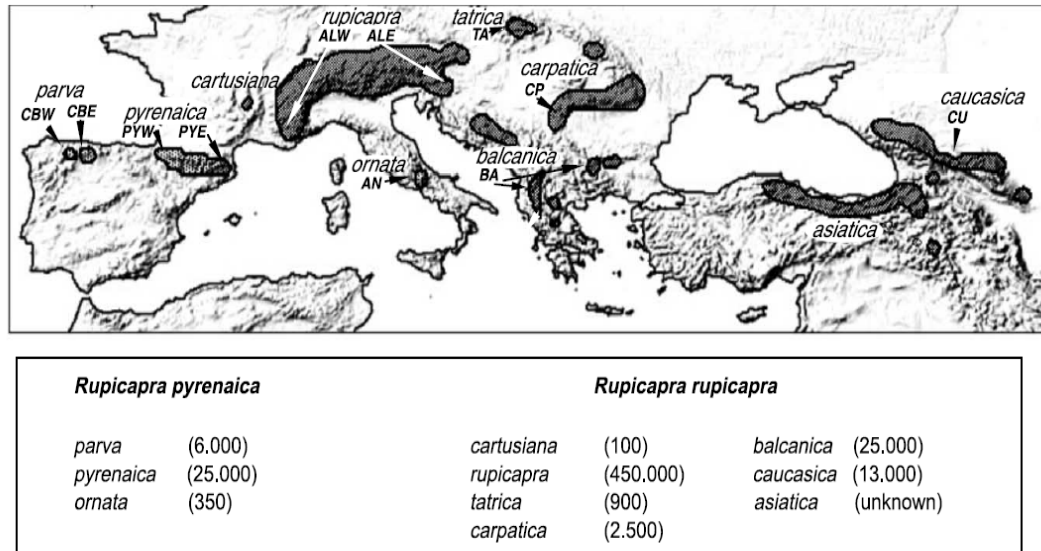


Figure 15 : Distribution actuelle et taille des populations du genre *Rupicapra* selon Masini et Lovari 1988 (figure issue de Pérez et al. 2002).

Biologie du chamois et état des connaissances

Le terme *Rupicapra* signifie littéralement chèvre des rochers ce qui laisse clairement entendre le type d'habitat dans lequel il vit. Les chamois présentent ainsi une morphologie particulièrement adaptée au milieu de montagne (Catusse et al. 1999, Jullien and Cornillon 2012) : un pelage en 3 couches pour affronter la rigueur hivernale (2 couches en été); un cœur et des poumons volumineux et une forte concentration en globules rouges qui favorise l'oxygénation du corps de l'animal dans un milieu d'altitude pauvre en oxygène; des sabots caoutchouteux qui permettent de mieux adhérer aux rochers, et une membrane interdigitale qui fait usage de raquettes sur sol enneigé. Par ailleurs, l'odorat, la vision et l'ouïe du chamois sont très bons ce qui leur confèrent une bonne capacité pour la détection des prédateurs (Baskin and Danell 2003).

Le chamois est un ongulé de taille moyenne mesurant 120 à 130 cm de la tête à la queue, avec une hauteur au garrot de 75 à 80 cm et un poids de 30 à 50 kg (Données ONCFS). Même si la différence de taille et de poids est statistiquement différente entre mâle et femelle (femelle : 31 kg et mâle : 41 kg, Garel et al. 2009), l'espèce ne présente pas un dimorphisme sexuel suffisamment marquant pour permettre de distinguer facilement à distance les 2 sexes

(Figure 16) sans une certaine expérience (Jullien and Cornillon 2012). Les indices utilisés sont : la courbure des cornes (un peu plus ouvert chez les mâles), la silhouette générale (tête plus fine et longueur de la mâchoire supérieure à la largeur du cou, chez les femelles) et le comportement (urination, allaitement, relation aux chevreaux).

Les femelles mettent bas à un seul chevreau par an, au printemps (pic de naissance au 30 mai dans le massif des Bauges, Loison 1995), après 160 à 170 jours de gestation et se regroupent avec leur chevreaux en clans plus ou moins stables (Gerard and Richard-Hansen 1992, Crampe et al. 1997), et forment des nurseries (Gerard and Richard-Hansen 1992, Ruckstuhl and Ingold 1999, Boschi and Nievergelt 2003). C'est à cette période que les besoins énergétiques des femelles sont les plus importants car elles doivent à la fois nourrir leur chevreaux et constituer leurs réserves de graisse pour l'automne (Clutton-Brock et al. 1989). Ces besoins importants modifient leurs comportements alimentaires en comparaison des femelles non reproductives (e.g. avec la chèvre des montagnes, Hamel and Côté 2009). C'est une espèce dont le succès de reproduction précoce repose sur les réserves de graisse de la femelle, ce qui la place sur le côté « capital » du gradient « income-capital breeders » de tactique de reproduction décrit par Jönsson (1997).



Figure 16 : A gauche chamois mâle (*Rupicapra rupicapra rupicapra*) et à droite chamois femelle accompagné de son chevreau tous en robe hivernale (© A. Duparc).

Les femelles dispersent très peu et sont fidèles à leur lieu de naissance (Loison et al. 1999b, 2008). Cette philopatrie entraîne la formation de structures spatiales chez les femelles qui ont été estimées visuellement (Crampe et al. 2007, Darmon 2007) et démontrées génétiquement (Cassar 2007, Yannick et al. in prep). Néanmoins, les impacts de ces structures socio-spatiales sur la sélection de l'habitat et sur la démographie des animaux n'ont pas été étudiés. A l'inverse, les mâles sont plus solitaires (Boschi and Nievergelt 2003) ou forment des petits groupes (2-3 individus) et dispersent sur de plus grandes distances (Loison et al.

2008, Jullien and Cornillon 2012). Le rut, période des accouplements, a lieu au début de l'hiver (novembre-décembre). Les mâles se regroupent et adoptent un comportement d'intimidation (poursuite, confrontation, coup de cornes) les uns envers les autres afin d'établir une hiérarchie pour l'accès à la reproduction avec les femelles (pour une description de la diversité des comportements de rut des mâles voir : Hardenberg et al. 2000, Lovari et al. 2006, Willisch and Ingold 2007, Corlatti et al. 2013, Corlatti and Bassano 2014).

La démographie du chamois est comme la plupart des espèces longévives¹, structurée par l'âge (Gaillard et al. 2000). Ainsi, la survie des chevreaux est plus faible (environ 60%, Crampe et al. 2002) et plus variable que celle des chamois adultes (souvent > 90%, Loison et al. 1994, Bleu et al. 2015), qui reste stable jusqu'à la senescence des individus (Loison et al. 1999a, Bleu et al. 2015). De même, la reproduction varie en fonction de l'âge : l'âge de primiparité se situe entre 3 et 5 ans (suivant la densité de la population, Houssin et al. 1993, Loison 1995), puis, après une phase au cours de laquelle la plupart des femelles se reproduisent (Pioz 2006), le taux de femelles reproductrices diminue (Morin et al. 2016).

Cependant, au-delà de ce patron général, les paramètres démographiques des individus peuvent être influencés par de nombreuses variations temporelles classées en quatre types selon Gaillard et al. (2000): les variations saisonnières prévisibles (e.g. cycle d'abondance de ressource alimentaire), les variations annuelles imprévisibles du climat, la densité dépendance (à partir d'un certain seuil) et les variations des facteurs environnementaux (e.g. prédation, maladie, activités humaines). Il a déjà été démontré que la survie du chamois est par exemple influencée par la qualité du printemps et de l'hiver (Crampe et al. 2002, Jonas et al. 2008, Rughetti et al. 2011), les variations climatiques (Mason et al. 2014a, Bleu et al. 2015), la prévalence des maladies (e.g. la kératoconjonctivite, Loison et al. 1996, et pour le succès reproducteur, Pioz et al. 2008) et la prédation (Par le lynx in Molinari-Jobin et al. 2004, par le loup in Toïgo et al unpublished). En revanche il n'a pas à ce jour été démontré de relation entre les variations de survie et de reproduction avec l'hétérogénéité spatiale des caractéristiques de l'habitat.

Le chamois a un régime alimentaire qui le classe parmi les "intermédiaires" (Hofmann 1989, Bertolino et al. 2009, La Morgia and Bassano 2009, Redjadj et al. 2014) , mais les analyses de régime (Redjadj 2010, Bison 2015) ont clairement démontré qu'il évitait les graminoides (poaceae et cyperacea) trop difficiles à digérer. Il se nourrit donc préférentiellement d'une grande diversité de plantes (au moins 96 taxons, Bison 2015)

¹ Relatif à une espèce ayant une longue espérance vie

principalement du groupe des dicotylédones avec une nette préférence pour les familles des Fabacées (légumineuses comme le trèfle ou le sainfoin), Rosacées (ronce, framboisier, alchémille), Asteracées (aster, achillée) et Cistacées (et particulièrement l'héliantheme) qui sont riches en azote et faciles à mastiquer (La Morgia and Bassano 2009, Bison 2015). Mais là encore, le lien entre régime alimentaire et utilisation spatiale de l'habitat n' pas encore été étudié.

De manière générale, l'utilisation de l'espace et le comportement spatial des chamois ne sont pas bien connus, en dehors de généralités propres à l'espèce. On sait qu'ils vivent en milieu d'altitude et qu'ils affectionnent les milieux ouverts et pentus (prairies, rochers, Elsner-Schack 1985, Lovari and Cosentino 1986, Darmon 2007, Nesti et al. 2010). Les milieux forestiers sont utilisés de manières très variables selon les populations et le sexe (Garcia-Gonzalez and Cuartas 1996, Nesti et al. 2010, Unterthiner et al. 2012). Les chamois s'alimentent ainsi surtout dans les habitats prairiaux l'été. En hiver, ils occupent les localisations les moins froides (abrité du vent et en exposition chaude, Nesti et al. 2010), avec, en fonction de la plage d'altitudes qu'ils occupent, des comportements migratoires, effectués en général par seulement une partie de la population (Loison 1995, Crampe et al. 2007). En revanche, on ne connaît pas bien les choix et le processus de sélection des ressources alimentaires disponibles qui amènent à la sélection d'habitat observée dans les différentes études, au niveau des populations et des individus.

On sait aussi que le comportement des chamois est modifié par la présence d'herbivores domestiques ou sauvages (Rüttimann et al. 2008, La Morgia and Bassano 2009, Chirichella et al. 2013, Darmon et al. 2014, Mason et al. 2014b, Bison et al. 2015) et des activités humaines (Cederna and Lovari 1985, Hamr 1988, Pépin et al. 1996, Gander and Ingold 1997, Ingold et al. 1998, Boldt and Ingold 2005). Toutes ces études sont basées sur des observations directes, souvent d'animaux non marqués, ce qui limite leurs interprétations spatialement et temporellement à la présence de l'observateur. L'utilisation récente de la technologie GPS dans cette thèse va donc permettre de combler ces lacunes en étudiant la réponse spatio-temporelle du chamois face aux activités humaines sur l'ensemble de l'année (saison, période jour/nuit) et dans toutes les conditions climatiques (voir Duparc et al. 2014 en appendice A et Marchand et al. 2014 pour des exemples d'utilisation des données GPS pour évaluer les effets de la chasse et du tourisme sur les activités et la sélection d'habitat du mouflon).

Dans les articles présentés dans ce manuscrit, nous croisons les localisations GPS des animaux, les données démographiques d'observations (Loison 1995, Darmon 2007), les

données de régime alimentaire (Redjadj 2010, Bison et al. 2015) aux données environnementales sur la végétation (Redjadj 2010) et les activités humaines (voir Partie III). Cette thèse permet donc, en plus des objectifs d'amélioration les connaissances et de gestion des populations des grands herbivores, et du chamois en particulier, de valoriser l'ensemble des données acquises, ces dernières décennies, au cours des nombreuses études scientifiques (citées dans ce chapitre) dans la Réserve de Chasse et de Faune Sauvage.

Partie II

RESSOURCE ALIMENTAIRE DU CHAMOIS - SELECTION ET IMPACT SUR LA POPULATION

Chapitre 4

Through the taste buds of a selective herbivore: Modeling foodscape helps reframing the forage maturation hypothesis

Article 1

Soumis à la revue Ecology

DUPARC Antoine^{1,2}, GAREL Mathieu¹, MARCHAND Pascal^{1,3}, DUBRAY Dominique¹,
JULLIEN Jean-Michel¹, AMBLARD Thibault¹, MAILLARD Daniel¹, LOISON Anne²

1. Unité Faune de Montagne, Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Juvignac, France

2. Laboratoire d'Ecologie Alpine, Centre National de la Recherche Scientifique, Université de Savoie, Le Bourget-du-Lac, France. Antoine.duparc@univ-smb.fr

3. Délégation Régionale Languedoc-Roussillon-Midi-Pyrénées, Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Toulouse, France

Abstract

Large herbivores foraging and habitat selection result from complex behavioral decisions strongly determined by the quantity, quality, and distribution of resources available. In this context, the forage Maturation Hypothesis (FMH) posits that the optimal decision should be to forage on resources of intermediate biomass because low biomass is not profitable enough, while high biomass is usually constituted of mature plants of low digestibility. While the FMH has been supported at broad temporal and spatial scales, it has received much less support in sedentary or selective species. However, the behavioral decisions of these species might occur at much finer scales for which the assumption of trade-off between forage quality and quantity may not arise or can be difficult to assess without accounting for the restricted number of plants actually eaten, i.e. animal's foodscape. We tested here whether the FMH was valid for a selective and sedentary species by combining fine-scale habitat selection analysis of 50 GPS adult female chamois during the growing season and spatio-temporal data on their foodscape. We first modeled foodscape using field data on plants, remote sensing, and data on diet obtained from DNA-barcoding of feces. We then showed that negative co-variation between forage quality and quantity was only weakly supported, leading to an alternative expression of the FMH where animals both maximize plant quality and quantity by consistently avoiding foraging on patches of low biomass and shifting towards forage of better quality through the growing season. Comparison with analyses performed on all plants highlighted that chamois selected for species of better quality, in terms of phenological development, than the overall plants available and emphasized the need of modeling foodscape to identify the relevant quality-quantity trade-offs faced by selective herbivore species during the habitat selection process.

Keywords: Chamois, *Rupicapra rupicapra rupicapra*, North-West Alps, edible biomass, spatial clustering, trade-off quality and quantity

Introduction

Animals forage in landscapes where quantity, quality and accessibility of food resources vary in space and time. Foraging theory, which framework is the maximization of short-term gains, focuses on understanding decisions about where to eat, what and how long to eat, as a function of environmental parameters such as heterogeneity and accessibility of preferable food resources, searching time and costs, and risks associated with being in a given habitat (Charnov 1976, Stephens and Krebs 1986). Upscaling foraging theory to longer time horizons has been the holy grail of behavioral ecologists, as it should be pivotal for explaining individual movements, habitat selection, size and location of home ranges, energetic balance as well as fitness on the long term (Gaillard et al. 2010), and population distribution at broad spatial scales (White 1983, Bailey et al. 1996, Owen-Smith et al. 2010).

The rapid advent of movement ecology and remote sensing in the last decades has allowed successfully linking foraging models and habitat use with broad scale movements performed by some well-studied and emblematic large herbivores in Africa (Fryxell et al. 1988, Boone et al. 2006) and in the northern hemisphere (Festa-Bianchet 1988, Langvatn et al. 1996, Hebblewhite and Merrill 2009, Bischof et al. 2012). These studies have given rise and support to the “forage maturation hypothesis (FMH)” (McNaughton 1985, Fryxell 1991, Wilmshurst et al. 1995, Hebblewhite et al. 2008), which posits that large herbivores should select for patches with intermediate forage biomass because intake rate is too slow at low biomass, while plant digestibility decreases at high biomass (Demment and Soest 1985, Hobbs and Swift 1985). Under such a negative covariation between digestibility and biomass, herbivores should avoid jointly forage of low/high biomass and high/low quality (Fig. 1a, scenario 1). Herbivores are thus expected to take behavioral decisions, that promote foraging in patches of intermediary biomass values with maximum profitability (Fryxell 1991). This should lead individuals to follow phenological gradients during plants growing season (Hebblewhite et al. 2008, Bischof et al. 2012, Merkle et al. 2016). Migratory species in highly seasonal environments have naturally been good models to test the forage maturation hypothesis (Bischof et al. 2012, Mysterud 2013), because of broad scale spatio-temporal changes in vegetation growth along latitudinal or altitudinal gradients, allowing optimal foraging models to be upscaled and tested at broader scales.

Yet, the forage maturation hypothesis is not as successful at finer spatio-temporal scales as at broad scale to explain distribution of ungulates (Fryxell et al. 1988, Owen-Smith et

al. 2010, Van Beest et al. 2010, Mysterud et al. 2012), and may have low explanatory value for sedentary individuals or species that are not facing marked spatio-temporal gradients in phenology (Hebblewhite et al. 2008, Bischof et al. 2012). Two reasons may explain the difficulty to test the FMH at fine spatio-temporal scales. First, the FMH relies on the assumption that forage biomass and quality covary negatively (Fig. 1, H1a), so that the best compromise between intake rate and digestibility occurs for forage of intermediate biomass. However, at a given point in time, such a negative covariation may not appear in highly variable habitats where the dynamics of biomass and plant quality are not necessarily synchronous among plants or plant community types (e.g. Duparc et al. 2012 in alpine grassland; Hebblewhite et al. 2008 in alpine shrubs). In a scenario where quality and biomass would not be correlated (Fig. 1, H1b), herbivores should still avoid forage of low biomass/low quality, but would then be able to use forage of both higher biomass and higher quality than available.

Second, collecting the appropriate field data on forage quality and quantity at the relevant spatial and temporal scales is a tricky issue. Despite the recent progress made in this direction using remote sensing (Fontana et al. 2008, Pettorelli et al. 2011, Schweiger et al. 2015), which gives ever more precise assessment of plants dynamics, field data are also required on (1) what herbivore truly consume among the standing plants and (2) spatio-temporal values of quality, quantity and accessibility of edible plants, and not only of the overall plant communities. Large herbivores vary in their energetic requirement, in their digestive abilities, in the amount of grass vs. browse they can eat, and in their selectivity level, all of which partly correlate with their body mass (Demment and Soest 1985, Hofmann 1989, Clauss et al. 2003). This implies that measuring all the standing plants could give biased and misleading information on the quality and quantity of edible resources for an herbivore and this discrepancy is expected to be larger the smaller the species and more selective the species (Mysterud et al. 2012). Diet studies are therefore needed to better inform on the proportion, potentially low, of the vegetation that is actually eaten by herbivores (Marchand et al. 2013, Redjadj et al. 2014). The idea that, in a habitat selection context, resources should be defined in terms of species-specific edible resources in a landscape, gave rise to the concept of “foodscape”, which, similarly to the “landscape of fear”, is by principle species-specific (Marsh et al. 2004, Searle et al. 2007). Combining information on spatial distribution and temporal variation in forage quantity and quality with edible plants from the local diet should give a powerful tool to more accurately test for the FMH with the ultimate aim to better understand which habitat characteristics determine individual home range selection.

By studying a large herbivore with a high degree of forage selectivity (Hofmann 1989, Clauss et al. 2003, Bison et al. 2015), we investigated here individual patterns of habitat selection at the seasonal home range scale (second order of selection in Johnson 1980's hierarchy) within the framework of the two scenarios of Fig. 1. We furthermore compared results at two levels, i.e. when resources available are described in terms of foodscape, or when all available plants are considered. We focused on chamois, a small ungulate with a selective diet (Redjadj et al. 2014), i.e. typically not consuming any of the most abundant species constituting alpine meadows where it lives (Bison et al. 2015), in a population with non-migratory individuals (Loison et al. 1999, 2008). We first modeled its foodscape by assembling three large data bases (Fig. 2) on (1) spatially-explicit variation in resources quality and quantity, obtained from field data and remote sensing; (2) animal diet composition obtained through DNA-barcoding, and (3) locations from individuals equipped with GPS collars. Our study encompassed the months of highest productivity (June-August), with vegetation quantity and quality changing both through time and space (Duparc et al. 2012), which should elicit a temporal response in terms of habitat selection (Hebblewhite et al. 2008). For each month, we first tested (Fig. 1, H1) whether there was a negative co-variation between forage biomass and phenology scores, considered as a proxy of forage quality (Demment and Soest 1985, Hobbs and Swift 1985), in order to assess if we are in the context of scenario 1 (H1a) or scenario 2 (H1b). Second, we tested (H2) whether we had a joint avoidance of forage of low and high biomass and forage of high and low quality (and hence, selection for forage of medium biomass and quality; H2a) or only an avoidance of forage of low biomass and low quality (H2b). Third, we assessed whether individuals managed to select for forage of relatively higher biomass and better quality than available considering biomass and quality as continuous variables. Under scenario 1, we would expect no such improvement (H3a), in contrast to scenario 2, where forage of high biomass and high quality is available (H3b). We also tested hypotheses H2-H3 by including all available plants to evaluate whether our results differed when not describing resource availability through the filter of plants edibility, which would call for a more general use of the foodscape concept when studying habitat selection of selective species of herbivores.

Material and methods

Study area

We conducted our study in the National Game and Hunting Reserve of Les Bauges massif, in the northern French Alps (45°40' N, 6°23' E; 900 to 2200 m a.s.l., 5200ha). More than half of the area (56%) is covered by forests dominated by beech (*Fagus sylvatica*) and fir (*Abies alba*) groves. Thirty-six percent are grasslands and remaining percents represent rocky areas (Lopez 2001). We distinguished 7 plant communities in the alpine pastures, based on dominant species: alpenrose heaths, blue moorgrass–evergreen sedge swards, matgrass swards, mountain hay meadows, rusty sedge grasslands, tall herb community and screes (details in Duparc et al. 2012). The “scree” category grouped all plant associations found on steep slopes and disturbed habitat dominated by boulders and fallen rocks.

Chamois population survey

Chamois is a medium-sized dimorphic ungulate (average body mass of 30 kg for females and 40 kg for males, Garel et al. 2009), in which females annually give birth to 1 young in late May (Loison 1995). Chamois are gregarious species with a clan-like organization, i.e. with groups that can be quite loose (Gerard and Richard-Hansen 1992, Crampe et al. 2007). Adult females form groups with other females, kids and yearlings (Boschi and Nievergelt 2003, Crampe et al. 2007) and keep to the same home ranges from year to year (Loison et al. 1999, 2008). We focused our study on the months (June–August) following birth peak (Loison 1995), when nursery groups composed of young, reproductive and non-reproductive females are formed (Lovari and Cosentino 1986, Richard and Pépin 1990, Ruckstuhl and Ingold 1999). This period is highly critical for mountain ungulates (Pettorelli et al. 2007, Hamel et al. 2009), due to the high energy requirements for lactation and storage of fat reserves for winter survival (Clutton-Brock et al. 1989, Stearns 1992, Jönsson 1997). Chamois have no natural predators in the study area, except for golden eagles (*Aquila chrysaetos*) and red foxes (*Vulpes vulpes*) that may occasionally predate newborns and sick individuals.

We trapped 50 adult females chamois during spring–summer 2004–2013 using falling nets baited with salt licks (Jullien et al. 2001) located in two alpine grasslands (n=29 and n=21) which are 9.9 km from each other and between which there is no exchange of female chamois (Loison et al. 2008). Animals were fitted with GPS collars Lotek 3300S (Engineering Inc.) from which we retrieved one daily location (over the different schedules

used during the study period) to perform our monthly/annual home range analyses (see below). All GPS data were screened for erroneous locations following Bjørneraas (2010).

Home range estimate

We estimated monthly home ranges and annual home ranges used by each individual from a utilization distribution (UD) computed using the Brownian bridge movement model (BBMM; Horne et al. 2007). BBMM is a continuous time stochastic model of movement that incorporates an animal's movement path and time between locations to calculate UD, the probability density function providing the likelihood of an animal occurring in each unit of a defined area. The locations recorded by immobile GPS collars in the field (number of collars = 6; number of locations = 4343) were used to compute GPS location error (15m here) from BBMM as the median distance between the centroids of data recorded by a GPS collar and each of these locations. The Brownian motion variance was determined for each monthly trajectory using the maximum likelihood approach developed by Horne et al. (2007). We thus defined home ranges as the set of pixels including 90% of the space use estimated by BBMM, to avoid the inclusion of unused areas (Bjørneraas et al. 2012). 212 monthly home ranges (June=60, July=64, August=88) were used in the statistical analyses.

Statistical analyses

We proceeded in 2 steps (Fig. 2). First, we modeled the spatio-temporal dynamics of available resources. Second, we tested the forage maturation hypothesis (Fig. 1) and evaluated whether our results differed when considering only plants composing the chamois diet or all plants available.

Step 1: Modeling available resources and characterizing the foodscape

In the following, biomass refers to the total green biomass. It was used as proxy of forage quantity given that green biomass is positively correlated to forage quantity. Phenology refers to the community weighted mean (CWM) phenology value (i.e. species phenology value weighed by its abundance in a community). It was used as a proxy of forage quality (Duparc et al. 2012). However, the relationship between phenology and plant quality is not linear (Hanley and McKendrick 1983, Chapin and Shaver 1989, Mengel et al. 2001, Mårell et al. 2006): quality increases at the start of the growing season when nutrients are re-translocated from root system to aerial parts of plants and reaches a peak close to the

flowering stage before to decrease according to the tissue lignification (Fig. 3). Accordingly, we expected selection patterns to vary during the growing season, with a selection for greater phenological scores than available in June (advanced plants), intermediate phenological scores in July (close to the flowering stage) and smaller phenological scores in August (less advanced plants, Fig. 3).

We aimed at determining the resources available for each chamois in terms of quantity and quality throughout the growing season and at the home range scale. We accounted for the clan-like organization of chamois by determining common available areas for individuals which home ranges strongly overlapped. Socio-spatial clusters were identified using hierarchical clustering (Sneath 1957) on a matrix of Jaccard distances computed from the spatial overlap between annual home ranges of each pair of individuals (see details in appendix S1). We chose a number of clusters based on the largest scores of the average silhouette width (Rousseeuw 1987, Borcard et al. 2011) which correspond to the levels for which the within-group mean intensities of overlap is highest. The common available area of each cluster corresponded to the union of all the monthly home ranges of individuals belonging to the cluster.

We then modeled forage characteristics (biomass and phenology) of each cluster by combining field data on vegetation with remote sensing (NDVI) and climatic data (see details in appendix S2). Field campaigns during 2007 to 2009 allowed us to estimate species composition, green biomass and plant phenology (proxy of plant quality dynamic ; Gross et al. 1993, Van Soest 1994) at the plant community level during the whole growing season (Duparc et al. 2012). We used these data to calibrate the dynamics of biomass to NDVI, and phenology to temperature (see models and their validation in S2) and to predict biomass and phenology for the whole duration of our study from 2003 to 2014, at the daily and pixel (25m) scale.

This approach was both performed for plants edible by chamois and by combining all plants available in each plant communities. The list of edible plants was obtained by the analyses of feces collected in our study site, using DNA meta-barcoding methods (Rayé et al. 2011, Bison 2015, Bison et al. 2015), from which we discarded marginal plants (with proportion of sequences under 2.5% of the feces composition, Bison et al. 2015). From cluster-year data ($n = 86$), we computed the relative contributions in term of biomass and phenology of edible plants as compared to all plants composing the communities. We also assessed how these contributions monthly differed, using mixed-effect models, where month was a fixed effect,

while year and cluster were random effects (Bates et al. 2014, package “lme4” in R). We considered non-overlapping 95% confident intervals between months as significantly different.

Finally, we evaluated the co-variation between biomass and phenology values of each pixel for each month (H1, Fig. 1). We used linear models, where phenology was the response variable and biomass, year and cluster were the fixed effects. We used linear models instead of mixed models (with year and cluster as random effects) to compute partial R squared which give an unbiased information of the variance explain by each predictor (Nagelkerke 1991).

Step 2: Testing the forage maturation hypothesis

We assessed H2a,b (Fig. 1) by splitting biomass and phenology in three categories based on month-specific 33% and 66% percentiles of these two variables. For each individual, we then calculated year- and month-specific selection ratios w (Savage 1931, Manly et al. 2002) for edible and total biomass and for edible and total plants phenology. We calculated selection ratio at the individual level for the i^{th} category of each variable as: $w_i = o_i/\pi_i$, where π_i = number of pixels of category i available in the cluster and o_i = number of pixels of category i used in the 90% home range (see section “home range estimate” for the details). To assess whether individuals eventually managed to select for forage of higher biomass values and better quality scores (H3a or H3b), we also considered biomass and phenology scores as continuous variables, and calculated selection ratio with “ π ” and “ o ” representing the average values of biomass/phenology in the cluster and the 90% home range of the individual, respectively. We systematically evaluated whether support to H2/H3 differed when considering all plants instead of edible plants only, i.e. when not describing resource availability through the filter of chamois diet.

We tested for the significance of selection ratios (i.e. that they significantly differed from 1, $n=212$) by performing mixed-effect models with selection ratio of resource as response variable (biomass and phenology in categories or continuous), month as fixed effect and by including year, cluster and individual as random effects to account for potential between-year variations, differences in terms of biomass and phenology among clusters and individuals variations (Bates et al. 2014, package “lme4” in R). We considered non-overlapping 95% confident intervals with 1 (no selection) as indicating a significant selection for (if $w_i > 1$)

or against (if $w_i < 1$) the target variable. We considered non-overlapping 95% confident intervals between months as significantly different.

Results

Step 1: Modeling available resources and characterizing the foodscape

Based on the visual examination of the silhouette width plot, we grouped marked females into 6 clusters (Appendix S1) for which we computed biomass and phenology considered as available to each chamois belonging to each spatial unit. All clusters were dominated by forests, swards (dominated by *S. caerulea*), rocky areas and meadows (combined mean = 84.3 ± 4.0 %).

The proportion of edible biomass represented only $17.7 \pm 0.7\%$ of the total biomass available and phenology scores of edible plants were lower than the phenology scores of all plants (between 3 and 5%) showing that chamois selected for species of relatively low abundance and with later development (Table 1). This pattern remained constant whatever the month (see CI 95% in Table 1). In July, when biomass reached its maximum, the mean number of edible plants represented 42 ± 2 % of the total number of plant species available in the landscape highlighting the strong selectivity of chamois (see Table 2 for details by plant community) and maximum total biomass varied from 31.3 to 362.3 g/m² among communities.

Step 2: Testing the Forage Maturation Hypothesis and teasing apart scenarios

Our results provided a stronger support for scenario 2 than for scenario 1 (Fig. 1; Table 3). First, although we showed that co-variation between phenology and biomass was statistically significant in June (Fig. 4; $\beta = 0.0970 \pm 0.0004$, $p < 0.001$) and July ($\beta = 0.0314 \pm 0.0003$, $p < 0.001$), biomass hardly explained any of the variation in phenology scores in July (partial $R^2 = 0.04$) and a large part of the co-variation was still not explained in June (partial $R^2 = 0.21$). These findings provided better support for H1b than for H1a and suggested that negative co-variation between forage quality and quantity was not the rule here. Second, in agreement with the support of H1b, we found that only patches of low biomass and quality were consistently avoided throughout the growing season (H2b supported), with chamois shifting their selection from high to low (and medium in July)

phenological scores, i.e. towards high quality forage as season advances (Figs. 3 and 5a and c). Third, females managed, on average, to select forage offering a higher biomass and higher quality than available (Fig. 6, Table 4, H3b supported), confirming the shift of selection from high to low phenological scores across the months. By confronting our results from categorical (Fig. 5) and continuous variables (Fig. 6), we showed that the selection for higher biomass was the result of avoiding low biomass forage rather than a selection for high biomass values. June partly deviated from this general pattern when considering biomass as a continuous variable (Fig. 6, Table 4). Indeed, in June, medium biomass and plant of better quality (higher phenological score) were selected by chamois, in support of H3a. The continuous approach also revealed that the selection ratio of biomass were much higher than those on phenology meaning that chamois first selected for biomass variable during habitat selection processes.

We found qualitatively similar results for biomass when considering all plants instead of edible plants only (Figs. 5a, b and 6, Table 4). Conversely, we found marked discrepancies for phenology with the analysis on all plants, i.e. no support for a shift toward plants of better quality as the growing season advances (e.g. Fig. 5d). These findings suggested that chamois would select for higher biomass forage independently of its quality, which was in total contradiction with the FMH. The discrepancy in selection patterns regarding phenology scores between edible and all plants also suggested that chamois were able to feed in patches where the average phenology of edible plants was less advanced than the average phenology of all plants, revealing that diet choice was already partly based on phenology as quality criteria. This is consistent with the findings that available edible plants were on average 5% behind all plants in terms of average phenology scores (see Results, Step 1).

Discussion

Combining data on the actual foodscape with a fine-scale habitat selection analysis, our results mostly supported the forage maturation hypothesis (FMH) at the home-range scale, reformulated to account for temporal patterns, i.e. that decrease in plants quality becomes more and more of a constrain as the growing season advances. However, we unveiled that the devil was in several details. First, the assumption of negative co-variation between quality and quantity was not strongly supported whatever the month which places us within the framework of scenario 2 of FMH (Fig. 1), i.e. with the possibility for individuals to have forage of both high quality and high quantity at their disposal. Accordingly, there was

an avoidance of forage of low biomass, but no avoidance of forage of high biomass, and the support for the FMH came foremost from the continual shift towards forage of better quality as season advances. Second, there was a marked discrepancy in the support for the forage maturation hypothesis based on all plants versus edible plants, unveiling that the quantity-quality trade-off is made on edible plants only. This comparison highlighted that chamois filtered species of better quality, in terms of phenological development.

Reframing the FMH in time

Most studies found that the best trade-off in resource quality and quantity commonly occurs at intermediate forage of biomass because of the negative relationship between quality and quantity (Fryxell 1991, Hebblewhite et al. 2008). Even if this relationship is usually valid at broad scale, i.e. considering the entire growing season (Hebblewhite et al. 2008), our results revealed a weak correlation between biomass and phenology in the summer season. This implies that chamois are able to select their resources in a wide range of biomass each month and are consequently able to focus mostly on forage quality. Hence, chamois never avoided high biomass (Fig. 6a), whereas they selected for optimal phenology, in terms of quality, in each month (see Fig.3 for theoretical framework). However, as expected, lowest biomass areas were systematically avoided by chamois whatever the period because edible plants are scarce and the amount of energy by surface area is too limiting to fulfill animal energetic requirement (Spalinger and Hobbs 1992, Gross et al. 1993).

The forage maturation hypothesis states that large herbivores select for the best trade-off between quality and quantity of forage to enhance net energy intake (McNaughton 1985, Fryxell 1991, Hebblewhite et al. 2008). Our findings are in accordance with the theory as chamois selected for best quality each month and avoided low biomass areas. We posit that the trade-off between quality and quantity and so the selection of chamois should vary accordingly to the mean stage of phenology in which the animal forage (Fig. 3). Early in the season (June), before blooming, almost all edible plants have high digestibility (Terry and Tilley 1964). Chamois selected for high phenology, when plants aerial organs are more concentrated in nutrients (nitrogen, phosphorus) because of the lag for the plant to re-allocate nutrients from the root systems (Mengel et al. 2001, Körner 2003) short after shoot emergence. In middle of the growing season, when edible plants are in medium phenological development, i.e. close to flowering stage, some of the edible plants species start to have a limiting digestibility for chamois. Therefore chamois selected for medium phenology. Further

in the growing season, plants were all in fruiting or had curted tissues of low digestibility. As expected under the FMH, chamois selected for the best quality possible at this period (less advanced edible plants). Thanks to this shift of phenology selection with time, chamois could increase their energy intake because even a small improvement in food quality have multiplier effects on body mass, reproduction and survival of animals (White 1983). Chamois selected for home ranges with highly digestible plants and high concentration of nutrients with enough amount of biomass. Our results remain in agreement with the forage maturation hypothesis but demonstrate the need of a fine level of understanding of foraging behavior in the case of species with a highly selective diet to avoid misleading conclusions on the habitat selection processes.

Quantity: the most limiting factor at broad scale

In the context of multi-scale habitat selection (Senft 1987), the most limiting factor i.e. with the highest fitness impact, should be selected for at the largest scale (Dussault et al. 2005). In a predator-free area, energy intake should be of prime importance. Every month, chamois avoided low biomass at the home range scale because of too low potential rewards in terms of energetic intake. Given that selection ratios for biomass when considered as continuous variables were higher than those for phenology score (except in June), we argue that a sufficient amount of biomass is the prime factor selected at the home range scale. This pattern was already found in high latitude ecosystems with strong seasonal dynamics, where reindeer selected quantity over quality, in a landscape where snow cover limits forage accessibility and quantity during several months (Van der Wal et al. 2000, Hansen et al. 2009).

Identifying the proper cues of habitat selection: the importance of the foodscape

In habitat selection studies, the definition of availability is a tricky question because it should delineate the area containing the different habitats and resources accessible to each animal, group or population (Beyer et al. 2010). In this context, defining the spatial extent of the available area is the most commonly challenge addressed in the literature (Beyer et al. 2010, Laforge et al. 2015). However, characterizing the important ecological features for the given species under study within this area is a no less important point but is surprisingly less systematically tackled (Bischof et al. 2012). Only few habitat selection studies account for species-specific characterization of the landscape of fear (but see Arias-Del Razo et al. 2012, Olsoy et al. 2014) or foodscape because getting data on these species-specific ecological

traits in the wild is extremely difficult and time consuming, explaining why a majority of studies rely on broad habitat (open vs. closed in most simplistic cases) or diet categories (Pellerin et al. 2010, Van Beest et al. 2010). Here, we exemplified the necessity to account for the actual foodscape for a herbivore species which could feed only on a limited and non-random part of the available plants (Demment and Soest 1985, Hofmann 1989, Clauss et al. 2003), as biological interpretations on habitat selection would have been misleading if we considered all plants instead of edible ones only. This suggests that habitat selection patterns result from multiple choice mechanisms: not only do chamois eat, through their diet selectivity, plants of better quality than available in the landscape (which define their foodscape), but they also select areas where these edible plants are in phenological stages potentially providing better energetic rewards (see paragraph on FMH above). We also demonstrated the importance to consider the temporal dynamics of habitat selection criteria, in response to changing availability and nutritional characteristics of plants available, which unveiled that the relative limiting roles of forage quantity and quality on habitat selection changed with time.

The forage maturation hypothesis was originally developed to explain large scale movements of ungulates (McNaughton 1985, Fryxell et al. 1988, Fryxell 1991) in ecosystems where precipitation, and thereafter, productivity, has a strong seasonal component. Since then, FMH has been tested in various ecosystems and ungulates from browser to grazer type (Hofmann 1989): roe deer (Myrsterud et al. 2012), moose (Van Beest et al. 2010), Alpine ibex (Lembke 2005), red deer, elk (Hebblewhite et al. 2008) (Wilmshurst et al. 1995, Myrsterud et al. 2012, Bischof et al. 2012) and bison (Bergman et al. 2001). Fryxell (1991) hypothesized that grazers should be more affected by forage maturation than browsers because they feed on plants (monocots) which are intrinsically of poor quality and decrease in digestibility faster than dicots (Owen-Smith and Novellie 1982). Grazers could respond by shifting to species with a less advanced phenology and/or selecting for plant part with highest nutrient content, as leaves (Terry and Tilley 1964). Our results support that this last idea can be generalized to intermediate feeders (Hofmann 1989) as chamois, which feeds mainly on dicots (Rayé et al. 2011, Bison 2015), since it displayed a clear shift in selection according to phenology criteria, which enhanced the quality of their forage at the home range scale.

Our study shows that by combining databases on habitats, plants, and animals obtained both by recently developed technologies (remote sensing, DNA barcoding, GPS) and field work (plant composition, phenology and biomass), it becomes possible to better

understand the multi-scale behavior of individuals confronted to resources which vary in space and time and which only a small amount can be exploited. Our approach, which relies on a detail description of the foodscape (Searle et al. 2007) should be particularly fruitful for delving into habitat selection at fine spatial and temporal scales and testing anew the Foraging Maturation Hypotheses in small and selective herbivores.

Acknowledgements

We gratefully acknowledge all the participants for helping with the capture and marking of the animals and for the recovery of GPS collars: volunteers and professionals of the Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, of the Office National des Forêts, of the Groupement d'Intérêt Cynégétique des Bauges and of the Parc Naturel Regional du massif des Bauges. We thank Clement Calenge for his valuable advises on spatial statistics and discussion on behavior of herbivores. We are also grateful to Météo-France for providing us with the weather data. This study was funded by the Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage and Zone Atelier Alpes, a member of the ILTER-Europe network ZAA.

References

- Arias-Del Razo, I., L. Hernández, J. W. Laundré, and L. Velasco-Vázquez. 2012. The landscape of fear: habitat use by a predator (*Canis latrans*) and its main prey (*Lepus californicus* and *Sylvilagus audubonii*). *Canadian Journal of Zoology* 90:683–693.
- Bailey, D. W., J. E. Gross, E. A. Laca, L. R. Rittenhouse, M. B. Coughenour, D. M. Swift, and P. L. Sims. 1996. Mechanisms that result in large herbivore grazing distribution patterns. *Journal of Range Management* 49: 386–400.
- Bates, D., M. Maechler, B. Bolker, and S. Walker. 2014. lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4.
- Bergman, C. M., J. M. Fryxell, C. C. Gates, and D. Fortin. 2001. Ungulate foraging strategies: energy maximizing or time minimizing? *Journal of Animal Ecology* 70:289–300.
- Beyer, H. L., D. T. Haydon, J. M. Morales, J. L. Frair, M. Hebblewhite, M. Mitchell, and J. Matthiopoulos. 2010. The interpretation of habitat preference metrics under use–availability designs. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365:2245–2254.

- Bischof, R., L. E. Loe, E. L. Meisingset, B. Zimmermann, B. Van Moorter, and A. Mysterud. 2012. A migratory northern ungulate in the pursuit of spring: jumping or surfing the green wave? *The American Naturalist* 180:407–424.
- Bison, M. 2015. *Approches taxonomique et fonctionnelle des interactions trophiques entre grands herbivores et communautés végétales dans un écosystème de montagne*. Université Grenoble Alpes.
- Bison, M., S. Ibanez, C. Redjadj, F. Boyer, E. Coissac, C. Miquel, D. Rioux, S. Saïd, D. Maillard, P. Taberlet, N. G. Yoccoz, and A. Loison. 2015. Upscaling the niche variation hypothesis from the intra- to the inter-specific level. *Oecologia*.
- Bjørneraas, K., I. Herfindal, E. J. Solberg, B. E. Sæther, B. van Moorter, and C. M. Rolandsen. 2012. Habitat quality influences population distribution, individual space use and functional responses in habitat selection by a large herbivore. *Oecologia* 168:231–243.
- Bjørneraas, K., B. Van Moorter, C. M. Rolandsen, and I. Herfindal. 2010. Screening Global Positioning System Location Data for Errors Using Animal Movement Characteristics. *The Journal of Wildlife Management* 74:1361–1366.
- Boone, R. B., S. J. Thirgood, and J. G. C. Hopcraft. 2006. Serengeti Wildebeest Migratory Patterns Modeled from Rainfall and New Vegetation Growth. *Ecology* 87:1987–1994.
- Borcard, D., F. Gillet, and P. Legendre. 2011. *Numerical ecology with R*. Springer Science & Business Media.
- Boschi, C., and B. Nievergelt. 2003. The spatial patterns of Alpine chamois (*Rupicapra rupicapra*) and their influence on population dynamics in the Swiss National Park. *Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde* 68:16–30.
- Chapin, F., and G. Shaver. 1989. Differences in Growth and Nutrient use Among Arctic Plant Growth Forms. *Functional Ecology* 3:73–80.
- Charnov, E. L. 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical population biology* 9:129–136.
- Clauss, M., M. Lechner-Doll, and W. J. Streich. 2003. Ruminant diversification as an adaptation to the physicommechanical characteristics of forage. *Oikos* 102:253–262.
- Clutton-Brock, T. H., S. D. Albon, and F. E. Guinness. 1989. Fitness costs of gestation and lactation in wild mammals. *Nature* 337:260–262.
- Crampe, J.-P., R. Bon, J.-F. Gerard, E. Serrano, P. Caens, E. Florence, and G. Gonzalez. 2007. Site fidelity, migratory behaviour, and spatial organization of female isards

- (*Rupicapra pyrenaica*) in the Pyrenees National Park, France. *Canadian Journal of Zoology* 85:16–25.
- Demment, M. W., and P. J. V. Soest. 1985. A Nutritional Explanation for Body-Size Patterns of Ruminant and Nonruminant Herbivores. *The American Naturalist* 125:641–672.
- Duparc, A., C. Redjadj, F. Viard-Crétat, S. Lavorel, G. Austrheim, and A. Loison. 2012. Covariation between plant above-ground biomass and phenology in sub-alpine grasslands. *Applied Vegetation Science* 16:305–316.
- Dussault, C., R. Courtois, J. P. Ouellet, and I. Girard. 2005. Space use of moose in relation to food availability. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* 83:1431–1437.
- Festa-Bianchet, M. 1988. Seasonal range selection in bighorn sheep: conflicts between forage quality, forage quantity, and predator avoidance. *Oecologia* 75:580–586.
- Fontana, F., C. Rixen, T. Jonas, G. Aberegg, and S. Wunderle. 2008. Alpine Grassland Phenology as Seen in AVHRR, VEGETATION, and MODIS NDVI Time Series—a Comparison with In Situ Measurements. *Sensors* 8:2833–2853.
- Fryxell, J. M. 1991. Forage Quality and Aggregation by Large Herbivores. *The American Naturalist* 138:478–498.
- Fryxell, J. M., J. Greever, and A. R. E. Sinclair. 1988. Why are migratory ungulates so abundant? *American Naturalist*:781–798.
- Gaillard, J.-M., M. Hebblewhite, A. Loison, M. Fuller, R. Powell, M. Basille, and B. V. Moorter. 2010. Habitat–performance relationships: finding the right metric at a given spatial scale. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365:2255–2265.
- Garel, M., A. Loison, J.-M. Jullien, D. Dubray, D. Maillard, and J.-M. Gaillard. 2009. Sex-specific growth in alpine chamois. *Journal of Mammalogy* 90:954–960.
- Gerard, J.-F., and C. Richard-Hansen. 1992. Social affinities as the basis of the social organization of a Pyrenean chamois (*Rupicapra pyrenaica*) population in an open mountain range. *Behavioural Processes* 28:111–122.
- Gross, J. E., L. A. Shipley, N. T. Hobbs, D. E. Spalinger, and B. A. Wunder. 1993. Functional Response of Herbivores in Food-Concentrated Patches: Tests of a Mechanistic Model. *Ecology* 74:778–791.
- Hamel, S., S. D. Côté, J.-M. Gaillard, and M. Festa-Bianchet. 2009. Individual variation in reproductive costs of reproduction: high-quality females always do better. *Journal of Animal Ecology* 78:143–151.

- Hanley, T. A., and J. D. McKendrick. 1983. Seasonal changes in chemical composition and nutritive value of native forages in a spruce-hemlock forest, southeastern Alaska. United States Department of Agriculture, Forest service.
- Hansen, B. B., I. Herfindal, R. Aanes, B. E. Sæther, and S. Henriksen. 2009. Functional response in habitat selection and the tradeoffs between foraging niche components in a large herbivore. *Oikos* 118:859–872.
- Hebblewhite, M., and E. H. Merrill. 2009. Trade-offs between predation risk and forage differ between migrant strategies in a migratory ungulate. *Ecology* 90:3445–3454.
- Hebblewhite, M., E. Merrill, and G. McDermid. 2008. A multi-scale test of the forage maturation hypothesis in a partially migratory ungulate population. *Ecological Monographs* 78:141–166.
- Hobbs, N. T., and D. M. Swift. 1985. Estimates of Habitat Carrying Capacity Incorporating Explicit Nutritional Constraints. *The Journal of Wildlife Management* 49:814–822.
- Hofmann, R. R. 1989. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia* 78:443–457.
- Horne, J. S., E. O. Garton, S. M. Krone, and J. S. Lewis. 2007. Analyzing animal movement using Brownian Bridges. *Ecology* 88:2354–2363.
- Jönsson, K. I. 1997. Capital and Income Breeding as Alternative Tactics of Resource Use in Reproduction. *Oikos* 78:57–66.
- Jullien, J.-M., G. Pépin, and E. Marouze. 2001. La cham'arch, un filet pour la capture des ongulés de montagne. *Faune Sauvage*.
- Körner, C. 2003. *Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems*. Springer Verlag.
- Laforge, M. P., R. K. Brook, F. M. van Beest, E. M. Bayne, and P. D. McLoughlin. 2015. Grain-dependent functional responses in habitat selection. *Landscape Ecology* 31:855–863.
- Langvatn, R., S. Albon, T. Burkey, and T. Clutton-Brock. 1996. Climate, plant phenology and variation in age of first reproduction in a temperate herbivore. *Journal of Animal Ecology* 65:653–670.
- Lembke, M. 2005. *Habitat alimentaire du bouquetin des Alpes (Capra i. ibex) au cours de la saison de végétation sur le massif de Belledonne – Sept Laux (Isère, France): Variations spatio-temporelles, effets du dimorphisme sexuel et implications pour sa gestion*. Phd. Université Savoie Mont Blanc, le Bourget du lac, France.

- Loison, A. 1995. Approches intra- et inter-spécifiques de la dynamique des populations: l'exemple du chamois. Université Claude Bernard - Lyon 1.
- Loison, A., G. Darmon, S. Cassar, J.-M. Jullien, and D. Maillard. 2008. Age-and sex-specific settlement patterns of chamois (*Rupicapra rupicapra*) offspring. *Canadian Journal of Zoology* 86:588–593.
- Loison, A., J.-M. Jullien, and P. Menaut. 1999. Subpopulation structure and dispersal in two populations of chamois. *Journal of Mammalogy* 80:620–632.
- Lopez, J. F. 2001. Inventaire systématique de la flore et de la végétation du Massif des Bauges. Technical report. Le Châtelard, France.
- Lovari, S., and R. Cosentino. 1986. Seasonal habitat selection and group size of the Abruzzo chamois (*Rupicapra pyrenaica ornata*). *Bolletino di zoologia* 53:73–78.
- Manly, B. F., L. L. McDonald, D. L. Thomas, T. L. McDonald, and W. P. Erickson. 2002. Resource selection by animals. Springer Science & Business Media.
- Marchand, P., C. Redjadj, M. Garel, J.-M. Cugnasse, D. Maillard, and A. Loison. 2013. Are mouflon *Ovis gmelini musimon* really grazers? A review of variation in diet composition. *Mammal Review*. 4:275-291
- Mårell, A., A. Hofgaard, and K. Danell. 2006. Nutrient dynamics of reindeer forage species along snowmelt gradients at different ecological scales. *Basic and Applied Ecology* 7:13–30.
- Marsh, K. J., B. D. Moore, I. R. Wallis, and W. J. Foley. 2004. Feeding rates of a mammalian browser confirm the predictions of a “foodscape” model of its habitat. *Oecologia* 174:873–882.
- McNaughton, S. J. 1985. Ecology of a Grazing Ecosystem: The Serengeti. *Ecological Monographs* 55:259–294.
- Mengel, K., E. A. Kirkby, H. Kosegarten, and T. Appel. 2001. Principles of plant nutrition. 5th edition. Kluwer Academic Publishers.
- Merkle, J. A., K. L. Monteith, E. O. Aikens, M. M. Hayes, K. R. Hersey, A. D. Middleton, B. A. Oates, H. Sawyer, B. M. Scurlock, and M. J. Kauffman. 2016. Large herbivores surf waves of green-up during spring. *Proc. R. Soc. B*. 283: 20160456
- Mysterud, A. 2013. Ungulate migration, plant phenology, and large carnivores: The times they are a-changin'. *Ecology* 94:1257–1261.
- Mysterud, A., R. Bischof, L. E. Loe, J. Odden, and J. D. C. Linnell. 2012. Contrasting migration tendencies of sympatric red deer and roe deer suggest multiple causes of migration in ungulates. *Ecosphere* 3:1–6.

- Nagelkerke, N. J. D. 1991. A note on a general definition of the coefficient of determination. *Biometrika* 78:691–692.
- Olsoy, P. J., J. S. Forbey, J. L. Rachlow, J. D. Nobler, N. F. Glenn, and L. A. Shipley. 2014. Fearscales: Mapping Functional Properties of Cover for Prey with Terrestrial LiDAR. *BioScience:biu189*.
- Owen-Smith, N., J. M. Fryxell, and E. H. Merrill. 2010. Foraging theory upscaled: the behavioural ecology of herbivore movement. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365:2267–2278.
- Owen-Smith, N., and P. Novellie. 1982. What Should a Clever Ungulate Eat? *The American Naturalist* 119:151–178.
- Pellerin, M., C. Calenge, S. Saïd, J.-M. Gaillard, H. Fritz, P. Duncan, and G. Van Laere. 2010. Habitat use by female western roe deer (*Capreolus capreolus*): influence of resource availability on habitat selection in two contrasting years. *Canadian Journal of Zoology* 88:1052–1062.
- Pettorelli, N., F. Pelletier, A. von Hardenberg, M. Festa-Bianchet, and S. D. Côté. 2007. Early onset of vegetation growth vs. rapid green-up: impacts on juvenile mountain ungulates. *Ecology* 88:381–390.
- Pettorelli, N., S. Ryan, T. Mueller, N. Bunnefeld, B. Jedrzejewska, M. Lima, and K. Kausrud. 2011. The Normalized Difference Vegetation Index (NDVI): unforeseen successes in animal ecology. *Climate research* 46:15–27.
- Rayé, G., C. Miquel, E. Coissac, C. Redjadj, A. Loison, and P. Taberlet. 2011. New insights on diet variability revealed by DNA barcoding and high-throughput pyrosequencing: chamois diet in autumn as a case study. *Ecological research* 26:265–276.
- Redjadj, C., G. Darmon, D. Maillard, T. Chevrier, D. Bastianelli, H. Verheyden, A. Loison, and S. Saïd. 2014. Intra- and Interspecific Differences in Diet Quality and Composition in a Large Herbivore Community. *PLoS ONE* 9:e84756.
- Richard, C., and D. Pépin. 1990. Seasonal variation in intragroup-spacing behavior of foraging isards (*Rupicapra pyrenaica*). *Journal of Mammalogy* 71:145–150.
- Rousseeuw, P. J. 1987. Silhouettes: A graphical aid to the interpretation and validation of cluster analysis. *Journal of Computational and Applied Mathematics* 20:53–65.
- Ruckstuhl, K. E., and P. Ingold. 1999. Aspects of mother-kid behavior in Alpine chamois, *Rupicapra rupicapra rupicapra*. *Zeitschrift fuer Saeugetierkunde*. 64: 76-84

- Savage, R. E. 1931. The relation between the feeding of the herring off the east coast of England and the plankton of the surrounding waters. *Fishery Investigation, Ministry of Agriculture, Food and Fisheries* 2:1–88.
- Schweiger, A.K., A.C. Risch, A. Damm, M. Kneubühler, R. Haller, M.E. Schaepman, and M. Schütz. 2015. Using imaging spectroscopy to predict above-ground plant biomass in alpine grasslands grazed by large ungulates. *Journal of Vegetation Science* 26:175–190.
- Searle, K. R., N. T. Hobbs, and I. J. Gordon. 2007. It's the "Foodscape", not the Landscape: Using Foraging Behavior to Make Functional Assessments of Landscape Condition. *Israel Journal of Ecology & Evolution* 53:297–316.
- Sneath, P. H. 1957. The application of computers to taxonomy. *Journal of general microbiology* 17:201–226.
- Spalinger, D. E., and N. T. Hobbs. 1992. Mechanisms of Foraging in Mammalian Herbivores: New Models of Functional Response. *The American Naturalist* 140:325–348.
- Stearns, S. C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford, England.
- Stephens, D. W., and J. R. Krebs. 1986. *Foraging Theory*. Princeton University Press, Princeton, United Kingdom.
- Terry, R. A., and J. M. A. Tilley. 1964. The Digestibility of the Leaves and Stems of Perennial Ryegrass, Cocksfoot, Timothy, Tall Fescue, Lucerne and Sainfoin, as Measured by an in Vitro Procedure. *Grass and Forage Science* 19:363–372.
- Van Beest, F. M., A. Myrnerud, L. E. Loe, and J. M. Milner. 2010. Forage quantity, quality and depletion as scale-dependent mechanisms driving habitat selection of a large browsing herbivore. *Journal of Animal Ecology* 79:910–922.
- Van der Wal, R., N. Madan, S. van Lieshout, C. Dormann, R. Langvatn, and S. D. Albon. 2000. Trading forage quality for quantity? Plant phenology and patch choice by Svalbard reindeer. *Oecologia* 123:108–115.
- Van Soest, P. J. 1994. *Nutritional ecology of the ruminant*. Cornell University Press.
- White, R. G. 1983. Foraging Patterns and Their Multiplier Effects on Productivity of Northern Ungulates. *Oikos* 40:377.
- Wilmshurst, J. F., J. M. Fryxell, and R. J. Hudson. 1995. Forage quality and patch choice by wapiti (*Cervus elaphus*). *Behavioral Ecology* 6:209–217.

Tables

Table 1: Fitted values and 95% confident intervals in biomass and phenology considering total and edible plants, and their proportional differences, per month.

	Mean [CI95%] edible biomass (g/m²)	Mean [CI95%] total biomass (g/m²)	% [CI95%] of edible / total biomass
June	20.8 [17.6, 24.0]	118.6 [97.9, 139.2]	17.5 [16.1, 18.9]
July	23.4 [20.2, 26.7]	132.4 [111.8, 152.9]	17.8 [16.4, 19.2]
August	20.5 [17.3, 23.6]	115.6 [95.3, 136.0]	17.7 [16.2, 19.1]
	Mean [CI95%] edible phenology	Mean [CI95%] total phenology	% [CI95%] of edible / total phenology
June	1.40 [1.28, 1.53]	1.48 [1.35, 1.61]	95.2 [93.7, 96.7]
July	2.44 [2.31, 2.56]	2.56 [2.43, 2.70]	95.1 [93.6, 96.6]
August	3.27 [3.14, 3.39]	3.38 [3.25, 3.51]	96.7 [95.2, 98.2]

Table 2: Proportion of total biomass and richness (S) which is edible for chamois, by plant community in July.

Plant communities	Mean total biomass (g/m ²) (mean ± se)	Ratio of total biomass in diet (mean ± sd)	S in diet	S max	ratio S diet / S max
Closed habitat					
Forest dominated by beech	47.3 ± 3.0	0.152 ± 0.001	28	90	0.31
Forest dominated by spruce	31.3 ± 5.5	0.471 ± 0.003	27	72	0.38
Riparian forest	62.5 ± 5.5	0.173 ± 0.004	32	90	0.36
Shrubs dominated by alder (<1700m)	47.8 ± 6.3	0.146 ± 0.003	24	61	0.39
Shrubs dominated by alder (>1700m)	362.3 ± 21.2	0.493 ± 0.001	43	81	0.53
Shrubs dominated by other species	50.3 ± 4.4	0.120 ± 0.003	31	73	0.42
Open habitat					
Grasslands dominated by <i>C.ferruginea</i>	231.6 ± 22.9	0.131 ± 0.019	19	41	0.46
Hay Meadows	326.2 ± 20.4	0.215 ± 0.024	33	86	0.38
Heaths dominated by <i>R. ferruginea</i>	246.3 ± 27.7	0.325 ± 0.019	13	24	0.54
Rocks	70.3 ± 9.6	0.196 ± 0.075	34	90	0.38
Swards dominated by <i>N. stricta</i>	219.9 ± 21.1	0.179 ± 0.019	24	49	0.49
Swards dominated by <i>S. caerulea</i>	249.2 ± 13.6	0.130 ± 0.003	34	82	0.41
Tallgrass communities	251.1 ± 20.2	0.272 ± 0.014	23	65	0.35

Table 3: Summary of results for every hypothesis tested in this paper (see Fig.1 for details). “X” means that the test was irrelevant, i.e. when the first assumption of the scenario was not validated (H1).

Months	Scenario 1			Scenario 2			Figures		
	<i>June</i>	<i>July</i>	<i>August</i>	<i>June</i>	<i>July</i>	<i>August</i>			
Hypotheses	H1a	Weakly	No	No	H1b	Weakly	Yes	Yes	4
	H2a	No	X	X	H2b	Yes	Yes	Yes	5
	H3a	Yes	X	X	H3b	Partly (quality only)	Yes	Yes	6

Table 4: Fitted values and 95% confidence intervals of selection ratios calculated using biomass and phenology for edible plants only (foodscape) and for all plants, per month. Significant selections, i.e. for which 1 is not included in the confidence interval (CI95%), are in bold.

	Edible plants		All plants	
	β	CI 95%	β	CI 95%
<i>Mean biomass</i>				
June	1.03	[0.85, 1.21]	1.10	[0.93, 1.27]
July	1.21	[1.03, 1.39]	1.22	[1.05, 1.39]
August	1.22	[1.04, 1.39]	1.22	[1.05, 1.39]
<i>Mean phenology</i>				
June	1.025	[1.019, 1.030]	1.06	[1.051, 1.075]
July	0.997	[0.992, 1.002]	1.03	[1.017, 1.042]
August	0.990	[0.985, 0.995]	1.006	[0.994, 1.018]

Figure Legends

Figure 1: Expected patterns of selection under 2 underlying assumptions about the relationship between forage biomass and forage quality. Scenario 1 illustrates a negative correlation while Scenario 2 assumes no correlation between these 2 variables.

Figure 2: Hierarchical framework for testing the forage maturation hypothesis. Rectangles with black border represent datasets and black boxes represent statistical computing.

Figure 3: Expected relationship between plant quality and phenological stages during plants growing season and expected month-specific patterns of selection for quality.

Figure 4: Relationship between mean phenology (with 95% confident intervals) and biomass (log-transformed) for edible plants per month. Lines represent predicted values from the linear model.

Figure 5: Selection ratios (fitted values from best model with 95% confident intervals) per month for biomass (a and b) and phenology (c and d) categories (low, medium, high) considering all plants (a and c) and edible plants (b and d) only (foodscape). The horizontal bar at 1 corresponds to a lack of selection. Estimates and confident intervals on selection ratio were obtained from mixed effect models with month as fixed effect, including year, cluster and individual as random effects (N = 212).

Figure 6: Selection ratios for phenology against selection ratios for biomass (both considered as a continuous variables) for all plants (grey circles) and for edible plants only (black circles) per month (June; July; August). Ellipses are centered at mean values of X and Y variables and include 75% of observations. Estimates and confident intervals on selection ratio were obtained from mixed effect models with month as fixed effect, including year, cluster and individual as random effects (N= 212).

Figures

Figure 1

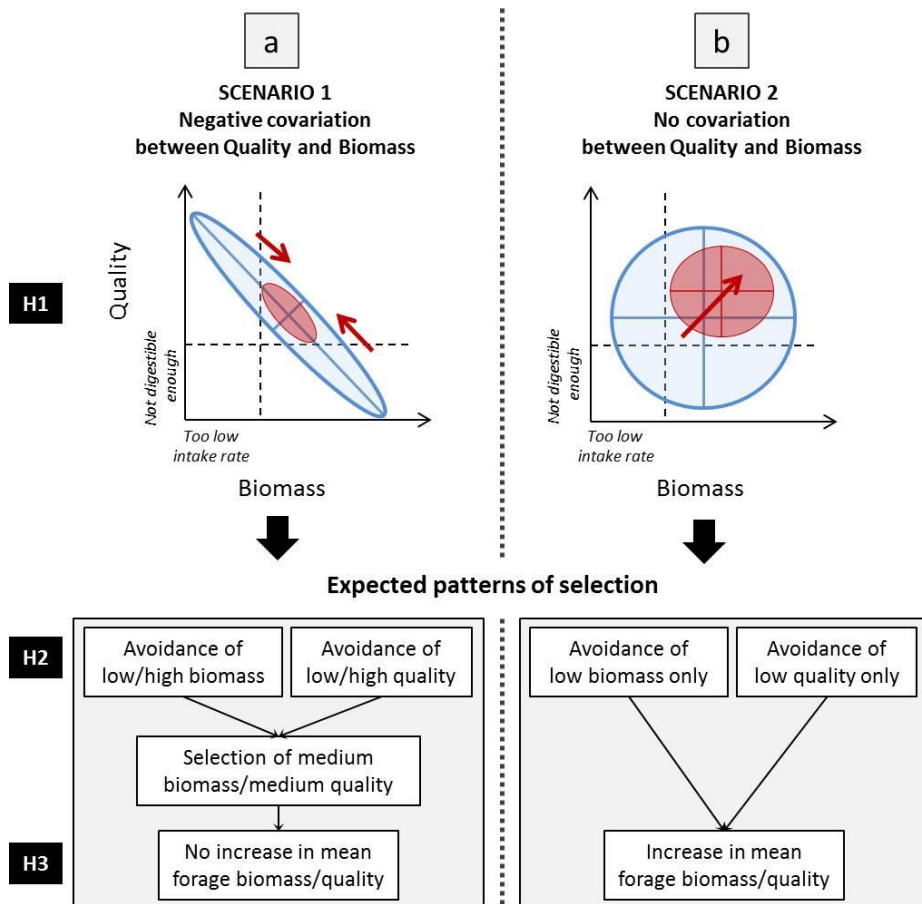


Figure 2

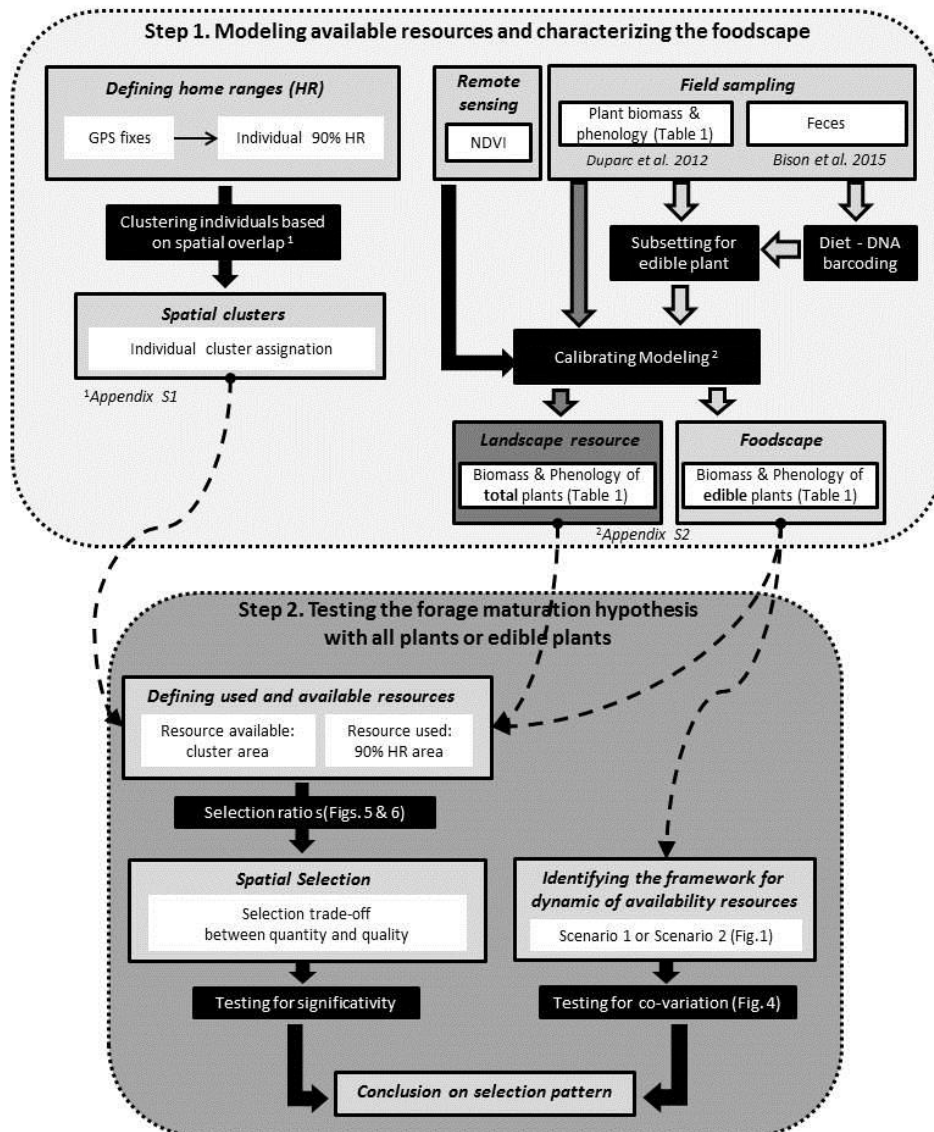


Figure 3

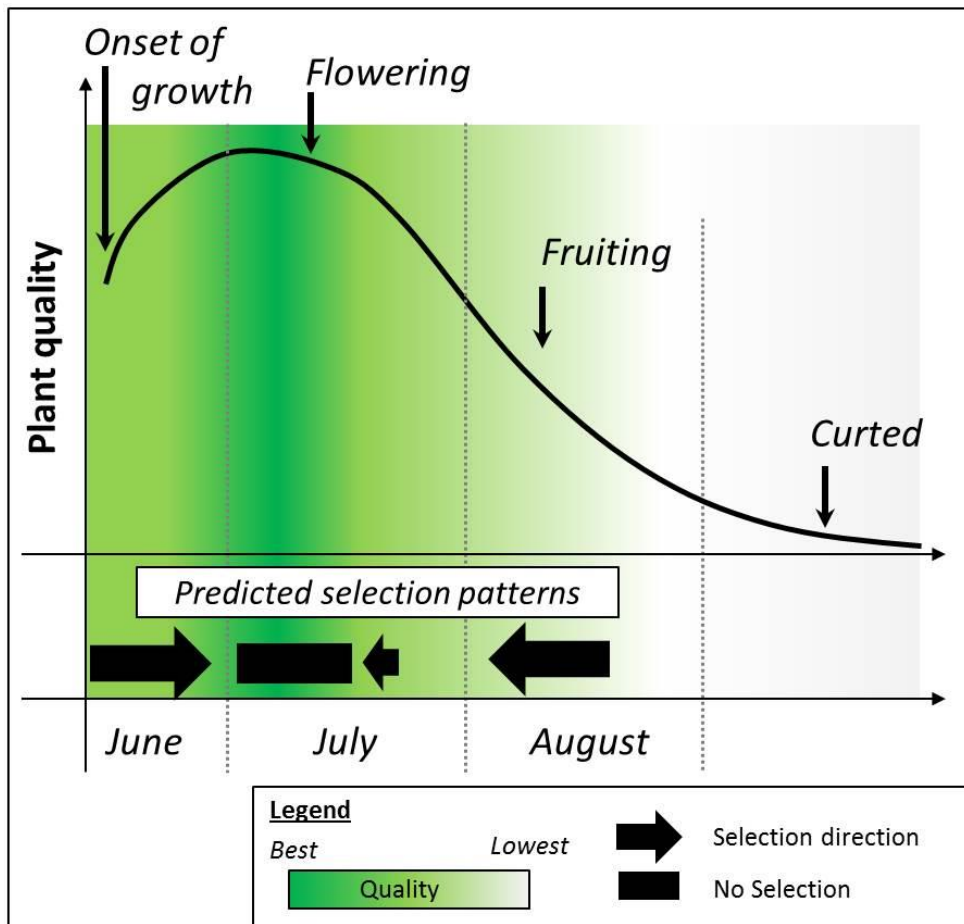


Figure 4

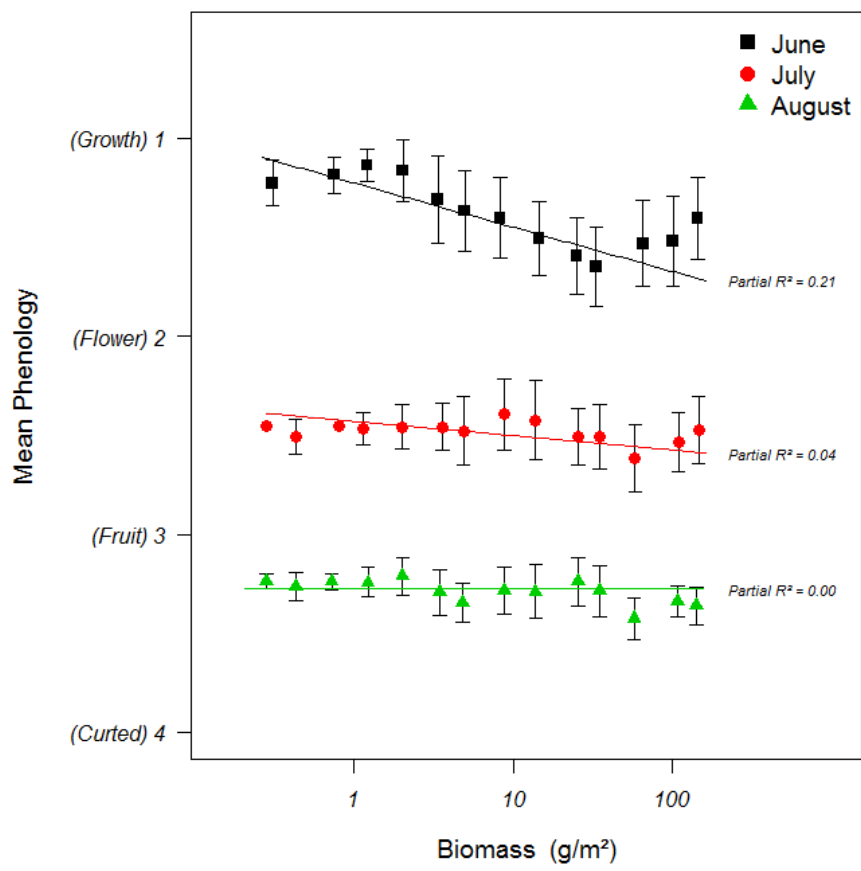


Figure 5

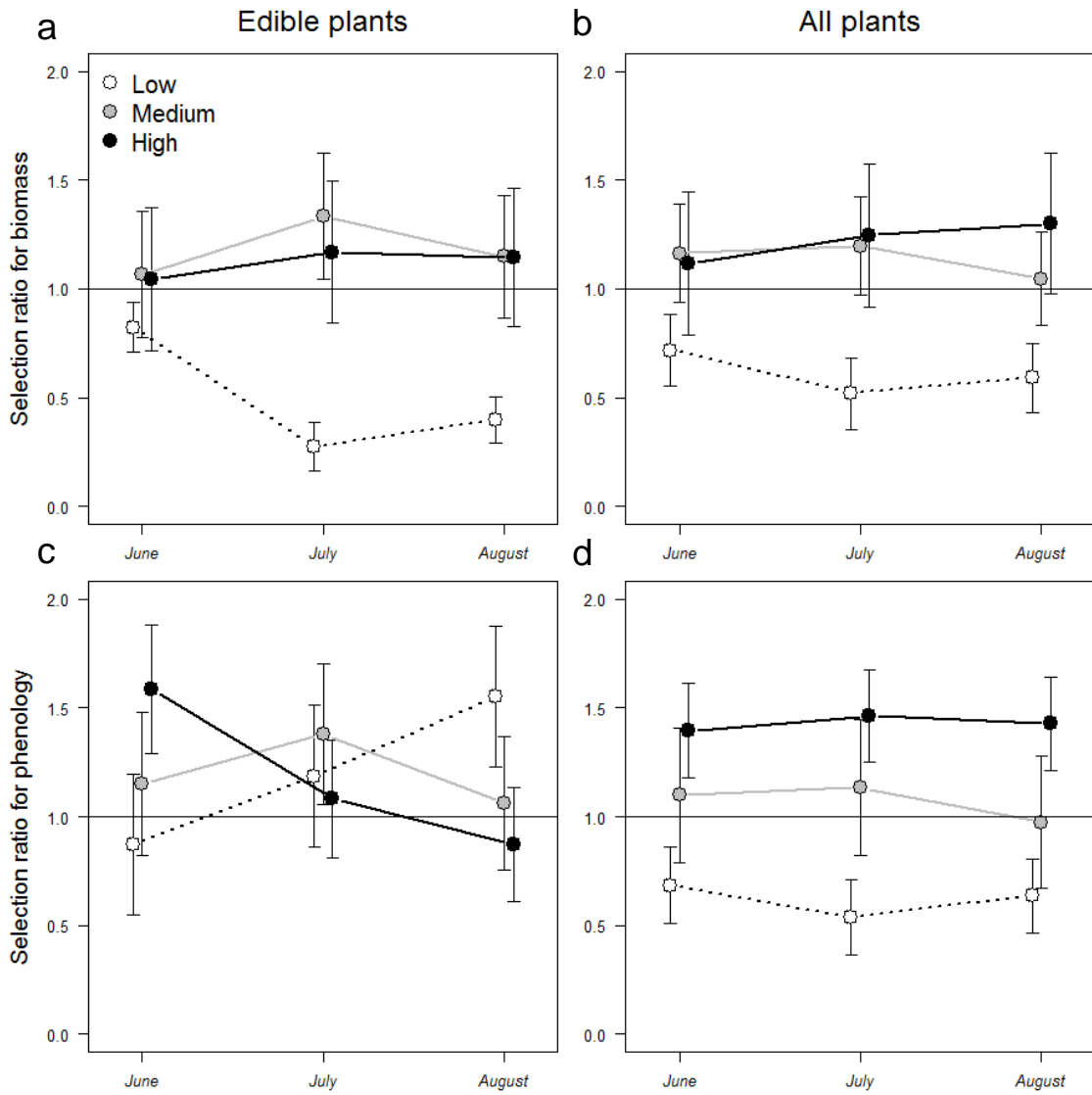
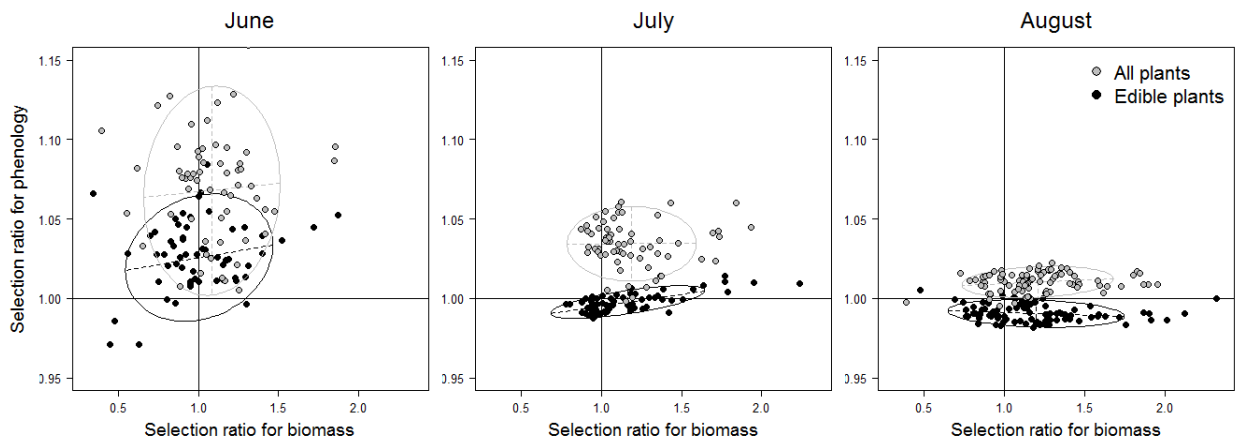


Figure 6



Appendix S1: Spatial clustering

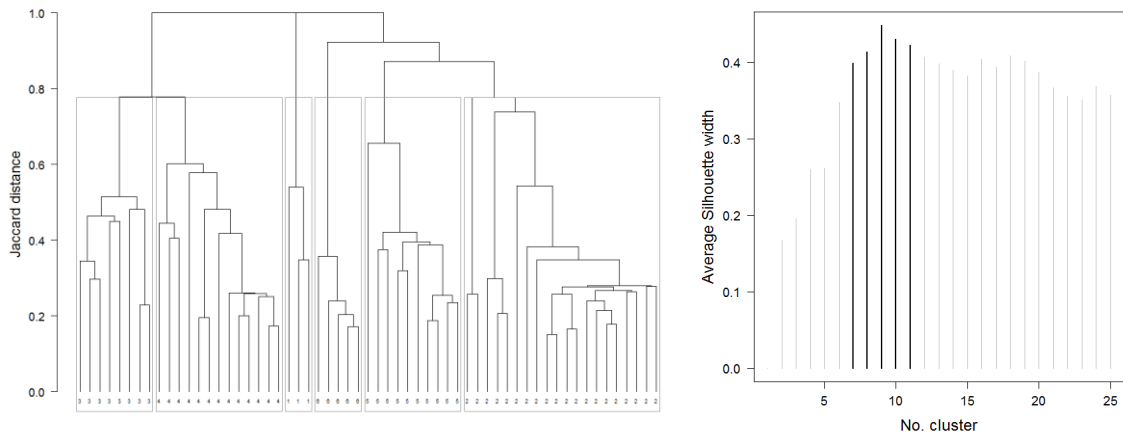


Figure S1-1: Average silhouette width against number of cluster and classification tree obtained with 6 clusters.

Table S1-1: Cluster characteristics

Cluster	Number of individuals	Silhouette width	Area (ha)
1	3	0.45	184.2
2	18	0.35	342.4
3	6	0.41	425.6
4	12	0.37	969.9
5	8	0.41	344.4
6	3	0.69	284.3

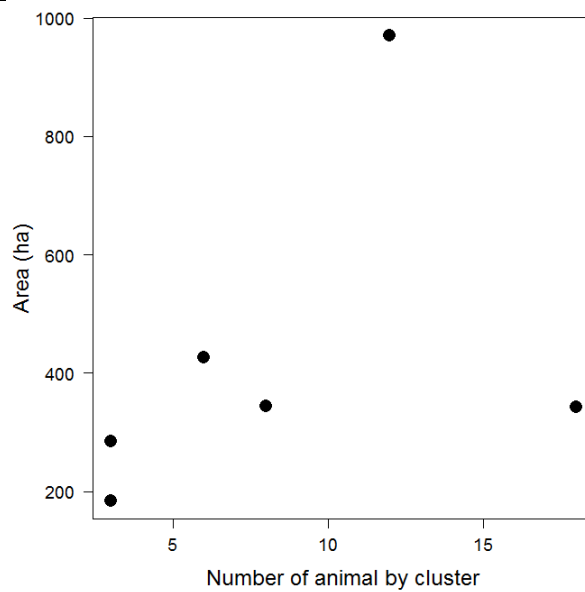


Figure S1-2: Cluster area against number of animals in cluster

Appendix S2: Modeling foodscape of Chamois

Sampling design for biomass and phenology data

Biomass

The BOTANAL technique was used to measure biomass and plant species composition (Tothill et al. 1992; Redjadj et al. 2012). For each year in 2007, 2009 and 2010, we sampled 147 plots distributed within our two sites using a hierarchical random sampling design, stratified by area of each plant community (see details in Duparc et al. 2012). Sampling occurred from May, when plot were free from snow, to end of October (Table S2-1).

Table S1-1: Number of observations per month and plant communities (n = 518)

Plant community	May	June	July	August	September	October	Total
Shrubs dominated by alder	7	8	15	0	0	0	30
Screes	8	28	42	12	3	3	96
Hay Meadows	15	29	44	10	3	3	104
Grasslands dominated by <i>C.ferruginea</i>	4	19	20	10	3	3	59
Tall grass communities	8	19	24	9	3	3	66
Swards dominated by <i>N. stricta</i>	5	20	24	9	3	3	64
Heaths dominated by <i>R. ferruginea</i>	3	17	17	9	3	3	52
Swards dominated by <i>S. caerulea</i>	12	23	39	9	3	3	89

Phenology

We recorded phenological stages of plant species on 62 plots (selected among the 147 for biomass sampling; Duparc et al. 2012; Table S2-2). Four phenological stages were estimated: growth, flowering, fruiting and curted (loss of fruit). A species was attributed to a given stage when more than 10% of individuals in the community reached this stage. Sampling occurred weekly from May, when plot were free from snow to end of September.

Table S2-2: Number of observations per month and plant communities (n = 548)

Plant community	May	June	July	August	September	October	Total
Shrubs dominated by alder	32	132	134	65	21	22	406
Screes	2	24	28	9	3	3	69
Hay Meadows	3	33	31	9	3	3	82
Grasslands dominated by							
C.ferruginea	3	26	27	9	3	3	71
Tall grass communities	4	27	27	9	3	3	73
Swards dominated by N. stricta	3	25	30	9	3	3	72
Heaths dominated by R. ferruginea	3	29	27	9	3	3	77
Swards dominated by S. caerulea	3	30	32	9	3	3	80

We estimated phenology for each community by calculating the community-weighted mean phenology (CWMP; Lavorel et al. 2008; Duparc et al. 2012). Phenological stages were ranked on a scale from 1 to 4 (1: vegetative growth, 2: flowering; 3: fruiting; 4: curted). CWMP was defined as the mean of species phenological values weighted by the relative abundance of each species in the community. We used species abundances estimated with BOTANAL in July 2007 to calculate the CWMP for each plot, given that community-weighted mean traits show negligible sensitivity to inter-annual variation in species relative abundances (Lavorel et al. 2008).

Diet data set

The dietary composition was investigated using DNA meta-barcoding on feces sampled in the Hunting reserve. For each feces, the number of sequences was turned into proportions in order to confer the same weight to each feces and plants whose proportion was under 2.5 % were removed. Under this threshold, the sequence was considered as a barcoding mistake or as an occasional resource. Details on this method are available in Bison et al. (2015).

We grouped feces according to the vegetation growing seasons: April–May, which corresponds to the start of the growing season (“spring”); June–July–August, around the vegetation peak of biomass (“summer”); September–October, during which the vegetation is senescent (“autumn”). Seasonal diets were thus established.

We crossed dates of vegetation plot sample with seasonal diet of chamois to conserved only edible plants for each season. Modeling vegetation biomass and phenology were performed only on plant species which occurred in more than 1% feces sampling.

Modeling foodscape

Vegetation biomass model

NDVI correction and modeling

We extracted MODIS dataset from NASA and Processes Distributed Active Archive Center (LPDAAC- 2000). Reflectance values in the red (ρ_{red}) and near infrared (ρ_{nir}) were used to calculate NDVI according to (Kriegler et al. 1969; Crippen 1990; Reed et al. 1994) :

$$NDVI = \frac{(\rho_{nir} - \rho_{red})}{(\rho_{nir} + \rho_{red})} \quad (1)$$

Data were 16 days composite value at 250m spatial resolution (MOD09Q1 Surface Reflectance products). We assigned at negative values of NDVI the value of 0.01 which corresponded to snow covered pixels. Then we applied the Best Index Slope Extraction (BISE) with sliding period of 40 days in order to reduce the noise in the NDVI time-series (Viovy et al. 1992). Eventually, we fitted NDVI curve against date with a double sigmoidal function according to Zhang et al. (2003). We choose double sigmoid function because this four parameter model is flexible enough to work across complex shapes (Liang et al. 2011; White et al. 2014).

Green biomass modeling

We spatially and temporarily paired each empirical biomass estimates with the predicted values of NDVI at the same spatial location and at the same date.

We performed non-linear mixed effect models to fit green biomass for each plant community with NDVI (Pinheiro and Bates 2000) as fixed effect and year as random effect to take in account for inter-annual. Green biomass was log transformed to achieve the assumption of normality. We use the four parameter logistic function (Nelder 1961) because it permits to fix the horizontal asymptote on the left (for low values of x) and the horizontal asymptote on the right (for large values of x) respectively at 0 and the quantile 95%. The use of the quantile 95% as upper limit avoid for over-estimation in prediction with highest NDVI values.

$$y = 0 + \frac{\text{Quantile95}}{1 + e^{(c-NDVI)/d}} \quad (2)$$

Vegetation phenology model

Temperature is recognized as the main driver of spring phenological events, such as budburst and Flowering (Billings and Mooney 1968; Menzel 2000), at least in temperate and cold ecosystems (Körner 2003). Consequently heat requirement, i.e. degree days, were used to model CWMP instead of NDVI. We modeled phenology of each plant community against degree days with non-linear mixed effect models, as this relation is commonly describe as nonlinear (Cannell and Smith 1983; Chuine 2000; Cleland et al. 2007) with year as random effect to take in account for inter-annual. We also use the four parameter logistic function (Nelder 1961) because it permits to fix the horizontal asymptote on the left (for low values of x) and the horizontal asymptote on the right (for large values of x) respectively at 1 and 4, the limits of the possible phenological stage according to according to our coding (see above).

$$y = 1 + \frac{3}{1 + e^{(c-dday)/d}} \quad (2)$$

d is the value of x at the point of inflection of the curve and c is a numeric scale parameter on the x axis. Degree days ($dday$) were calculated with base temperature of 5.56°C (Pastor and Post 1985) from daily temperature average at temperature station of Lescheraine (590 m a.s.l.) in Massif des Bauges.

Models accuracy

To assess the accuracy of our models we applied test set method of cross-validation. For each plant community we randomly sampled 80% of the dataset as a training set. We fitted each model described above on this training set. Then, we predicted variables of interest (green biomass or CWMP values) on the remainder 20% data, as a test set. We calculated the adjusted R^2 , Mean Square error (MAE; equation 3) and Coefficient of Variation of MAE (CVMAE) between predicted and observed values to estimate the performance of our models (López-Moreno et al. 2008; Choler et al. 2011). This procedure was repeated 999 and the mean and 95% confident interval of the mean was reported.

$$MAE = N^{-1} \times \sum_{i=1}^N |P_i - O_i| \quad (3)$$

N is the number of observations, O_i is the observed value, P_i is predicted value, i is the counter for individual observed and predicted value. CVMAE was defined as the MAE divided by the observed values mean. We chose MAE because this measure of error magnitude (i) was less sensitive to the distribution of errors compared to mean square error (MSE) or root mean square error (RMSE)(Willmott and Matsuura 2005).

Results

Vegetation biomass model

Errors on predicted amount of green biomass was 32.0% on average for each plant communities, while R-squared averaged 0.48 (without Scree community, Fig S2-1). "Scree" was not well correlated with NDVI ($R^2=0.01$) and error prediction on biomass was 29.9% on average (Table S2-3). Other plant communities were far better predicted with CVMAE ranging from 5.3% for Shrub dominated by alder to 8.6% for Heath.

Table S2-3: Accuracy of green biomass (log transformed) model (plant communities are ranked in decreasing order of mean biomass)

Plant community	Mean \pm SD (g/m²)	R² \pm SD	MAE \pm SD	CVMAE \pm SD
Shrub dominated by alder	5.6 \pm 0.4	0.31 \pm 0.34	0.29 \pm 0.10	5.3 \pm 1.8
Hay Meadows	5.3 \pm 0.7	0.47 \pm 0.19	0.38 \pm 0.07	7.1 \pm 1.2
Sward dominated by <i>S. caerulea</i>	5.2 \pm 0.6	0.38 \pm 0.19	0.37 \pm 0.07	7.3 \pm 1.4
Tall grass community	5.1 \pm 0.6	0.44 \pm 0.25	0.38 \pm 0.10	7.5 \pm 1.9
Heath dominated by <i>R. ferruginea</i>	4.9 \pm 0.9	0.60 \pm 0.23	0.42 \pm 0.09	8.6 \pm 1.9
Sward dominated by <i>N. stricta</i>	4.9 \pm 0.7	0.64 \pm 0.17	0.34 \pm 0.07	6.9 \pm 1.3
Grassland dominated by <i>C.ferruginea</i>	4.9 \pm 0.8	0.55 \pm 0.22	0.41 \pm 0.09	8.3 \pm 1.8
Scree	3.5 \pm 1.4	0.01 \pm 0.7	1.04 \pm 0.18	29.9 \pm 5.4

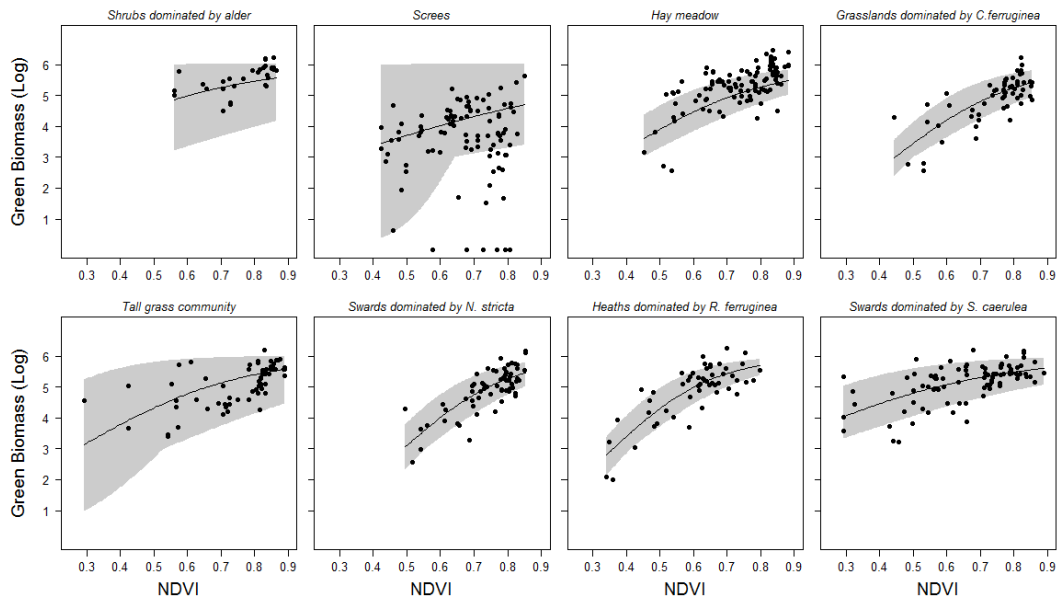


Figure S2-1: Observed values and confident interval of the non-linear mixed model for green biomass (log transformed) by plant communities

Vegetation phenological model

Models on predicted CWMP had better accuracy than models on green biomass. Average R-squared was 0.77 with CVMAE of 15.8% on average (Table S1-4 , and Fig. S2-2).

Table S2-4: Accuracy of CWMP phenology model (plant communities are ranked in decreasing order of mean biomass, see Table 3)

Plant community	R² ± SD	MAE ± SD	CVMAE ± SD
Shrubs dominated by alder	0.86 ± 0.05	0.28 ± 0.03	13.0 ± 1.3
Hay Meadows	0.76 ± 0.13	0.34 ± 0.06	15.6 ± 2.9
Swards dominated by <i>S. caerulea</i>	0.64 ± 0.17	0.42 ± 0.07	19.0 ± 3.3
Tall grass community	0.85 ± 0.08	0.27 ± 0.05	11.7 ± 2.3
Heath dominated by <i>R. ferruginea</i>	0.69 ± 0.15	0.41 ± 0.07	18.1 ± 2.9
Swards dominated by <i>N. stricta</i>	0.78 ± 0.12	0.35 ± 0.06	14.7 ± 2.5
Grassland dominated by <i>C. ferruginea</i>	0.82 ± 0.11	0.34 ± 0.06	14.9 ± 2.9
Screes	0.73 ± 0.14	0.41 ± 0.08	19.2 ± 3.6

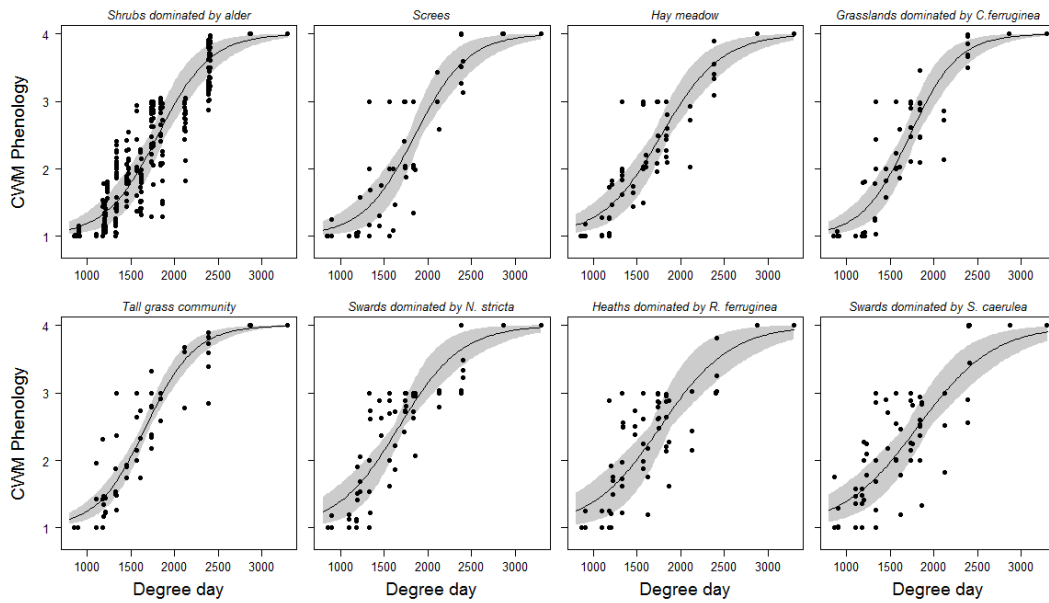


Figure S2-2: Observed values and confident interval of the non-linear mixed model for phenology score by plant communities

Discussion

Study results for predicted green biomass (R-squared between 0.31 and 0.64) were in the range reported by other studies looking at similar biomass dynamic from NDVI ($r^2 = [0.28-0.83]$), (Wessels et al. 2006; Cho and Skidmore 2008; Schweiger et al. 2015). Here, performance of prediction varied with plant community but absolute errors were lower to 10% excepted for screes (29.9%). Two non-mutually exclusive reasons can be invoked for the large prediction error in “Scree”. First, screes produce small amount of biomass and rocks represents an important part of their cover which could bias imaging spectroscopy measurement. Second, areas covered by screes were small (area = 1.6 ± 0.4 ha) compared to MODIS satellite signal resolution (250m *i.e.* pixel area of 6.25 ha). Therefore, NDVI measures associated to “Scree” most likely include vegetation communities around “Scree”, which leads to overestimate the amount of green biomass.

Phenology (CWMP) prediction models were more efficient. These results could be explained by the fact that temperature is recognized as the main driver of phenological events, such as budburst and flowering (Billings and Mooney 1968; Menzel 2000) at least in temperate and cold ecosystems (Körner 2003).

Our models allow predicting quantity biomass and phenology for each plant community for years between 2004 and 2014 in subalpine grassland of the National Game and Hunting Reserve. We think accuracy is enough to characterize in time and space resource quantity and quality as predictor in habitat selection analyses for large herbivores into our study site.

REFERENCES

- Billings WD, Mooney HA. 1968. The ecology of arctic and alpine plants. *Biol. Rev.* 43:481–529.
- Bison M, Ibanez S, Redjadj C, Boyer F, Coissac E, Miquel C, Rioux D, Said S, Maillard D, Taberlet P, et al. 2015. Upscaling the niche variation hypothesis from the intra- to the inter-specific level. *Oecologia*.
- Cannell MGR, Smith RI. 1983. Thermal Time, Chill Days and Prediction of Budburst in *Picea sitchensis*. *J. Appl. Ecol.* 20:951.
- Cho MA, Skidmore AK. 2008. Hyperspectral predictors for monitoring biomass production in Mediterranean mountain grasslands: Majella National Park, Italy. *Int. J. Remote Sens.* 30:499–515.
- Choler P, Sea W, Leuning R. 2011. A Benchmark Test for Ecohydrological Models of Interannual Variability of NDVI in Semi-arid Tropical Grasslands. *Ecosystems* 14:183–197.
- Chuine I. 2000. A Unified Model for Budburst of Trees. *J. Theor. Biol.* 207:337–347.
- Cleland EE, Chuine I, Menzel A, Mooney HA, Schwartz MD. 2007. Shifting plant phenology in response to global change. *Trends Ecol. Evol.* 22:357–365.
- Crippen RE. 1990. Calculating the vegetation index faster. *Remote Sens. Environ.* 34:71–73.
- Duparc A, Redjadj C, Viard-Crétat F, Lavorel S, Austrheim G, Loison A. 2012. Co-variation between plant above-ground biomass and phenology in sub-alpine grasslands. *Appl. Veg. Sci.* 16:305–316.
- Körner C. 2003. *Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems*. Springer Verlag.
- Kriegler FJ, Malila WA, Nalepka RF, Richardson W. 1969. Preprocessing Transformations and Their Effects on Multispectral Recognition. In: *Remote Sensing of Environment*, VI. p. 97. [accessed 2014 Apr 22]. <http://adsabs.harvard.edu/abs/1969rse..conf...97K>

- Lavorel S, Grigulis K, McIntyre S, Williams NSG, Garden D, Dorrough J, Berman S, Quétier F, Thébault A, Bonis A. 2008. Assessing functional diversity in the field—methodology matters! *Funct. Ecol.* 22:134–147.
- Liang L, Schwartz MD, Fei S. 2011. Validating satellite phenology through intensive ground observation and landscape scaling in a mixed seasonal forest. *Remote Sens. Environ.* 115:143–157.
- López-Moreno JI, Goyette S, Beniston M. 2008. Climate change prediction over complex areas: spatial variability of uncertainties and predictions over the Pyrenees from a set of regional climate models. *Int. J. Climatol.* 28:1535–1550.
- Menzel A. 2000. Trends in phenological phases in Europe between 1951 and 1996. *Int. J. Biometeorol.* 44:76–81.
- NASA Land Processes Distributed Active Archive Center (LP DAAC). 2000. MOD09Q1 - Surface Reflectance 8-Day L3 Global 250m. Sioux Falls, South Dakota. [accessed 2014 Apr 22]. <http://e4ftl01.cr.usgs.gov>
- Nelder JA. 1961. The fitting of a generalization of the logistic curve. *Biometrics* 17:89–110.
- Pastor J, Post WM. 1985. Development of a Linked Forest Productivity – Soil Process Model. ORNLTM-9519 Oak Ridge Natl. Lab.
- Pinheiro JC, Bates DM. 2000. Mixed-Effects Models in S and S-PLUS. [accessed 2014 May 16]. <http://www.springer.com/statistics/statistical+theory+and+methods/book/978-1-4419-0317-4>
- Redjadj C, Duparc A, Lavorel S, Grigulis K, Bonenfant C, Maillard D, Said S, Loison A. 2012. Estimating herbaceous plant biomass in mountain grasslands: a comparative study using three different methods. *Alp. Bot.*:1–7.
- Reed BC, Brown JF, VanderZee D, Loveland TR, Merchant JW, Ohlen DO. 1994. Measuring phenological variability from satellite imagery. *J. Veg. Sci.* 5:703–714.
- Said S, Pellerin M, Guillon N, Debias F, Fritz H. 2005. Assessment of forage availability in ecological studies. *Eur. J. Wildl. Res.* 51:242–247.
- Schweiger AK, Risch AC, Damm A, Kneubühler M, Haller R, Schaepman ME, Schütz M. 2015. Using imaging spectroscopy to predict above-ground plant biomass in alpine grasslands grazed by large ungulates. *J. Veg. Sci.* 26:175–190.
- Tothill JC, McDonald CK, Jones RM, Hargreaves JNG. 1992. BOTANAL: A Comprehensive Sampling and Computing Procedure for Estimating Pasture Yield and Composition. Field sampling. Queensland, AU: CSIRO Division of Tropical Crops and Pastures.

- Viovy N, Arino O, Belward AS. 1992. The Best Index Slope Extraction (BISE): A method for reducing noise in NDVI time-series. *Int. J. Remote Sens.* 13:1585–1590.
- Wessels KJ, Prince SD, Zambatis N, MacFadyen S, Frost PE, Van Zyl D. 2006. Relationship between herbaceous biomass and 1- km² Advanced Very High Resolution Radiometer (AVHRR) NDVI in Kruger National Park, South Africa. *Int. J. Remote Sens.* 27:951–973.
- White K, Pontius J, Schaberg P. 2014. Remote sensing of spring phenology in northeastern forests: A comparison of methods, field metrics and sources of uncertainty. *Remote Sens. Environ.* 148:97–107.
- Willmott CJ, Matsuura K. 2005. Advantages of the mean absolute error (MAE) over the root mean square error (RMSE) in assessing average model performance. *Clim. Res.* 30:79–82.
- Zhang X, Friedl MA, Schaaf CB, Strahler AH, Hodges JCF, Gao F, Reed BC, Huete A. 2003. Monitoring vegetation phenology using MODIS. *Remote Sens. Environ.* 84:471–475.

Chapitre 5

Revisiting the spatio-temporal functional response in habitat selection in large herbivores: a matter of resource variability?

Article 2

Revue ciblée : Functional Ecology

DUPARC Antoine^{1,2}, GAREL Mathieu¹, MARCHAND Pascal^{1,2}, DUBRAY Dominique¹, JULLIEN Jean-Michel¹, AMBLARD Thibault¹, MAILLARD Daniel¹, LOISON Anne².

1. Unité Faune de Montagne, Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Juvignac, France

2. Laboratoire d'Ecologie Alpine, Centre National de la Recherche Scientifique, Université de Savoie, Le Bourget-du-Lac, France. Antoine.duparc@univ-smb.fr

Abstract

Most habitats are distributed heterogeneously in space forcing animal to take decisions about where to be according to both habitats characteristics and animals needs in terms of energy intake and safety. These decisions are expected to be dependent on habitats availabilities, a concept known as “functional response” in habitat selection studies. Surprisingly, in large herbivores, functional response has seldom been studied by describing the differences in resource availability and quality among individuals as continuous covariates. When it was done, studies have systematically focused on the mean of a resource trait available for an individual and have neglected the spatial variation of this trait, which determines whether an individual is actually able to select for higher value of a preferred resource. Studying chamois, a medium-size social herbivore, we tested whether both mean and variation of quantity and quality of resources available to different socio-spatial groups explained habitat selection patterns. Owing to GPS data from 50 females monitored during 10 years and data on the actual foodscape of the species (i.e. including spatio-temporal availability, quantity and quality of edible plants)=, we determined (1) socio-spatial groups (clusters of individuals), (2) the biomass and phenology of edible plants monthly available for each cluster during the growing season (June-August), and (3) whether there was a functional response in habitat selection regarding mean and standard variation of available resources quality (indexed by phenology) and quantity within clusters. Clusters differed in availability and intensity of selection for resource quantity and to a lower extent for resource quality. We found a temporal shift from a strongest selection of plant quality when plant biomass was low early in the growing season to a strongest selection for biomass later when quality depleted and biomass increased. We also found functional responses with animals being less selective when the mean value of the focal trait increased (quality only) or when its spatial variance decreased (for both quality and quantity). Our findings highlight the importance of the resource variability in the process of habitat selection for herbivores which adjust to spatio-temporal variation in the quantity-quality trade-off of resources available.

Keywords : chamois, *Rupicapra rupicapra*, mountain ungulate, habitat selection, foodscape, North-West Alps.

Introduction

Most resources are distributed heterogeneously in space prompting animal to take decisions in terms of movement, habitat and food selection in order to keep away from risks and eventually maintain their energetic balance (White 1983; McNamara & Houston 1994). Non-random use of available habitats result from behavioural processes linked to individual preference or avoidance of habitats for which values in terms of food resources, risk of being predated, and costs of moving between and within them vary (Rosenzweig 1981; McArthur *et al.* 2014). The relative availability of different habitats and the temporal changes of habitat characteristics defined by food resources and risk (Godvik *et al.* 2009), should influence the time spend in each habitat (Charnov 1976; Brown 1988; Wiens *et al.* 1993; Van Moorter *et al.* 2016), and consequently habitat selection processes. Functional response in habitat selection (Mysterud & Ims 1998) describes this mechanism of changing intensity of habitat use according to relative habitat accessibility and characteristics, extending the well-known concept of functional response originally developed for understanding prey consumption rate by predators (Holling 1959).

In the context of functional responses in habitat selection, a pivotal step is the characterization of habitat availability (Hobbs 2003; Aarts *et al.* 2008, 2013; Beyer *et al.* 2010; Northrup *et al.* 2013; Paton & Matthiopoulos 2016), which involves determining both (1) the border of the area considered as containing habitats accessible for each individual and (2) the characteristics of these habitats in terms of resources and risks. The first point - defining what is biologically accessible - is a decisive stage of all habitat selection analyses (Hobbs 2003; Osko *et al.* 2004; Beyer *et al.* 2010). The existence of marked socio-spatial structures in numerous vertebrate populations (e.g. territories, matrilineal groups, clans, harems, Clutton-Brock 2016) at broad and fine scales (Petit *et al.* 1997; Narum *et al.* 2008; Cullingham *et al.* 2011; Roffler *et al.* 2014), means that individuals belonging to the same social unit are likely to share very similar habitats (e.g. McLoughlin *et al.* 2007; Marchand *et al.* 2015). Hence, it could be misleading to consider individuals as independent statistical units when studying functional responses in social species (Hebblewhite & Merrill 2008). At the same time, the existence of socio-spatial structures should allow for a better understanding of the emergence of a functional response, as inter-individual variation of habitat use can then be decomposed into within and between social unit components. There should therefore be a clear benefit in clarifying the organizational scale at which habitat availability is considered, and to include inter-individual socio-spatial relationships into the approach of functional responses in habitat selection (Beyer *et al.* 2010).

As pointed above, the second tricky point when studying functional response is the choice of variables used to describe habitat availability and characteristics (Aarts *et al.* 2013). Despite progresses in remote sensing for describing habitat productivity at finer scales (Pettorelli *et al.* 2011), it remains difficult to precisely quantify resources that actually matter for herbivores, i.e. the edible portions of available resources (Duparc *et al.* submitted). Large herbivores vary in their selectivity and in the amount of grass vs. browse they can eat (Demment & Soest 1985; Hofmann 1989; Claus, Lechner-Doll & Streich 2003), which means that a given range has species-specific values in terms of “foodscape” (Searle, Hobbs & Gordon 2007; Marsh *et al.* 2014). The more selective a species, the more important it should be, when studying functional responses, to describe habitats in terms of its edible portion by including data on species diet. Following this line of thought, it also appears relevant to consider continuous variables for describing the availability, in terms of quantity and quality, of edible forage, and thereby move beyond usual approaches which tend to split available ranges in habitat categories of different suitabilities (e.g. empirical cases: Mysterud & Ims 1998; Godvik *et al.* 2009; Herfindal *et al.* 2009). However, Beyer (2010) pointed out the difficulties of characterizing availability of continuous covariates for which a simple descriptor, as the mean, does not reflect necessarily the heterogeneity with which a habitat or a resource is encountered in the landscape (but see, Gillies *et al.* 2006; Hebblewhite & Merrill 2008). When testing only for the response to the available mean, one may overlook that selection is also constrained by the spatial heterogeneity of a resource. For instance, if two herbivore individuals have the same average biomass of their preferred plants in their range, but for one of them, with homogeneous values over its range, and for the other, areas of both high and low values, only the second one can select areas of higher values. For the same mean of available resource trait, one individual therefore would display stronger selection than the other. Although it has been repeatedly neglected so far, we posit that selection intensity results both from the average trait of a resource but also from its variability within an individual range, and hence, that both should be considered when looking for a functional response in habitat selection.

We investigated here the functional response in habitat selection of a social and selective herbivore, the chamois (*Rupicapra rupicapra*), while accounting for species’ diet (i.e. defining animal’s foodscape; Rayé *et al.* 2011; Redjadj *et al.* 2014; Bison *et al.* 2015), the mean and the variance of resources available in terms of quantity and quality, and the non-independence of individuals due to a stable clan-like social system leading to a marked socio-spatial structure of the population (Gerard & Richard-Hansen 1992; Loison, Jullien & Menaut 1999; Loison *et al.* 2008; Crampe *et al.* 2007). We specifically build up a combination of 3 large data sets on (1) individual habitat use, through GPS-collars ($n = 60$), (2) diet, through DNA barcoding (Rayé *et al.* 2011; Bison

2015) and (3) habitat characteristics in terms of resources quality and quantity, through remote sensing and field sampling (Duparc et al. 2012, Duparc et al. unpublished data). Using the GPS-database, we first performed a hierarchical clustering based on individual home range overlaps to characterize spatial groups (called hereafter clusters) within the population. Combining data from the diet database and the resource data base, we then estimated available edible resources (chamois foodscape), in terms of quantity and quality, in each cluster. Thereafter, we tested whether habitat selection was driven by availability described in terms of both mean and standard deviation of the quantity and quality of resources at the cluster level. In terms of means, we expected that the intensity of selection for high quantity and good quality to be strongest in clusters where the quantity and quality of food had relatively low to medium values. In term of spatial variance of available food quality and quantity, we expected selection intensity to increase with an increasing spatial variance within clusters ranges.

Material and methods

Study area

We conducted our study in the National Game and Hunting Reserve of Les Bauges massif, in the northern French Alps (45°40' N, 6°23' E; 900 to 2200 m a.s.l., 5200ha). More than half of the area (56%) is covered by forests dominated by beech (*Fagus sylvatica*) and fir (*Abies alba*) groves. Thirty-six percent are grasslands and the remaining percents represent rocky areas (Lopez 2001). We distinguished 7 plant communities in the alpine pastures, based on dominant species: alpenrose heaths, Blue moorgrass–evergreen sedge swards, matgrass swards, mountain hay meadows, rusty sedge grasslands, tall herb community and screes (details in Duparc *et al.* 2012). The “scree” category grouped all plant associations found on steep slopes and disturbed habitat dominated by boulders and fallen rocks

Chamois population survey

Chamois is a medium-sized dimorphic ungulate (average body mass of 30 kg for females and 40 kg for males, Garel *et al.* 2009). Chamois females reproduce for the first time at 2 or 3 years of age. They give birth to 1 young by year in late May (Loison 1995) and form groups with other females, kids and yearlings (Boschi & Nievergelt 2003; Crampe *et al.* 2007). Chamois are gregarious species with a clan-like organization, i.e. with groups that can be quite loose (Gerard & Richard-Hansen 1992; Crampe *et al.* 2007), but with adult females keeping to the same home ranges from year to year (Loison *et al.* 1999, 2008). We focused our study on the months (June–August) following birth peak (Loison 1995), when nursery groups composed of young and reproductive and unproductive females are formed (Lovari & Cosentino 1986; Gerard & Richard-Hansen 1992; Ruckstuhl & Ingold 1999). This period is

highly critical for mountain ungulates (Pettorelli *et al.* 2007; Hamel *et al.* 2009), due to the high energy requirements for lactation and storage of fat reserves for winter survival (Clutton-Brock, Albon & Guinness 1989; Stearns 1992; Jönsson 1997). Chamois have no natural large predators in the study area, except for golden eagles (*Aquila chrysaetos*) and red foxes (*Vulpes vulpes*) that may occasionally predate on newborns and sick individuals.

We trapped 50 females chamois during spring–summer 2004–2013 using falling nets baited with salt licks (Jullien, Pépin & Marouze 2001) located in two alpine grassland sites (Trelod: n=29 captures; Pecloz: n=21 captures) which are 9.9 km apart from each other without exchanges of chamois females between areas (Loison *et al.* 2008). Animals were fitted with GPS collars Lotek 3300S (Engineering Inc.), which recorded one location per day (over the different schedules used during the study period). We screened these data for erroneous locations following Bjørneraas (2010).

Home range estimate

We estimated monthly home ranges and annual home ranges used by each individual from a utilization distribution (UD) computed using the Brownian bridge movement model (BBMM; Horne *et al.* 2007). BBMM is a continuous time stochastic model of movement that incorporates an animal's movement path and time between locations to calculate UD, the probability density function providing the likelihood of an animal occurring in each unit of a defined area. The locations recorded by immobile GPS collars in the field (number of collars = 6; number of locations = 4343) were used to compute GPS location error d (15m here) from BBMM as the median distance between the centroids of data recorded by a GPS collar and each of these locations. The Brownian motion variance was determined for each monthly trajectory using the maximum likelihood approach developed by Horne *et al.* (2007). We thus defined home ranges as the set of pixels including 90% of the space use estimated by BBMM, to avoid the inclusion of unused areas (Bjørneraas *et al.* 2012).

Statistical analyses

Defining and comparing resource availability among clusters

We aimed at determining available edible resources, i.e. the foodscape, in terms of quantity and quality throughout the growing season at the home range scale for each chamois. We first accounted for the clan-like organization of chamois by determining common available areas for individuals which home ranges strongly overlapped. Socio-spatial clusters were identified using hierarchical clustering (Sneath 1957) on a matrix of Jaccard distances computed from the spatial overlap between annual home ranges of each pair of individuals (see details in Duparc *et al.*, article 1, appendix S1). We chose a number of clusters based on the largest scores of the average silhouette width

(Rousseeuw 1987; Borcard, Gillet & Legendre 2011) which correspond to the levels for which the within-group mean intensities are highest. The common available area of each cluster corresponded to the union of all the monthly home ranges of individuals belonging to the cluster.

Second, we estimated edible forage biomass and phenology in each cluster. The list of edible plants for chamois was obtained by the analyses of feces collected in our study site, using DNA metabarcoding methods (Rayé *et al.* 2011; Bison 2015; Bison *et al.* 2015), which allowed us identifying 96 edible plant taxa (marginal plants which DNA-sequence occurred in <2.5% of feces total sequences were discarded, details in Bison *et al.* 2015). Field campaigns during 2007 to 2009 allowed us to estimate species composition, green biomass and plant phenology (indexed by 4 values 1: vegetative growth; 2:flowering; 3: fruiting; 4:curted tissues) at the plant community level for each month during the whole growing season (details of sampling design and protocol in Duparc *et al.* 2012). Using data on edible plants only, we modeled forage characteristics (biomass and phenology) in each cluster by calibrating the dynamics of NDVI to biomass, and temperature to phenology (see models and their validation in Duparc *et al.*, article 1, appendix S2). We predicted biomass (total green biomass) and phenology for the whole duration of our study from 2003 to 2014, at the daily and pixel (25m) scale. Phenology refers here to the community weighted mean (CWM) phenology value (i.e. species phenology value weighed by its abundance in a community). Phenology is related to forage quality through a non-linear relationship: quality is low for low phenological scores (plant emergence), increases when nutrients are translocated from root system to aerial parts of plants, reaches a peak close to the flowering phenological stage, and eventually decreases following tissue lignification (Hanley & McKendrick 1983; Chapin & Shaver 1989; Mengel *et al.* 2001; Mårell, Hofgaard & Danell 2006).

For each individual data (N = 212), we computed the mean and the standard deviation (SD) of biomass and phenology edible plants within its cluster area and home range. We assessed how mean and SD differed monthly between clusters (with unique cluster area over years, n=86) using mixed-effect models, where month, cluster and their interaction were fixed effects, while year was considered as a random effect (Bates *et al.* 2014, package 'lme4' in R). We compared models using Akaike's information criterion (AIC_c) with second-order adjustment to correct for small sample bias (Burnham & Anderson 2002). Following Burnham and Anderson (2002), models were ordered from the best to the least supported model (lowest to highest AIC_c), and we considered 2 competing models as different when their difference in AIC_c (hereafter called ΔAIC_c) was >2. When the two best models were close, i.e. with ΔAIC_c <2, we selected for the simplest model in terms of degrees of freedom.

Patterns of resource selection and functional response

To assess whether selection intensity differed among clusters, we calculated year- and month-specific selection ratios w (Savage 1931; Manly *et al.* 2002) for biomass and for phenology. We calculated selection ratio of each variable at the i^{th} individual ($n=212$) as: $w_i = o_i/\pi_i$, where “ π ” and “ o ” represent average values of biomass/phenology in the cluster and the 90% home range of the individual, respectively (see section “home range estimate” for the details). We performed mixed-effect models of selection ratios for each response variable (biomass and phenology), where month, cluster and their interaction were fixed effects, and year and individual were random effects (Bates *et al.* 2014, package ‘lme4’ in R). We followed the same method based on AIC ranking as above for model selection. We considered 95% confident intervals that did not overlap with 1 (no selection) as indicating a significant selection for (if $w_i > 1$) or against (if $w_i < 1$) the target variable.

Finally, we tested for a functional response of selection for biomass and phenology according to biomass and phenology mean and SD values in the available range. We performed mixed-effect models for each response variable (selection ratios for biomass and phenology), where the interaction between month and the metric considered (mean or SD) was the fixed part of the model, while year, cluster and individual were the random part (Bates *et al.* 2014, package ‘lme4’ in R). We considered slopes which 95% confident intervals did not overlap with 0 as significant.

Results

Defining and Comparing availability between clusters

Visual examination of the silhouette width plot provided support for between 6 and 10 clusters. In the following analyses, we used 6 clusters to keep a minimum number of 3 individuals within each cluster (**Fig.1**). Number of individuals composing clusters varied between 3 and 18 and was not related to cluster size (Pearson correlation test: $t=0.88$, $df = 4$, $p = 0.43$).

Clusters were contrasted in terms of topography, proportions of plant communities, biomass and phenology of edible plants (**Table 1**). Proportions of northern and southern aspect classes varied from 3% to 33% and from 15% to 50%, respectively. Intermediate slopes ($[30^\circ; 45^\circ]$) covered approximately half of clusters (mean = 54.0 ± 7.5 %) whereas steep slopes ranged from 13% to 32%. All clusters were dominated by forests, sward SC, rocks and meadows (mean sum = 84.3 ± 4.0 %) with marked differences in rocky (from 4.8% to 17.5%) and forested habitats (from 12.6% to 57.6%). Clusters varied in edible biomass from 17.2 ± 2.5 g/m² for cluster 3 to 25.5 ± 1.6 g/m² for cluster 2 but were synchronous in term of phenology in each month (**Appendix S1**).

With the standard deviation (SD) as descriptor, clusters differed in terms of biomass and also in terms of phenological development. SD of biomass values was $22.0 \pm 0.6 \text{ g/m}^2$ on average whereas SD of phenology scores was 2.5 ± 0.1 only on average showing that the variability of available resources was much higher in terms of quantity than quality each month.

Patterns of resource selection and functional response

Selection ratios (whether for biomass or phenology) varied among clusters whatever the month (see details on **Table 3**). Female chamois selected for higher quantity of edible plants on average in July and August (mean selection ratios of 1.21 [CI: 0.90; 1.52] and 1.22 [CI: 0.91; 1.53] respectively). June followed the same trend but selection ratios were not different from 1 (mean selection ratio = 1.03 [CI: 0.72; 1.34]). At the cluster scale, selection ratios for biomass were significantly larger in 2 clusters only in every month (**Table 3**). Most clusters showed the same trend (mean selection ratios >1) but with a high inter-individual variability. In terms of quality, chamois selected on average for the best quality every month, targeting phenology scores close to 2 (flowering, i.e. peak nutrients quality see method section). This translates into mean selection ratios above 1 in June when plants are growing (1.025 [CI: 1.015; 1.035]) and below 1 in July and August, when plants have passed flowering (July: 0.997 [CI: 0.987; 1.007] and August: 0.990 [CI: 0.980; 1.088]). Every cluster displayed this consistent shift in selection from high to low phenology scores from June to August (**Table 3**).

Selection ratios for biomass did not vary with mean available biomass whatever the month (slope in June: 0.008 [CI: -0.004; 0.020]; in July: 0.008 [CI: -0.011; 0.027]; in August: 0.008 [CI: -0.001; 0.017], **Fig.2**). In contrast, selection ratios increased markedly with the standard deviation of available biomass both in July and August (slope in July: 0.024 [CI: 0.012; 0.036]; in August: 0.023 [CI: 0.014; 0.032]), but not in June (0.004 [CI: -0.009; 0.017]).

Selection ratios for phenological scores decreased (-0.035 [CI: -0.051; -0.019]) with mean phenology in June (**Fig.3**). During this month, phenological scores varied from 1.1 to 1.9, and covary positively with plant nutrients content (see methods section). The negative slope therefore indicated that the better the forage quality, the lower the selection ratios. In addition, during this month, the larger the standard deviation, the larger the selection ratios (slope: 0.38 [CI: 0.15; 0.61]), indicating again that, as expected, low spatial variation within a cluster constrained selection ratios while high spatial variation allowed individuals to be selective. In July and August, when phenological scores were >2 and standard deviations were low, selection ratios were close (July) or below (August) 1 and there was no relationship between selection ratios and either the mean value (slope in July: -0.007 [CI: -0.028; 0.014]; in August: -0.007 [CI: -0.036; 0.022]) or the spatial variation of phenology scores (slope in July: -0.06 [CI: -0.53; 0.41]; in August 0.017 [CI: -0.283; 0.317]).

Discussion

Chamois individuals within the same population lived in clusters whose ranges markedly differed in terms of topography and food resources. This elicited differences in terms of individual habitat selection among these clusters. General patterns of selection revealed that at the home range level, chamois selected for larger food quantity and better food quality than available in their cluster range, but with a marked temporal dynamics in selection patterns. Notably, selection intensity for higher biomass was strongest when plant quality was relatively low (late in the growing season), while selection intensity for better quality was strongest when plant biomass was low (early in the growing season). When focusing on explaining among-clusters variability to test for a functional response in habitat selection, we unveiled the importance of within-cluster spatial variation of resource traits, in addition to mean trait values, for determining selection ratios. Actually, the variation in selection ratios only weakly responded to within-cluster mean resource values compared to the way it responded to within-cluster variation in resource traits. We discuss below these combined patterns of functional response to mean and variability of resources available to individuals, as well as the importance of the concept of foodscape in the context of habitat selection studies and the meaning of accounting for socio-spatial structure in habitat selection studies to better understand population distribution.

Functional response and spatial variability of resource traits

Studying functional response in habitat selection requires defining a reference habitat or habitat variable which (1) availability varies among individual ranges, (2) profitability (related to energy intake or safety) depends on availability (Mysterud & Ims 1998, REF). In this case, availability of this habitat should elicit a response in terms of selection (Van Moorter *et al.* 2013) which should show up in the form of a functional response in habitat selection. Most often, available ranges are described using data on relative proportion of cover types that are quite easy to obtain (e.g. habitat categories such as open or closed; Herfindal *et al.* 2009; land cover types such as grasslands or forests; Bjørneraas *et al.* 2012), and can be good descriptor of food resources available and safety provided by an habitat (Mysterud & Ims 1998; Godvik *et al.* 2009). It is more challenging to explore functional responses in habitat selection with regard to direct measures of food resources characteristics because they are rarely available in a study site (but see e.g. Hansen *et al.* 2009 who use remote sensing variables as continuous proxies of biomass) and, furthermore, as we contend here, the mean availability of a resource may only partly qualify resources at disposal for an animal (but see Hebblewhite & Merrill 2008).

Our results supported a weak effect of mean available quality to explain individual differences in selection ratios, except in June. Patterns of selection for quality during this month were consistent with the expected saturation effect displayed by functional responses when resources are abundant and searching time is low (Holling 1959; Mysterud & Ims 1998). Accordingly, early in the growing season, the better the resources, the least selective individuals were.

However as we posited, the most noticeable patterns in our findings was that within-cluster spatial variation of resource traits, especially biomass, better explained the intensity of selection by chamois than mean traits, at the cluster range scale. Habitat selection is indeed possible only when animal is in front of a diversity of choices, so characterising this diversity is pivotal to understand variation of individual selection patterns (Gillies *et al.* 2006; Matthiopoulos *et al.* 2011). A lack of variation represents a strong constraint for individuals, whatever the mean resource traits in their range. For instance, there was no detectable relationship between selection ratios and diversity in phenology at the within-cluster scale late in the growing season, probably due to the fact that at this time, all edible plants had phenological scores indicative of poor quality.

Functional response and temporal variation in resource traits

According to White (1983), the quality of food intake have multiplier effect on body mass compared to quantity. Given that resources of high quality are generally too scarce to fulfill energetic requirements (Spalinger & Hobbs 1992; Gross *et al.* 1993), large herbivores have to select for a trade-off between quantity and quality according to the phenological development of plants during the growing season. The hypothesis that animals adjust spatial selection for an optimal resource quantity-quality trade-off corresponds to the Forage Maturation Hypothesis (McNaughton 1985; Fryxell 1991; Wilmshurst, Fryxell & Hudsonb 1995). Temporal patterns displayed here by chamois support that females adjusted their habitat selection depending on how limiting the other trait was (e.g. biomass was more strongly selected for late in the season, when overall quality of edible plants is low) or whether spatial heterogeneity was limiting or not (e.g. higher quality was more strongly selected for when mean and heterogeneity in quality were highest, early in the season). While in a FMH context, several authors found that the best quality/quantity trade-off occurred at intermediate levels of biomass (Fryxell 1991; Hebblewhite, Merrill & McDermid 2008; Mysterud *et al.* 2012) , our results suggest that chamois foraged in relatively high biomass areas when quality decreases. One explanation of this discrepancy is that we considered biomass of edible plants only, which means that plants that are shunned by individuals are not part of the biomass considered here. In term of energy intake, it makes sense that individuals over-selected edible plants in areas of high biomass, even when overall quality of a plant community is relatively low. It also means that edible plants

detected through DNA-barcoding are those that are of good quality (Bison 2015) , so that among these plants, at a given point in time, there is no negative covariation between quantity and quality (Duparc et al. submitted). While combining information on diet and space use is rarely possible due to the paucity of database with diet and habitat selection on the same study sites, we advocate for the use of the foodscape concept to better understand functional response in habitat selection

Spatial structure play a role in habitat selection

Functional response in habitat selection has first been studied on solitary, territorial or weakly social species such as roe deer and moose, where individual ranges hardly overlap. In social species, such as chamois (Crampe et al. 2007, Loison et al. 2008), several individuals can share the same available range. In such cases, functional response in habitat selection needs to account for socio-spatial structures (Hebblewhite & Merrill 2008; Marchand *et al.* 2015). Here, we found marked cluster effects showing that individuals from the same cluster responded similarly to cluster range constraints. Identifying such spatial structure permits a better characterization of the scale at which habitat selection occurs because groups, in social species, participate to the emergence of home range (Powell 2000) and influence habitat selection behavior (e.g. in bison *Bison bison* Fortin et al. 2009). Chamois clusters consistently differed in terms of edible resources quantity and quality, and yet, chamois are sedentary with stable home range, and the vast majority of females stay in their mother cluster (Loison et al. 2008). Even when not holding individual territories, individuals of social species therefore appear not to distribute freely according to resource availability (Fretwell & Lucas 1969; Rosenzweig 1981; Morris 1988). To further test the connection between habitat heterogeneity, habitat selection, and distribution of animals at the population scale, we need to pursue such analyses of functional responses in habitat selection by identifying if different selection patterns results in spatial differences in individual demographic performances (Gaillard et al. 2010)

Acknowledgements

We gratefully acknowledge all the participants for helping with the capture and marking of the animals and for the recovery: volunteers and professionals of the Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, of the Office National des Forêts and of the Parc Naturel Regional du massif des Bauges. We are also grateful to Météo-France for providing us with the weather data. This study was funded by the Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage and Zone Atelier Alpes, a member of the ILTER-Europe network ZAA.

References

- Aarts, G., Fieberg, J., Brasseur, S. & Matthiopoulos, J. (2013) Quantifying the effect of habitat availability on species distributions. *Journal of animal ecology*, **82**, 1135–1145.
- Aarts, G., MacKenzie, M., McConnell, B., Fedak, M. & Matthiopoulos, J. (2008) Estimating space-use and habitat preference from wildlife telemetry data. *Ecography*, **31**, 140–160.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B. & Walker, S. (2014) *lme4: Linear Mixed-Effects Models Using Eigen and S4*.
- Beyer, H.L., Haydon, D.T., Morales, J.M., Frair, J.L., Hebblewhite, M., Mitchell, M. & Matthiopoulos, J. (2010) The interpretation of habitat preference metrics under use–availability designs. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **365**, 2245–2254.
- Bison, M. (2015) *Approches Taxonomique et Fonctionnelle Des Interactions Trophiques Entre Grands Herbivores et Communautés Végétales Dans Un Écosystème de Montagne*. Université Grenoble Alpes.
- Bison, M., Ibanez, S., Redjadj, C., Boyer, F., Coissac, E., Miquel, C., Rioux, D., Said, S., Maillard, D., Taberlet, P., Yoccoz, N.G. & Loison, A. (2015) Upscaling the niche variation hypothesis from the intra- to the inter-specific level. *Oecologia*.
- Bjørneraas, K., Herfindal, I., Solberg, E.J., Sæther, B.E., van Moorter, B. & Rolandsen, C.M. (2012) Habitat quality influences population distribution, individual space use and functional responses in habitat selection by a large herbivore. *Oecologia*, **168**, 231–243.
- Bjørneraas, K., Van Moorter, B., Rolandsen, C.M. & Herfindal, I. (2010) Screening Global Positioning System Location Data for Errors Using Animal Movement Characteristics. *The Journal of Wildlife Management*, **74**, 1361–1366.
- Borcard, D., Gillet, F. & Legendre, P. (2011) *Numerical Ecology with R*. Springer Science & Business Media.
- Boschi, C. & Nievergelt, B. (2003) The spatial patterns of Alpine chamois (*Rupicapra rupicapra rupicapra*) and their influence on population dynamics in the Swiss National Park. *Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde*, **68**, 16–30.
- Brown, J.S. (1988) Patch use as an indicator of habitat preference, predation risk, and competition. *Behavioral ecology and sociobiology*, **22**, 37–47.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (eds). (2002) *Model Selection and Multimodel Inference*. Springer New York, New York, NY.
- Chapin, F. & Shaver, G. (1989) Differences in Growth and Nutrient use Among Arctic Plant Growth Forms. *Functional Ecology*, **3**, 73–80.
- Charnov, E.L. (1976) Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical population biology*, **9**, 129–136.
- Clauss, M., Lechner-Doll, M. & Streich, W.J. (2003) Ruminant diversification as an adaptation to the physicommechanical characteristics of forage. *Oikos*, **102**, 253–262.

- Clutton-Brock, T. (2016) *Mammal Societies*. John Wiley & Sons.
- Clutton-Brock, T.H., Albon, S.D. & Guinness, F.E. (1989) Fitness costs of gestation and lactation in wild mammals. *Nature*, **337**, 260–262.
- Crampe, J.-P., Bon, R., Gerard, J.-F., Serrano, E., Caens, P., Florence, E. & Gonzalez, G. (2007) Site fidelity, migratory behaviour, and spatial organization of female isards (*Rupicapra pyrenaica*) in the Pyrenees National Park, France. *Canadian Journal of Zoology*, **85**, 16–25.
- Cullingham, C.I., Merrill, E.H., Pybus, M.J., Bollinger, T.K., Wilson, G.A. & Coltman, D.W. (2011) Broad and fine-scale genetic analysis of white-tailed deer populations: estimating the relative risk of chronic wasting disease spread. *Evolutionary Applications*, **4**, 116–131.
- Demment, M.W. & Soest, P.J.V. (1985) A Nutritional Explanation for Body-Size Patterns of Ruminant and Nonruminant Herbivores. *The American Naturalist*, **125**, 641–672.
- Duparc, A., Redjadj, C., Viard-Crétat, F., Lavorel, S., Austrheim, G. & Loison, A. (2012) Co-variation between plant above-ground biomass and phenology in sub-alpine grasslands. *Applied Vegetation Science*, **16**, 305–316.
- Fortin, D., Fortin, M.-E., Beyer, H. L., Duchesne, T., Courant, S. & Dancose, K. (2009) Group-size-mediated habitat selection and group fusion-fission dynamics of bison under predation risk *Ecology*, **90**, 2480-2490
- Fretwell, S.D. & Lucas, H.L.J. (1969) On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds I. *Acta Biotheoretica*, **19**, 16–36.
- Fryxell, J.M. (1991) Forage Quality and Aggregation by Large Herbivores. *The American Naturalist*, **138**, 478–498.
- Garel, M., Loison, A., Jullien, J.-M., Dubray, D., Maillard, D. & Gaillard, J.-M. (2009) Sex-specific growth in alpine chamois. *Journal of Mammalogy*, **90**, 954–960.
- Gerard, J.-F. & Richard-Hansen, C. (1992) Social affinities as the basis of the social organization of a Pyrenean chamois (*Rupicapra pyrenaica*) population in an open mountain range. *Behavioural Processes*, **28**, 111–122.
- Gillies, C.S., Hebblewhite, M., Nielsen, S.E., Krawchuk, M.A., Aldridge, C.L., Frair, J.L., Saher, D.J., Stevens, C.E. & Jerde, C.L. (2006) Application of random effects to the study of resource selection by animals. *Journal of Animal Ecology*, **75**, 887–898.
- Godvik, I.M.R., Loe, L.E., Vik, J.O., Veiberg, V., Langvatn, R. & Mysterud, A. (2009) Temporal scales, trade-offs, and functional responses in red deer habitat selection. *Ecology*, **90**, 699–710.
- Gross, J.E., Shipley, L.A., Hobbs, N.T., Spalinger, D.E. & Wunder, B.A. (1993) Functional Response of Herbivores in Food-Concentrated Patches: Tests of a Mechanistic Model. *Ecology*, **74**, 778–791.
- Hamel, S., Côté, S.D., Gaillard, J.-M. & Festa-Bianchet, M. (2009) Individual variation in reproductive costs of reproduction: high-quality females always do better. *Journal of Animal Ecology*, **78**, 143–151.

- Hanley, T.A. & McKendrick, J.D. (1983) Seasonal changes in chemical composition and nutritive value of native forages in a spruce-hemlock forest, southeastern Alaska. *United States Department of Agriculture, Forest service*.
- Hebblewhite, M. & Merrill, E. (2008) Modelling wildlife–human relationships for social species with mixed-effects resource selection models. *Journal of Applied Ecology*, **45**, 834–844.
- Hebblewhite, M., Merrill, E. & McDermid, G. (2008) A multi-scale test of the forage maturation hypothesis in a partially migratory ungulate population. *Ecological Monographs*, **78**, 141–166.
- Herfindal, I., Tremblay, J.-P., Hansen, B.B., Solberg, E.J., Heim, M. & Sæther, B.-E. (2009) Scale dependency and functional response in moose habitat selection. *Ecography*, **32**, 849–859.
- Hobbs, N.T. (2003) Challenges and opportunities in integrating ecological knowledge across scales. *Forest Ecology and Management*, **181**, 223–238.
- Hofmann, R.R. (1989) Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia*, **78**, 443–457.
- Holling, C.S. (1959) Some Characteristics of Simple Types of Predation and Parasitism. *The Canadian Entomologist*, **91**, 385–398.
- Horne, J.S., Garton, E.O., Krone, S.M. & Lewis, J.S. (2007) Analyzing animal movement using Brownian Bridges. *Ecology*, **88**, 2354–2363.
- Johnson, D.H. (1980) The Comparison of Usage and Availability Measurements for Evaluating Resource Preference. *Ecology*, **61**, 65–71.
- Jönsson, K.I. (1997) Capital and Income Breeding as Alternative Tactics of Resource Use in Reproduction. *Oikos*, **78**, 57–66.
- Jullien, J.-M., Pépin, G. & Marouze, E. (2001) La cham'arch, un filet pour la capture des ongulés de montagne. *Faune Sauvage*.
- Loison, A. (1995) *Approches Intra- et Inter-Spécifiques de La Dynamique Des Populations: L'exemple Du Chamois*. Université Claude Bernard - Lyon 1.
- Loison, A., Darmon, G., Cassar, S., Jullien, J.-M. & Maillard, D. (2008) Age- and sex-specific settlement patterns of chamois (*Rupicapra rupicapra*) offspring. *Canadian Journal of Zoology*, **86**, 588–593.
- Loison, A., Jullien, J.-M. & Menaut, P. (1999) Subpopulation structure and dispersal in two populations of chamois. *Journal of Mammalogy*, **80**, 620–632.
- Lopez, J.F. (2001) *Inventaire Systématique de La Flore et de La Végétation Du Massif Des Bauges*. Le Châtelard, France.
- Lovari, S. & Cosentino, R. (1986) Seasonal habitat selection and group size of the Abruzzo chamois (*Rupicapra pyrenaica ornata*). *Bolletino di zoologia*, **53**, 73–78.
- Manly, B.F., McDonald, L.L., Thomas, D.L., McDonald, T.L. & Erickson, W.P. (2002) *Resource Selection by Animals*. Springer.

- Marchand, P., Garel, M., Bourgoïn, G., Dubray, D., Maillard, D. & Loison, A. (2015) Coupling scale-specific habitat selection and activity reveals sex-specific food/cover trade-offs in a large herbivore. *Animal Behaviour*, **102**, 169–187.
- Mårell, A., Hofgaard, A. & Danell, K. (2006) Nutrient dynamics of reindeer forage species along snowmelt gradients at different ecological scales. *Basic and Applied Ecology*, **7**, 13–30.
- Marsh, K.J., Moore, B.D., Wallis, I.R. & Foley, W.J. (2014) Feeding rates of a mammalian browser confirm the predictions of a ‘foodscape’ model of its habitat. *Oecologia*, **174**, 873–882.
- Matthiopoulos, J., Hebblewhite, M., Aarts, G. & Fieberg, J. (2011) Generalized functional responses for species distributions. *Ecology*, **92**, 583–589.
- Mauritzen, M., Belikov, S.E., Boltunov, A.N., Derocher, A.E., Hansen, E., Ims, R.A., Wiig, Ø. & Yoccoz, N. (2003) Functional responses in polar bear habitat selection. *Oikos*, **100**, 112–124.
- McArthur, C., Banks, P.B., Boonstra, R. & Forbey, J.S. (2014) The dilemma of foraging herbivores: dealing with food and fear. *Oecologia*, 1–13.
- McLoughlin, P., Gaillard, J.-M., Boyce, M., Bonenfant, C., Messier, F., Duncan, P., Delorme, D., Moorter, B.V., Said, S. & Klein, F. (2007) Lifetime reproductive success and composition of the home range in a large herbivore. *Ecology*, **88**, 3192–3201.
- McNamara, J.M. & Houston, A.I. (1994) The Effect of a Change in Foraging Options on Intake Rate and Predation Rate. *The American Naturalist*, **144**, 978–1000.
- McNaughton, S.J. (1985) Ecology of a Grazing Ecosystem: The Serengeti. *Ecological Monographs*, **55**, 259–294.
- Mengel, K., Kirkby, E.A., Kosegarten, H. & Appel, T. (2001) *Principles of Plant Nutrition.*, 5th ed. Kluwer Academic Publishers.
- Morris, D.W. (1988) Habitat-dependent population regulation and community structure. *Evolutionary Ecology*, **2**, 253–269.
- Mysterud, A., Bischof, R., Loe, L.E., Odden, J. & Linnell, J.D.C. (2012) Contrasting migration tendencies of sympatric red deer and roe deer suggest multiple causes of migration in ungulates. *Ecosphere*, **3**, 1–6.
- Mysterud, A. & Ims, R.A. (1998) Functional responses in habitat use: availability influences relative use in trade-off situations. *Ecology*, **79**, 1435–1441.
- Narum, S.R., Banks, M., Beacham, T.D., Bellinger, M.R., Campbell, M.R., Dekoning, J., Elz, A., Guthrie Iii, C.M., Kozfkay, C., Miller, K.M., Moran, P., Phillips, R., Seeb, L.W., Smith, C.T., Warheit, K., Young, S.F. & Garza, J.C. (2008) Differentiating salmon populations at broad and fine geographical scales with microsatellites and single nucleotide polymorphisms. *Molecular Ecology*, **17**, 3464–3477.
- Northrup, J.M., Hooten, M.B., Anderson, C.R. & Wittemyer, G. (2013) Practical guidance on characterizing availability in resource selection functions under a use–availability design. *Ecology*, **94**, 1456–1463.

- Osko, T.J., Hiltz, M.N., Hudson, R.J. & Wasel, S.M. (2004) Moose Habitat Preferences in Response to Changing Availability. *The Journal of Wildlife Management*, **68**, 576–584.
- Paton, R.S. & Matthiopoulos, J. (2016) Defining the scale of habitat availability for models of habitat selection. *Ecology*, **97**, 1113–1122.
- Pellerin, M., Said, S., Richard, E., Hamann, J.-L., Dubois-Coli, C. & Hum, P. (2010) Impact of deer on temperate forest vegetation and woody debris as protection of forest regeneration against browsing. *Forest Ecology and Management*, **260**, 429–437.
- Petit, E., Aulagnier, S., Bon, R., Dubois, M. & CrouauRoy, B. (1997) Genetic structure of populations of the Mediterranean mouflon (*Ovis gmelini*). *Journal of Mammalogy*, **78**, 459–467.
- Pettorelli, N.; Ryan, S.; Mueller, T.; Bunnefeld, N.; Jedrzejewska, B.; Lima, M. & Kausrud, K. (2011) The Normalized Difference Vegetation Index (NDVI): unforeseen successes in animal ecology *Climate Research* **46**, 15-27.
- Pettorelli, N., Pelletier, F., Hardenberg, A. von, Festa-Bianchet, M. & Côté, S.D. (2007) Early onset of vegetation growth vs. rapid green-up: impacts on juvenile mountain ungulates. *Ecology*, **88**, 381–390.
- Powell, R.A. (2000) Animal Home Ranges and Territories and Home Range Estimators. *Research Techniques in Animal Ecology*, Columbia university press, pp. 65–110. Luigi Boitani and Todd K. Fuller.
- Rayé, G., Miquel, C., Coissac, E., Redjadj, C., Loison, A. & Taberlet, P. (2011) New insights on diet variability revealed by DNA barcoding and high-throughput pyrosequencing: chamois diet in autumn as a case study. *Ecological research*, **26**, 265–276.
- Redjadj, C., Darmon, G., Maillard, D., Chevrier, T., Bastianelli, D., Verheyden, H., Loison, A. & Saïd, S. (2014) Intra- and Interspecific Differences in Diet Quality and Composition in a Large Herbivore Community. *PLoS ONE*, **9**, e84756.
- Roffler, G.H., Talbot, S.L., Luikart, G., Sage, G.K., Pilgrim, K.L., Adams, L.G. & Schwartz, M.K. (2014) Lack of sex-biased dispersal promotes fine-scale genetic structure in alpine ungulates. *Conservation Genetics*, **15**, 837–851.
- Rosenzweig, M.L. (1981) A Theory of Habitat Selection. *Ecology*, **62**, 327–335.
- Rousseeuw, P.J. (1987) Silhouettes: A graphical aid to the interpretation and validation of cluster analysis. *Journal of Computational and Applied Mathematics*, **20**, 53–65.
- Ruckstuhl, K.E. & Ingold, P. (1999) Aspects of mother-kid behavior in Alpine chamois, *Rupicapra rupicapra rupicapra*. *Zeitschrift fuer Saeugetierkunde*, **64**, 76–84.
- Savage, R.E. (1931) The relation between the feeding of the herring off the east coast of England and the plankton of the surrounding waters. *Fishery Investigation, Ministry of Agriculture, Food and Fisheries*, **2**, 1–88.
- Searle, K.R., Hobbs, N.T. & Gordon, I.J. (2007) It's the 'Foodscape', not the Landscape: Using Foraging Behavior to Make Functional Assessments of Landscape Condition. *Israel Journal of Ecology & Evolution*, **53**, 297–316.

- Sneath, P.H. (1957) The application of computers to taxonomy. *Journal of general microbiology*, **17**, 201–226.
- Spalinger, D.E. & Hobbs, N.T. (1992) Mechanisms of Foraging in Mammalian Herbivores: New Models of Functional Response. *The American Naturalist*, **140**, 325–348.
- Stearns, S.C. (1992) *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, Oxford, England.
- Van Moorter, B., Rolandsen, C.M., Basille, M. & Gaillard, J.-M. (2016) Movement is the glue connecting home ranges and habitat selection. *Journal of Animal Ecology*, **85**, 21–31.
- Van Moorter, B., Visscher, D., Herfindal, I., Basille, M. & Mysterud, A. (2013) Inferring behavioural mechanisms in habitat selection studies getting the null-hypothesis right for functional and familiarity responses. *Ecography*, **36**, 323–330.
- White, R.G. (1983) Foraging Patterns and Their Multiplier Effects on Productivity of Northern Ungulates. *Oikos*, **40**, 377.
- Wiens, J.A., Chr, N., Van Horne, B. & Ims, R.A. (1993) Ecological mechanisms and landscape ecology. *Oikos*, 369–380.
- Wilmshurst, J.F., Fryxell, J.M. & Hudsonb, R.J. (1995) Forage quality and patch choice by wapiti (*Cervus elaphus*). *Behavioral Ecology*, **6**, 209–217.

Table 1: Model selection with mean and standard deviation (SD) of available biomass and available phenology score. Df : degree of freedom; AICc : Second-order Akaike Information Criterion; Delta AICc : differences of AICc between best supported model and others.

MEAN				STANDARD DEVIATION			
Fixed effect	df	AICc	Delta AICc	Fixed effect	df	AICc	Delta AICc
<i>Response variable : biomass available in cluster</i>							
Cluster + Month	10	508.3	0	Cluster + Month	10	462.3	0
Cluster	8	512.7	4.41	Cluster	8	472.9	10.57
Month	5	524.4	16.08	Cluster x Month	20	482.3	19.97
Null	3	528.1	19.79	Null	3	561.6	99.24
Cluster x Month	20	531.9	23.51	Month	5	561.6	99.3
<i>Response variable : phenology score available in cluster</i>							
Month	5	-187.1	0	Cluster x Month	20	-569.6	0
Cluster + Month	10	-178.4	8.67	Cluster + Month	10	-559.2	10.44
Cluster x Month	20	-164.5	22.55	Month	5	-506.6	63.06
Null	3	207	394.08	Cluster	8	-408.5	161.18
Cluster	8	218.4	405.5	Null	3	-404.4	165.26

Table 2: Model selection on selection ratio for biomass and phenology score against month and cluster effect. Df : degree of freedom; AICc : Second-order Akaike Information Criterion; Delta AICc : differences of AICc between best supported model and others.

	df	AICc	delta AICc
<i>Response variable : selection ratio for biomass</i>			
cluster x month	21	8.1	0
cluster + month	11	26.9	18.77
cluster	9	47.5	39.4
month	6	58.1	49.99
null	4	77.6	69.51
<i>Response variable : selection ratio for phenology score</i>			
cluster x month	21	-1229.7	0
cluster + month	11	-1218.3	11.43
month	6	-1207.1	22.62
cluster	9	-1046.3	183.42
null	4	-1045.5	184.27

Table 3: Fitted values and 95% confident intervals in selection ratios for biomass and phenology scores by cluster and by month. Bold text represents significant selection (>1) or avoidance (<1) for biomass or phenology score.

	June	July	August
Clusters	mean [CI95%]	mean [CI95%]	mean [CI95%]
Biomass			
1	0.83 [0.70, 0.96]	1.21 [1.08, 1.34]	1.31 [1.20, 1.42]
2	1.07 [0.92, 1.22]	1.01 [0.86, 1.17]	1.12 [0.99, 1.25]
3	1.23 [1.01, 1.44]	1.09 [0.87, 1.3]	1.12 [0.92, 1.31]
4	1.11 [0.85, 1.37]	1.19 [0.93, 1.45]	0.97 [0.71, 1.23]
5	0.90 [0.79, 1.01]	1.05 [0.95, 1.15]	0.97 [0.87, 1.07]
6	1.25 [1.09, 1.42]	1.67 [1.5, 1.84]	1.63 [1.48, 1.77]
Phenology score			
1	1.012 [1.005, 1.019]	0.995 [0.988, 1.001]	0.989 [0.983, 0.994]
2	1.020 [1.012, 1.027]	0.991 [0.984, 0.999]	0.985 [0.979, 0.992]
3	1.016 [1.005, 1.026]	0.993 [0.982, 1.003]	0.995 [0.986, 1.004]
4	1.011 [0.997, 1.024]	1.006 [0.992, 1.019]	0.999 [0.986, 1.013]
5	1.035 [1.029, 1.040]	0.998 [0.993, 1.003]	0.992 [0.987, 0.996]
6	1.040 [1.032, 1.048]	1.007 [0.999, 1.016]	0.990 [0.983, 0.997]

Figure legend

Figure 1: Hierarchical clustering: (a) Location of the six clusters in the national game and hunting reserve of massif des Bauges (dot-dash line). (b) heat-map of matrix of Jaccard distance calculated on annual home range overlap for every pair of chamois (white: Jaccard distance = 1 to black Jaccard distance=0). Dendrograms on right and top sides were obtained by hierarchical clustering using "single link" method. Colors of squares correspond to cluster colors on the map (a).

Figure 2: Relationships between mean (upper panels) and sd (bottom panels) of edible biomass available in each cluster/year and individual selection ratios of edible biomass by month. Colors represent clusters. Solid lines, i.e. significant slopes, and dashed lines, i.e. not significant slopes, represent fitted values of the mixed effect models.

Figure 3: Relationships between mean (upper panels) and sd (bottom panels) of phenology scores available in each cluster/year and individual selection ratios of phenology scores by month. Colors represent clusters. Solid lines, i.e. significant slopes, and dashed lines, i.e. not significant slopes, represent fitted values of the mixed effect models.

Figure 1

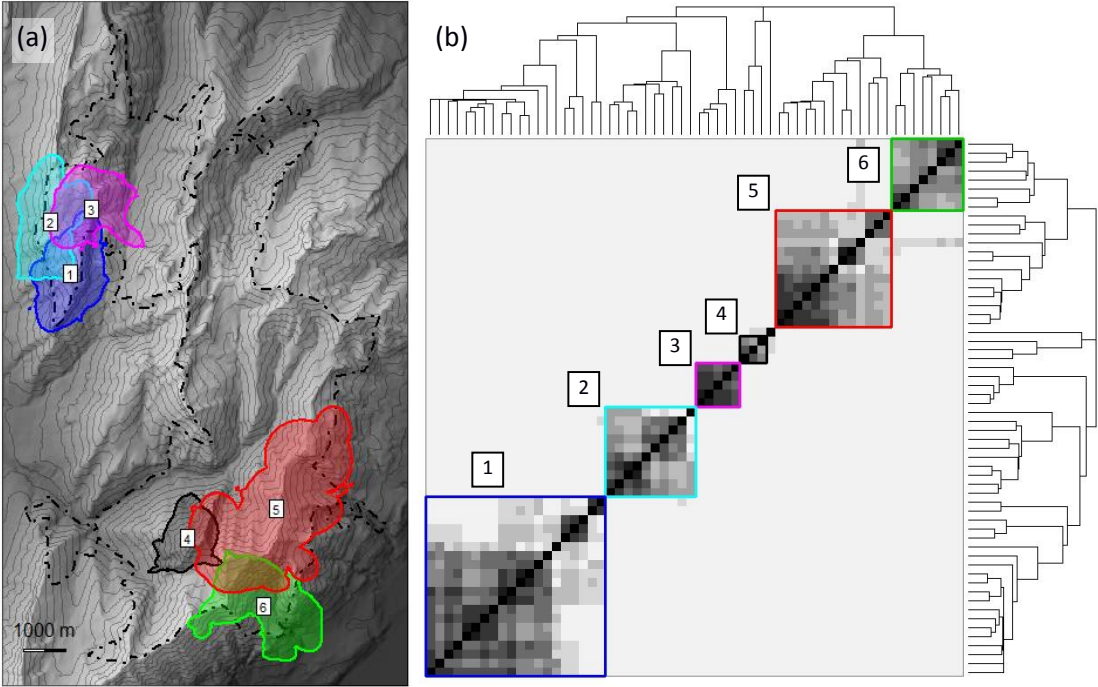


Figure 2

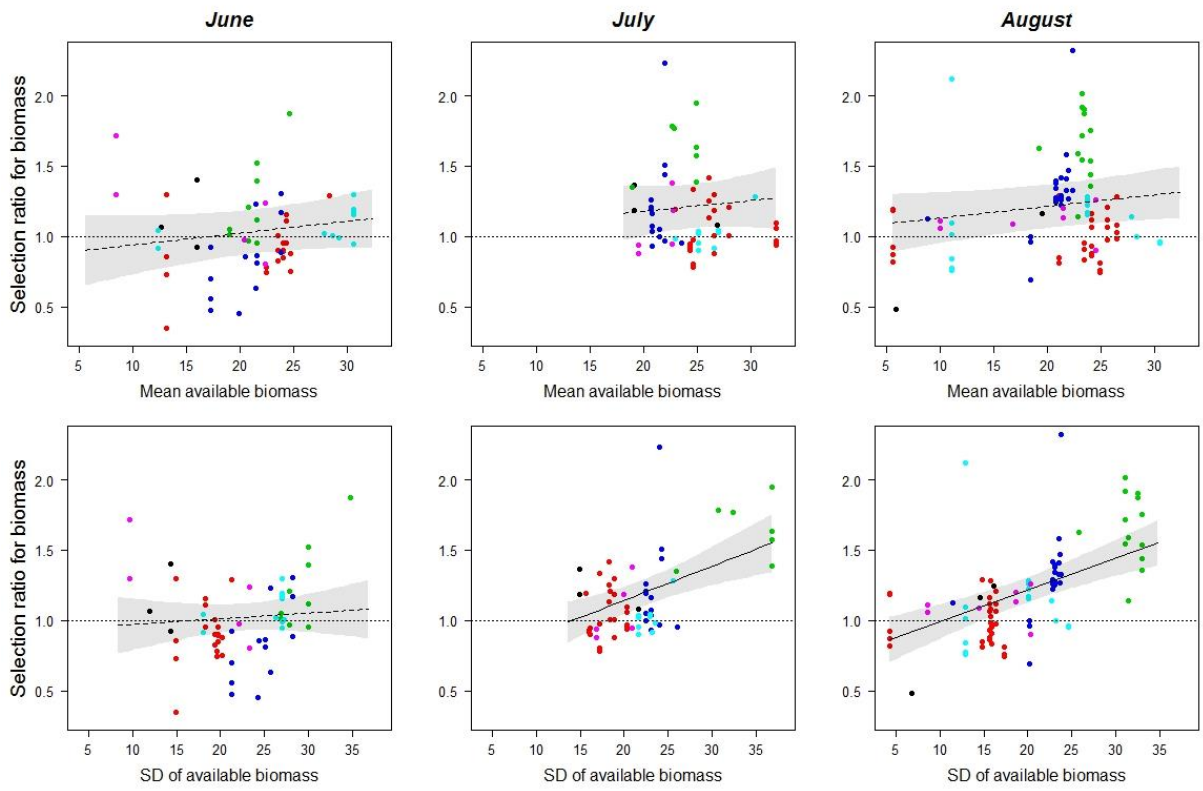
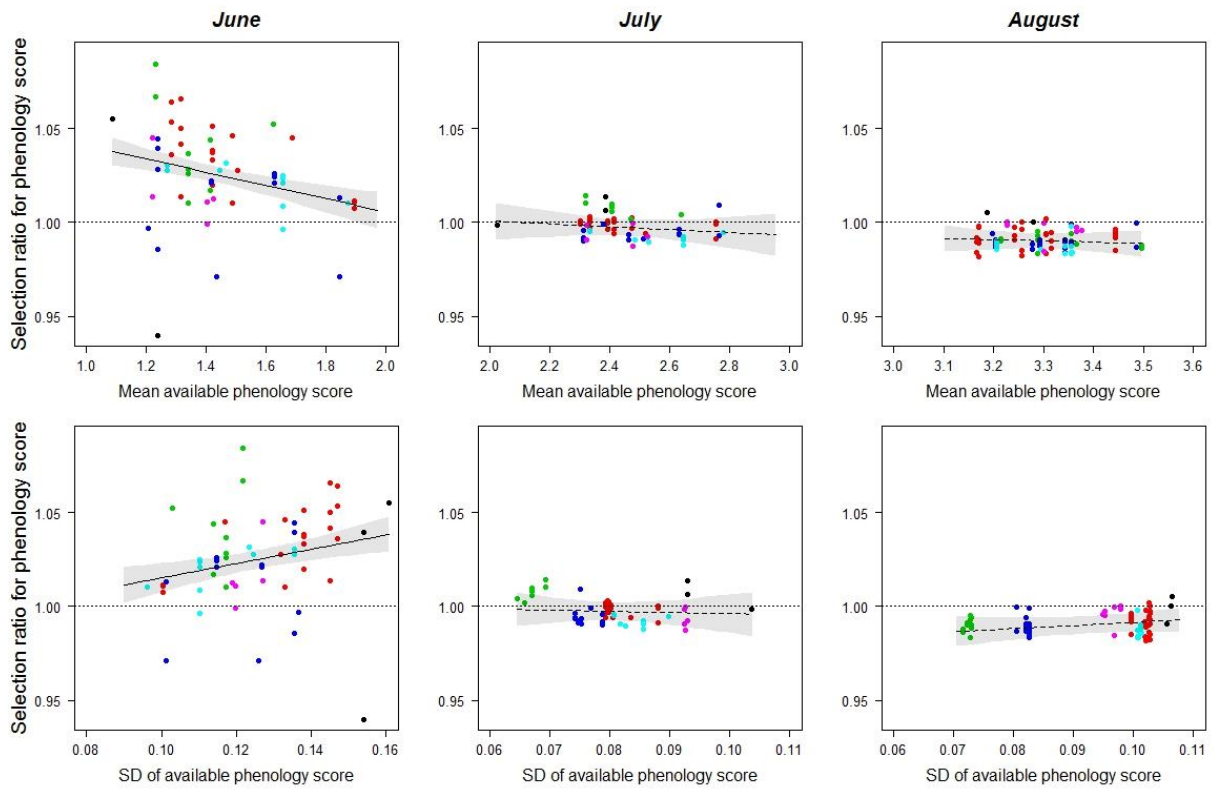


Figure 3



Appendix S1:

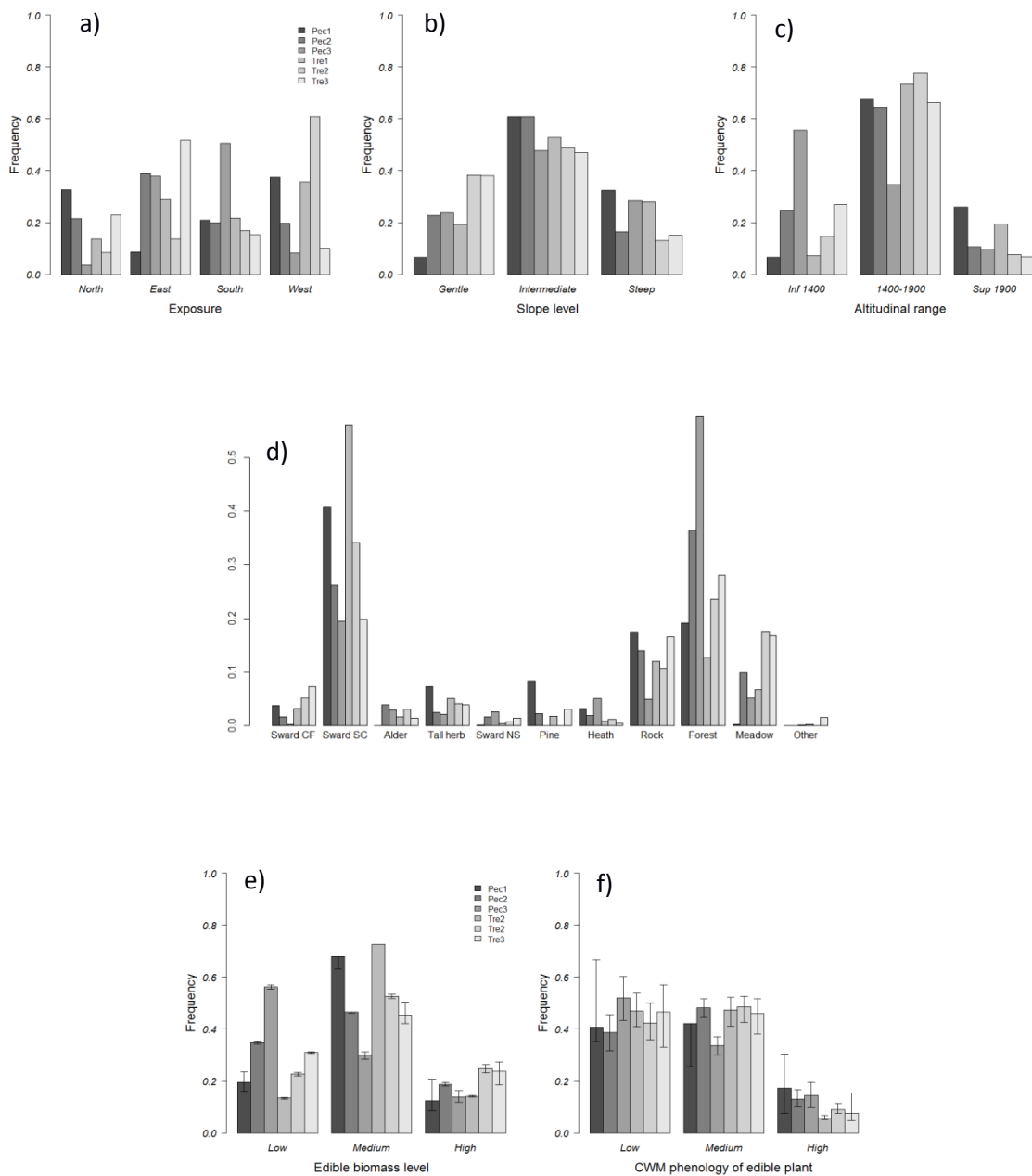


Figure S1-1: Differences among clusters in topography (a: Slope, b: Exposure, c: Elevation range), plant community composition (d) and edible resources (e: biomass, f: community weighted mean – CWM - phenology)

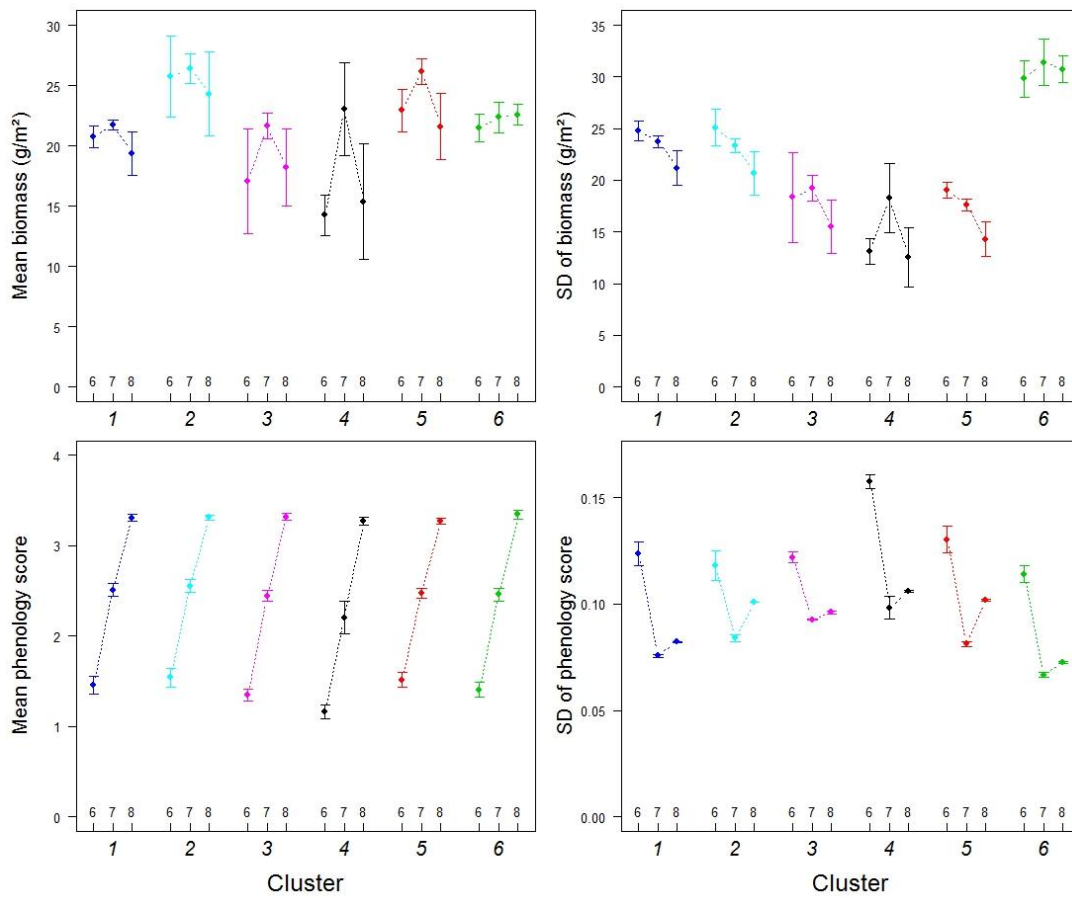


Figure S1-2: Mean (left) and Standard Deviation (SD; right), of forage biomass (top) and phenology score (bottom) per cluster and month (6: June, 7: July, 8: August). Colors represent clusters as in Figure 1.

Chapitre 6

Habitat quality as a source of variation of a highly canalized fitness component in a large herbivore

Article 3

Revue ciblée : Journal of Animal Ecology

**Quentin RICHARD*^{1,2}, Antoine DUPARC*^{1,2}, Mathieu GAREL¹, Carole TOIGO¹,
Anne LOISON²**

*** : joint first authors**

1. Unité Faune de Montagne, Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Juvignac, France

2. Laboratoire d'Ecologie Alpine, Centre National de la Recherche Scientifique, Université de Savoie, Le Bourget-du-Lac, France. Antoine.duparc@univ-smb.fr

Abstract

The relationship between individual performance and nonrandom use of habitat is fundamental to our understanding of major biological processes such as population dynamics. However, studies on habitat–performance relationships that require joint data on fitness and habitat use are still scarce in long-lived species most likely due to the discrepancy between the temporal scales at which spatial and demographic studies are performed. Here we overcame this limitation in females of a medium-size ungulate, the Alpine chamois, by combining databases on (1) habitat structure and food resources, (2) individual GPS monitoring ($n = 64$), and (3) long term capture-mark-resighting data ($n = 540$), collected at different spatial and temporal scales. Combining the habitat and the GPS datasets allowed us to show how the proportion of the most used habitat type in a home range (the “Sesleria swards”) negatively correlated with individual home range size, in agreement with the habitat-productivity hypothesis. Then, combining the GPS and the long-term resighting datasets, we grouped females into socio-spatial units (“clusters”), within which individuals shared the same habitat over their entire life. We could then test, based on the resighting data set and using capture-mark-resighting models, whether female adult survival varied according to the availability of Sesleria swards in their clusters. In addition to a significant year-to-year variation in adult survival rates, we also unveiled that survival rates varied among clusters and was positively correlated with habitat quality. This is a rare empirical finding in a long-lived species, for which adult survival has been evolutionary highly canalized. We discuss the implication of these findings for the cluster demographic patterns and the possible among-clusters source-sink dynamics within the population as a whole.

Introduction

Most long term studies of animal populations have highlighted heterogeneity in life history traits among individuals (Bérubé et al. 1999, Cam et al. 2002, Hamel et al. 2009a, Moyes et al. 2009). Uncovering the mechanisms underlying such individual heterogeneity in fitness components is pivotal in evolutionary ecology (Wilson and Nussey 2010a, Bergeron et al. 2011), population dynamics (Lomnicki 1978, Kendall et al. 2011), wildlife management and conservation (Caughley 1977). Individual fitness components most often depend on phenotypic characteristics (Beauplet and Guinet 2007, Vanpé et al. 2007, Hamel et al. 2009a) related to genetics (Pemberton et al. 1988, Fitzsimmons et al. 1995, Von Hardenberg et al. 2007), maternal (Gaillard et al. 1998a, Loison et al. 2004) and cohort effects (Gaillard et al. 2003c, Solberg et al. 2007). Another less studied source of variation is the spatial variation in habitat quality (Conradt et al. 1999, Pettorelli et al. 2001), which has proved, in a few cases, to explain spatial heterogeneity in body mass and annual reproductive performances (e.g. roe deer: Pettorelli et al. 2001, 2003, Nilsen et al. 2004; moose: Sæther and Heim 1993; mouflon: Marchand et al. 2014), and even in more comprehensive proxies of fitness such as lifetime reproductive success (red deer: McLoughlin et al. 2006, roe deer: McLoughlin et al. 2007). Concurrently collecting data at the long-term on spatial ecology and demography of wild animals, especially in long-lived species such as large mammals, is indeed still a challenging task (e.g. Pettorelli et al. 2001).

As underlined by Gaillard et al. (2010), despite technological progresses (GPS collars for monitoring space use by animals: Cagnacci et al. 2010, Kays et al. 2015; remote sensing for assessing habitat and resources attributes: Pettorelli et al. 2014), the main reason why we lack studies connecting spatial and habitat selection behavior to individual lifetime performances and population dynamics is the discrepancy between the temporal scales at which spatial and demographic studies are performed. Modern spatial ecology tends to rely on fitting individuals with GPS collars (Kays et al. 2015), given that monitoring space use from visual observation is restricted to daytime observation and biased towards open habitats, and locations obtained from VHF devices are imprecise and time-consuming to collect. However, GPS collars, so far, acquire data on a short-term relative to the lifetime of an individual (e.g. for large herbivores of 20-50 kg, GPS devices typically last for 1 to 2 years for species with longevity >10 years of age). This temporal discrepancy makes it difficult to study the consequences of habitat use on survival probability, while even small differences in adult

survival, to which fitness is highly sensitive in long-lived species (Gaillard et al. 1998b), should lead to large differences in demographic performances (Gaillard and Yoccoz 2003).

Here, we aim at testing whether differences in resources available to an individual transfers into differences in female survival probability. We focused on a population of chamois, a medium-size mountain herbivore intensively monitored at the long term by capture-mark-recapture. We overcame the limitation pinpointed by Gaillard et al (2010) by combining three sources of information at different spatial and temporal scales: (1) a database containing fixes from GPS collars on 64 adult females, (2) a database on habitat and plant communities, and (3) a database on >500 visually marked females of known age for >20 years. Based on previous studies on chamois habitat quality (Duparc et al. 2012), habitat use (Darmon et al. 2012), and diet selection (Bison et al. 2015), we identified the habitat which should be a key-habitat in terms of diet selection for chamois (i.e. which contains a high proportion of selected plant species and that individuals preferentially select during foraging) and which availability we expected to influence adult survival. As a first step, we checked whether the size of home ranges of GPS-marked females responded to the availability of this habitat within individual home ranges (combination of GPS- and habitats-databases), to confirm that this habitat is key not only for the diet, but also in term of energy requirement for females. Indeed, according to the habitat-productivity hypothesis (Harestad and Bunnell 1979), individuals should adjust their home range sizes to resource availability in order to minimize the area used for sustaining their energy requirement while limiting the energy expenditure in foraging movements (see e.g. Tufto et al. 1996, Van Beest et al. 2011, Naidoo et al. 2012 for empirical support of this hypothesis in large herbivores). Second, as chamois is a social species with a clan-like social structure (Loison 1995, Loison et al. 1999, 2008, Larose 2016), whereby individuals from the same “clan” share similar environmental constraints, we defined spatial clusters of females (which we considered as proxies of social subunit structures) based on the GPS database, and assigned marked females with visual collars to these clusters. Third, taking advantage of this socio-spatial organisation, we estimated adult female survival from capture-mark-resighting models at the cluster level and eventually tested whether it positively correlated with the availability of the key-habitat within each cluster.

Material and methods

Study area and species

We conducted our study in the National Game and Hunting Reserve of Les Bauges (NGHRB) massif, in the French Alps (45°40' N, 6°23' E; 900 to 2200 m a.s.l., 5200ha). More than 1200 chamois (773 females and 449 males) have been trapped since 1985 with traps and falling nets baited with salt licks (Jullien et al. 2001). All chamois have been marked with colored collars and 64 adult females with “Lotek 3300S” (n= 49) or “Vectronics GPS Plus” (n= 15) GPS collars between 2003 and 2014. Hunting by stalking occurred in most parts of the NGHRB, with a majority of chamois harvested between early September and late October.

More than half of the area (56%) is covered by forests dominated by beech (*Fagus sylvatica*) and fir (*Abies alba*) groves. Thirty-six percent are grasslands and the remaining percents represent rocky areas (Lopez 2001). We distinguished 7 plant communities in the alpine pastures, based on dominant species: alpenrose heaths, blue moorgrass–evergreen sedge swards, matgrass swards, mountain hay meadows, rusty sedge grasslands, tall herb community and screes (details in Duparc et al. 2012). Habitat selection studies based on unmarked individuals (Darmon et al. 2007) and diet selection studies based on DNA barcoding of feces (Rayé et al. 2011, Redjadj et al. 2014, Bison 2015) have identified Blue moorgrass–evergreen sedge swards (designated hereafter by “Sesleria swards”, *Sesleria caerulea* being the dominant species of this community), as a key-habitat for chamois in terms of food resources and frequency of use.

Defining home range sizes and key-habitat availability within home ranges

We used one location per day per individual (n=64 females marked with GPS collars), after removing erroneous locations (details in Bjørneraas 2010), to estimate home ranges during the vegetation period (May to November). We computed the utilization distribution (UD) using a fixed 95% kernel with an ad hoc method for smoothing parameter (Worton 1989). We then estimated the proportion of the 95% home range covered by Sesleria swards. We expected this proportion to be negatively correlated with home range size if Sesleria swards constituted a key-habitat in term of energy requirement for female chamois (Harestad and Bunnell 1979). We tested this hypothesis with a linear model where individual home range

size was the response variable and proportion of *Sesleria* swards and clusters (as defined below) as explanatory variables.

Defining clusters with GPS dataset and assigning visually marked individuals to clusters.

We accounted for the clan-like organization of chamois by identifying clusters of individuals which home ranges strongly overlapped, using hierarchical clustering (Sneath 1957) on a matrix of distances computed from the volume of the intersection between the UD in 95% home ranges of each pair of individuals (see Duparc et al., in prep for details). We chose a number of clusters based on the largest scores of the average silhouette width (Rousseeuw 1987), which corresponds to the levels for which the within-group mean intensities are highest, and aiming at keeping a minimal number of 25 marked females per cluster. The final range of each cluster corresponded to the union of all the home ranges of individuals belonging to the cluster. We added to the GPS-based clusters two other clusters corresponding to two trapping sites known to present very restricted exchanges between them and with the other trapping sites (Fig. 1; Loison et al. 1999), and where females were only marked with visual collars. The aggregated cluster's 95% kernel home range was then estimated by combining observations of all individuals marked in each corresponding trapping site. Having delineated the 95 % ranges of all clusters (defined from the hierarchical clustering, plus the two others), we then estimated the proportion of each cluster covered by *Sesleria* swards.

Next, we assigned visually-marked females to the clusters. When a female was marked, but not observed afterwards (23% of all visually marked females), we assigned it to the cluster corresponding to her trapping site (see Loison et al. 2008, whose results corroborate that females stay in close range to their trapping site all lifelong). For females that were resighted, we first assigned each of its observation to the closest cluster. We removed all observations not included in the 1000 m radius of any cluster. Observations belonging to two overlapping clusters were assigned to both clusters. Every marked female was eventually assigned to the cluster where most of her observation had been assigned.

Survival analysis

We estimated the natural survival rates of marked individuals with capture–mark–recapture models (Lebreton et al. 1992). Marked individuals that were harvested were all treated as losses and right-censored in the year of death (N=86). We considered the survival of marked individuals from 1 year of age. We performed the goodness-of-fit (GOF) tests of the Cormack-Jolly-Seber (CJS) model (Lebreton et al. 1992) using the software U-CARE (Choquet et al. 2009a). The overall GOF were not significant ($\chi^2=111.05$, $df=296$, $p.value=1$), and we did not detect transience ($Z=1.69$, $p.value=0.09$). However, we detected trap-dependence ($Z=-3.44$, $p.value<0.001$). We therefore allowed encounter probability to differ between animals encountered at the previous occasion and those not captured (Pradel 1993). During the study period, capture effort in the field varied between years and clusters. We modeled this effect by including a cluster-dependent observation pressure computed as the logarithm of the number of days during which at least one observer was in the field for each cluster and year.

We tested for additive effects of cluster, time and age-class, based on clusters with more than 25 females (i.e. n=540 females in total, with a mean age at capture of 4.9 years of age, ranging from 1 to 17 years of age). For age-dependent survival, we initially considered four typical age classes in ungulates: 1 year old, 2–7 years old, 8–12 years old and >12 years old (Bleu et al. 2014). In the following, we pooled the 2-7 yr-old and 8-12 yr-old females in one class because models with a pooled prime age class 2-12 years old age class had better support than models with two age classes over the prime-age stage (not shown here). We performed our analysis using Mark (White and Burnham 1999 Version 8.0) and its R interface Rmark (Laake 2013). Model selection was based on AICc: the model with the strongest support is the one with the lowest AICc. We also calculated the AICc weight of each model which represented the relative likelihood of a model over the set of models tested (Burnham and Anderson 2002). Last, we used cluster-specific survival rates estimated by the selected model (weighed by the inverse of their variance, (Burnham et al. 1987) and tested using a linear model whether differences among clusters positively covaried with the amount of *Sesleria* in the cluster, as expected from diet and home range results (see below).

Results

Testing the habitat-productivity hypothesis

Home range size of GPS marked females averaged 220 ± 49 ha. Overlaps among home ranges analyzed with hierarchical clustering methods led us to distinguish 5 clusters (Arces $n=1$; Chamoss $n=20$; Dtporte $n=12$; Pecloz $n=10$; Trelod $n=18$; Fig. 1) in addition to the 2 clusters determined based on trapping sites only. We could assign 540 visually marked females captured between 1991 and 2011 to a cluster (in the 5 clusters from the hierarchical analyses: Arces $n=25$; Chamoss $n=171$, Dtporte $n=31$, Pecloz $n=104$, Trelod $n=25$; in the 2 clusters from trapping sites: Coche $n=127$, Curtillet $n=57$).

The home range size of GPS marked females decreased with the amount of *Sesleria* swards in the home range (Fig. 2), but with slopes that differed among clusters (significant interaction between cluster and proportion of *Sesleria* swards in home range: $F_{3,52}=6.06$, $P=0.001$). The decrease was indeed more pronounced in one of the cluster (Chamoss: $b= -8.02 \pm 1.13$) compared to the 3 others where the slope could be estimated (Dtporte: $b= -3.56 \pm 0.86$, Pecloz: $b= -3.54 \pm 1.00$; Trelod: $b= -3.10 \pm 0.77$; Fig. 2). This confirmed that *Sesleria* swards was a key-habitat as expected under the habitat-productivity hypothesis.

Linking habitat quality to adult survival

Survival probabilities varied among age classes, years and clusters (Model 1, Table 1). Age-specific survival displayed classical patterns (Fig. 3.A.), whereby survival was lower at 1 year (0.83 ± 0.08) than between 2 and 12 years of age (0.91 ± 0.03), and decreased after 12 years of age (0.75 ± 0.08 ; estimates and standard errors given for 1998 from Model 2, Table 1). Yearly survival of prime-age females (from Model 2, Table 1) ranged from 0.74 ± 0.06 (in 1995) to 0.99 ± 0.01 (in 2001), with a coefficient of variation of 7.1% over the study period (1991-2011, Fig. 3.B.). Adult survival rates (from Model 1, Table 1) ranged from 0.88 ± 0.06 in Dtporte to 0.99 ± 0.02 in Trelod (given for 1998, see cluster-specific estimates in Table 2), i.e. with an among-clusters coefficient of variation of 4.4%.

As expected, survival increased with the proportion of *Sesleria* swards in the cluster ($b=0.214 \pm 0.003$, $P < 0.001$, $r^2=0.90$, Fig. 4). This relationship held even when the two clusters (Coche and Curtillet), which ranges were not defined by GPS (i.e. with uncertainty in the estimation of the availability of *Sesleria* swards) were excluded ($b=0.246 \pm 0.003$, $P < 0.001$,

$r^2=0.95$). This means that the 2.5 fold increase in the proportion of *Sesleria* observed among the 7 clusters (from 0.30 to 0.79) led to a 12% increase in prime-age survival (Fig. 4).

Discussion

Our ability to detect the effect of environmental conditions on fitness component depends on the variance of the focal components (Gaillard et al. 2000b, Saether and Bakke 2000). In ungulates which are characterized by a slow life history (Gaillard et al. 1989), adult survival has been evolutionary canalized to be particularly high and constant over time (Gaillard and Yoccoz 2003) while fecundity and juvenile survival are usually highly variable. A major finding of our analyses is that we detected significant variation both in time and space in the adult survival rate of a longevive species, and further traced spatial variation to differences in habitat quality. So far, studies that had been successfully able to link habitat characteristics to fitness components have focused on less canalized vital rates such as juvenile survival and reproductive output (Conradt et al. 1999, Pettorelli et al. 2005). In contrast, we were able to detect spatial differences in adult survival rates, by comparing survival rates estimated at aggregated socio-spatial units which differed in terms of habitat quality. Our findings provide a rare empirical contribution demonstrating how habitat characteristics may have marked effect in a long-lived species on a highly canalized trait.

One of the reasons we may have been able to detect these differences is that we had an a priori hypothesis on which habitat could be key for chamois based on a previous analysis of diet selection in this species, owing to the use of up-to-date barcoding methods (Rayé et al. 2011, Bison et al. 2015). The result on the decrease of home ranges the larger the amount of key-habitat they contain agrees with the habitat-productivity hypothesis (Harestad and Bunnell 1979), and reinforce the evidence of *Sesleria* swards as a key habitat. Indeed, while home range sizes varied among clusters (probably due to other cluster-specific topographic and environmental features), the decrease of home range size with the amount of *Sesleria* swards in the home range occurred in all clusters. While we focused here on *Sesleria* swards only in terms of proportion availability in the cluster or home range, further investigation about the spatial arrangement of this habitat relative to refuge areas, topographical constraints (e.g. cliffs) and disturbance (hiking trail network) would be necessary to better identify how individuals tackle the foraging/risk avoidance trade-off and how this transfer into heterogeneity in demographic performances at among- and within-clusters levels.

The marked differences in adult survival rates among clusters mean that number of chamois in clusters with survival rates <0.90 is probably not increasing. Indeed, for a conservative large herbivores like chamois (Morin et al. 2016), which do not produce more than 1 offspring per year, most demographic models with increasing populations are based on adult survival rates >0.90 (e.g. Loison et al. 1994, 2002). In addition, adult survival rate is the last demographic parameter to respond to environmental variation and density dependence in conservative species (Eberhardt 1977, Bonenfant et al. 2009), which indicate that differences in habitat quality may likewise transfer to reproductive performance as well. Low prime-age survival (and likely low recruitment rate) might therefore lead to a negative growth rate <1 in some clusters (especially in this hunted population), which hints at a possible source-sink dynamics among clusters in this population (Pulliam 1988, Pulliam et al. 1992). Source-sink dynamics occurs when individuals occupying high quality habitats (sources) tend to have area-specific advantage in terms of fitness, compared to those in low quality habitats (sink). In large herbivores, source-sink dynamics have already been found due to hunting (Naranjo and Bodmer 2007) or habitat quality (Contasti et al. 2013). Like in the latter case, we could trace some of this spatial heterogeneity in demographic performances to differences in habitat quality.

Such heterogeneity in adult survival rates, which is likely to lead to spatial heterogeneity in demographic performances, also suggests that individuals are not distributed in an ideal free manner (contrary to the "Ideal Free Distribution" concept, developed by Fretwell and Lucas 1970). Indeed, IFD relies on the fact that even when habitat quality is spatially structured, individual fitness is spatially "flat" because individuals redistribute themselves in space according to where they can best perform. However, in most mammal societies, the majority of studies shows that individuals do not freely move around in a landscape, due to the importance of social interactions (e.g. collaborative, dominant or antagonistic ones, Clutton-Brock 2016) and risks and costs of moving out of a familiar place (Bonte et al. 2012). Our results suggest a departure from ideal free distribution in chamois (Fretwell and Lucas 1970), which would be consistent with the high philopatry of females associated with strong matrilineal structures (Crampe et al. 2007, Loison et al. 2008). To fully test this idea, a comprehensive demographic assessment including cluster-specific estimates of reproductive performance (e.g. whether the same key-habitat explains among-cluster differences in recruitment rates) and dispersal rates (e.g. whether dispersal, though rare, is more likely from clusters with high survival rates) would however be necessary.

Although the spatial component of the variation in adult survival rates was lower than its temporal counterpart, it may play a significant role in the future demography of this species, given that habitat changes in mountains are rapid, due to closing up of alpine pastures and upwards shift of the treeline consequently to both decreasing land use and increasing temperature (Yoccoz et al. 2010).

References

- Beauplet, G. & Guinet, C. (2007) Phenotypic determinants of individual fitness in female fur seals: larger is better. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **274**, 1877–1883.
- Bergeron, P., Baeta, R., Pelletier, F., Réale, D. & Garant, D. (2011) Individual quality: tautology or biological reality? *Journal of Animal Ecology*, **80**, 361–364.
- Bérubé, C.H., Festa-Bianchet, M. & Jorgenson, J.T. (1999) Individual differences, longevity, and reproductive senescence in bighorn ewes. *Ecology*, **80**, 2555–2565.
- Bison, M. (2015) *Approches Taxonomique et Fonctionnelle Des Interactions Trophiques Entre Grands Herbivores et Communautés Végétales Dans Un Écosystème de Montagne*. Université Grenoble Alpes.
- Bison, M., Ibanez, S., Redjadj, C., Boyer, F., Coissac, E., Miquel, C., Rioux, D., Said, S., Maillard, D., Taberlet, P. & others. (2015) Upscaling the niche variation hypothesis from the intra-to the inter-specific level. *Oecologia*, **179**, 835–842.
- Bjørneraas, K., Van Moorter, B., Rolandsen, C.M. & Herfindal, I. (2010) Screening Global Positioning System Location Data for Errors Using Animal Movement Characteristics. *The Journal of Wildlife Management*, **74**, 1361–1366.
- Bonenfant, C., Gaillard, J.-M., Coulson, T.H., Festa-Bianchet, M., Loison, A., Garel, M., Loe, L.E., Blanchard, P., Pettoirelli, N., Owen-Smith, N., Du Toit, J.T. & Duncan, P. (2009) Empirical evidences of density-dependence in populations of large herbivores. *Advances in Ecological Research*, **41**, 313–357.
- Bonte, D., Van Dyck, H., Bullock, J.M., Coulon, A., Delgado, M., Gibbs, M., Lehouck, V., Matthysen, E., Mustin, K., Saastamoinen, M. & others. (2012) Costs of dispersal. *Biological Reviews*, **87**, 290–312.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002) *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach. Second Edition*. Springer, New York, USA.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., White, G.C., Brownie, C. & Pollock, K.H. (1987) Design and analysis methods for fish survival experiments based on release-recapture. *American Fisheries Society Monograph* 5, 437.
- Cagnacci, F., Boitani, L., Powell, R.A. & Boyce, M.S. (2010) Animal ecology meets GPS-based radiotelemetry: a perfect storm of opportunities and challenges. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **365**, 2157–2162.
- Cam, E., Link, W.A., Cooch, E.G., Monnat, J.Y. & Danchin, E. (2002) Individuals covariation in life-history traits: seeing the trees despite the forest. *American Naturalist*, **159**, 96–105.
- Caughley, G. (1977) *Analysis of Vertebrate Populations*. John Wiley & Sons, New York.

- Choquet, R., Lebreton, J.-D., Gimenez, O., Reboulet, A.-M. & Pradel, R. (2009) U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating CAPture-REcapture data. *Ecography*, **32**, 1071–1074.
- Clutton-Brock, T. (2016) *Mammal Societies*, Wiley-Blackwell.
- Conradt, L., Clutton-brock, T.H. & Guinness, F.E. (1999) The relationship between habitat choice and lifetime reproductive success in female red deer. *Oecologia*, **120**, 218–224.
- Contasti, A.L., Van Beest, F.M., Vander Wal, E. & Mcloughlin, P.D. (2013) Identifying hidden sinks in growing populations from individual fates and movements: The feral horses of Sable Island. *The Journal of Wildlife Management*, **77**, 1545–1552.
- Crampe, J.-P., Bon, R., Gerard, J.-F., Serrano, E., Caens, P., Florence, E. & Gonzales, G. (2007) Site fidelity, migratory behaviour, and spatial organization of female isards (*Rupicapra pyrenaica*) in the Pyrenees National Park, France. *Canadian Journal of Zoology*, **85**, 16–25.
- Darmon, G., Calenge, C., Loison, A., Jullien, J.-M., Maillard, D. & Lopez, J.-F. (2012) Spatial distribution and habitat selection in coexisting species of mountain ungulates. *Ecography*, **35**, 44–53.
- Darmon, G., Calenge, C., Loison, A., Maillard, D. & Jullien, J.-M. (2007) Social and spatial patterns determine the population structure and colonization processes in mouflon. *Canadian Journal of Zoology*, **85**, 634–643.
- Duparc, A., Redjadj, C., Viard-Crétat, F., Lavorel, S., Austrheim, G. & Loison, A. (2012) Co-variation between plant above-ground biomass and phenology in sub-alpine grasslands. *Applied Vegetation Science*, **16**, 305–316.
- Eberhardt, L.L. (1977) Optimal policies for conservation of large mammals, with special references to marine ecosystems. *Environmental Conservation*, **4**, 205–212.
- Fitzsimmons, N.N., Buskirk, S.W. & Smith, M.H. (1995) Population history, genetic variability, and horn growth in bighorn sheep. *Conservation Biology*, **9**, 314–323.
- Fretwell, S.D. & Lucas, H.L. (1970) On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical development. *Acta Biotheoretica*, **19**, 16–36.
- Gaillard, J.-M., Andersen, R., Delorme, D. & Linnell, J.D.C. (1998a) Family effects on growth and survival of juvenile roe deer. *Ecology*, **79**, 2878–2889.
- Gaillard, J.-M., Festa-Bianchet, M. & Yoccoz, N.G. (1998b) Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *Trends in Ecology and Evolution*, **13**, 58–63.
- Gaillard, J.-M., Festa-Bianchet, M., Yoccoz, N.G., Loison, A. & Toïgo, C. (2000) Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **31**, 367–393.

- Gaillard, J.-M., Hebblewhite, M., Loison, A., Fuller, M., Powell, R., Basille, M. & Van Moorter, B. (2010) Habitat–performance relationships: finding the right metric at a given spatial scale. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **365**, 2255–2265.
- Gaillard, J.-M., Loison, A., Toïgo, C., Delorme, D. & Van Laere, G. (2003) Cohort effects and deer population dynamics. *Ecoscience*, **10**, 412–420.
- Gaillard, J.M., Pontier, D., Allaine, D., Lebreton, J.D., Trouvilliez, J. & Clobert, J. (1989) An analysis of demographic tactics in birds and mammals. *Oikos*, **56**, 59–76.
- Gaillard, J.-M., Viallefont, A., Loison, A. & Festa-Bianchet, M. (2004) Assessing senescence patterns in populations of large mammals. *Animal Biodiversity and Conservation*, **27**, 47–58.
- Gaillard, J.-M. & Yoccoz, N.G. (2003) Temporal variation in survival of mammals: a case of environmental canalization? *Ecology*, **84**, 3294–3306.
- Hamel, S., Côté, S.D., Gaillard, J.-M. & Festa-Bianchet, M. (2009) Individual variation in reproductive costs of reproduction: high-quality females always do better. *Journal of Animal Ecology*, **78**, 143–151.
- Harestad, A.S. & Bunnell, F.L. (1979) Home range and body weight – A reevaluation. *Ecology*, **60**, 389–402.
- Jullien, J.-M., Pépin, G. & Marouze, E. (2001) La cham'arch, un filet pour la capture des ongulés de montagne. *Faune Sauvage*.
- Kays, R., Crofoot, M.C., Jetz, W. & Wikelski, M. (2015) Terrestrial animal tracking as an eye on life and planet. *Science*, **348**, aaa2478.
- Kendall, B.E., Fox, G.A., Fujiwara, M. & Nogueira, T.M. (2011) Demographic heterogeneity, cohort selection, and population growth. *Ecology*, **92**, 1985–1993.
- Laake, J.L. 2013. RMark: An R Interface for Analysis of Capture-Recapture Data with MARK. AFSC Processed Rep 2013-01, 25p. Alaska Fish. Sci. Cent., NOAA, Natl. Mar. Fish. Serv., Seattle WA.
- Larose, M. (2016) *L'organisation Sociale Des Femelles de Chamois (Rupicapra Rupicapra) Dans Une Aire Protégée*. Sherbrooke.
- Lebreton, J.-D., Burnham, K.P., Clobert, J. & Anderson, D.R. (1992) Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, **62**, 67–118.
- Loison, A. (1995) *Approches Intra- et Inter-Spécifiques de La Dynamique Des Populations: L'exemple Du Chamois*. Université Claude Bernard Lyon 1, Villeurbanne, France.
- Loison, A., Darmon, G., Cassar, S., Jullien, J.-M. & Maillard, D. (2008) Age- and sex-specific settlement patterns of chamois (*Rupicapra rupicapra*) offspring. *Canadian Journal of Zoology*, **86**, 588–593.

- Loison, A., Gaillard, J.M. & Houssin, H. (1994) New insight on survivorship of female chamois (*Rupicapra rupicapra*) from observation of marked animals. *Canadian Journal of Zoology*, **72**, 591–597.
- Loison, A., Jullien, J.-M. & Menaut, P. (1999) Subpopulation structure and dispersal in two populations of chamois. *Journal of Mammalogy*, **80**, 620–632.
- Loison, A., Solberg, E.J., Yoccoz, N.G. & Langvatn, R. (2004) Sex differences in the interplay of cohort and mother quality on body mass of red deer calves. *Ecology*, **85**, 1992–2002.
- Loison, A., Toïgo, C., Appolinaire, J. & Michallet, J. (2002) Demographic processes in colonizing population of isard (*Rupicapra pyrenaica*) and ibex (*Capra ibex*). *Journal of Zoology, London*, **256**, 199–205.
- Lomnicki, A. (1978) Individual differences between animals and the natural regulation of their numbers. *The Journal of Animal Ecology*, 461–475.
- Lopez, J.F. (2001) *Inventaire Systématique de La Flore et de La Végétation Du Massif Des Bauges*. Le Châtelard, France.
- Marchand, P., Garel, M., Michel, P., Maillard, D. & Loison, A. (2014) Habitat-related variation in carcass mass of a large herbivore revealed by combining hunting and gps data. *Journal of Wildlife Management*, **78**, 657–670.
- McLoughlin, P.D., Boyce, M.S., Coulson, T. & Clutton-Brock, T. (2006) Lifetime reproductive success and density-dependent, multi-variable resource selection. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **273**, 1449–1454.
- McLoughlin, P.D., Gaillard, J.-M., Boyce, M.S., Bonenfant, C., Messier, F., Duncan, P., Delorme, D., Van Moorter, B., Saïd, S. & Klein, F. (2007) Lifetime reproductive success and composition of the home range in a large herbivore. *Ecology*, **88**, 3192–3201.
- Morin, A., Rughetti, M., Rioux-Paquette, S. & Festa-Bianchet, M. (2016) Older conservatives: reproduction in female Alpine chamois (*Rupicapra rupicapra*) is increasingly risk-averse with age. *Canadian Journal of Zoology*, **94**, 311–321.
- Moyes, K., Morgan, B.J., Morris, A., Morris, S.J., Clutton-Brock, T.H. & Coulson, T. (2009) Exploring individual quality in a wild population of red deer. *Journal of Animal Ecology*, **78**, 406–413.
- Naidoo, R., Du Preez, P., Stuart-Hill, G., Weaver, L.C., Jago, M. & Wegmann, M. (2012) Factors affecting intraspecific variation in home range size of a large African herbivore. *Landscape Ecology*, **27**, 1523–1534.
- Naranjo, E.J. & Bodmer, R.E. (2007) Source–sink systems and conservation of hunted ungulates in the Lacandon Forest, Mexico. *Biological Conservation*, **138**, 412–420.
- Nilsen, E.B., Linnell, J.D.C. & Andersen, R. (2004) Individual access to preferred habitat affects fitness components in female roe deer *Capreolus capreolus*. *Journal of Animal Ecology*, **73**, 44–50.

- Pemberton, J.M., Albon, S.D., Guinness, F.E., Clutton-Brock, T.H. & Berry, R.J. (1988) Genetic variation and juvenile survival in red deer. *Evolution*, **42**, 921–934.
- Pettorelli, N., Gaillard, J.-M., Duncan, P., Maillard, D., Van Laere, G. & Delorme, D. (2003) Age and Density Modify the Effects of Habitat Quality on Survival and Movements of Roe Deer. *Ecology*, **84**, 3307–3316.
- Pettorelli, N., Gaillard, J.-M., Duncan, P., Ouellet, J.-P. & Van Laere, G. (2001) Population density and small-scale variation in habitat quality affect phenotypic quality in roe deer. *Oecologia*, **128**, 400–405.
- Pettorelli, N., Gaillard, J.-M., Yoccoz, N.G., Duncan, P., Maillard, D., Delorme, D., Van Laere, G. & Toïgo, C. (2005) The response of fawn survival to changes in habitat quality varies according to cohort quality and spatial scale. *Journal of Animal Ecology*, **74**, 972–981.
- Pettorelli, N., Laurance, W.F., O'Brien, T.G., Wegmann, M., Nagendra, H. & Turner, W. (2014) Satellite remote sensing for applied ecologists: opportunities and challenges. *Journal of Applied Ecology*, **51**, 839–848.
- Pradel, R. (1993) Flexibility in survival analysis from recapture data: handling trap-dependence. *Marked individuals in the study of animal populations* (ed L. & P.N. J-D), pp. 29–36. Birkhäuser Verlag, Basel.
- Pulliam, H.R. (1988) Sources, sinks, and population regulation. *American Naturalist*, **132**, 652–661.
- Pulliam, H.R., Dunning, J.B. & Liu, J. (1992) Population dynamics in complex landscapes: a case study. *Ecological Applications*, **2**, 165–177.
- Rayé, G., Miquel, C., Coissac, E., Redjadj, C., Loison, A. & Taberlet, P. (2011) New insights on diet variability revealed by DNA barcoding and high-throughput pyrosequencing: chamois diet in autumn as a case study. *Ecological Research*, **26**, 265–276.
- Redjadj, C., Darmon, G., Maillard, D., Chevrier, T., Bastianelli, D., Verheyden, H., Loison, A. & Saïd, S. (2014) Intra- and interspecific differences in diet quality and composition in a large herbivore community. *PLoS ONE*, **9**, e84756.
- Rousseeuw, P.J. (1987) Silhouettes: A graphical aid to the interpretation and validation of cluster analysis. *Journal of Computational and Applied Mathematics*, **20**, 53–65.
- Saether, B.-E. & Bakke, Ø. (2000) Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology*, **81**, 642–653.
- Sæther, B.-E. & Heim, M. (1993) Ecological correlates of individual variation in age at maturity in female moose (*Alces alces*): the effects of environmental variability. *Journal of Animal Ecology*, **62**, 482–489.
- Sneath, P.H. (1957) The application of computers to taxonomy. *Journal of general microbiology*, **17**, 201–226.

- Solberg, E.J., Heim, M., Grøtan, V., Sæther, B.-E. & Garel, M. (2007) Annual variation in maternal age and calving date generates cohort effects in moose (*Alces alces*) body mass. *Oecologia*, **154**, 259–271.
- Tufto, J., Andersen, R. & Linnell, J. (1996) Habitat use and ecological correlates of home range size in a small cervid: the roe deer. *Journal of Animal Ecology*, **65**, 715–724.
- Van Beest, F.M., Rivrud, I.M., Loe, L.E., Milner, J.M. & Mysterud, A. (2011) What determines variation in home range size across spatiotemporal scales in a large browsing herbivore? *Journal of Animal Ecology*, **80**, 771–785.
- Vanpé, C., Gaillard, J.-M., Kjellander, P., Mysterud, A., Magnien, P., Delorme, D., Van Laere, G., Klein, F., Liberg, O. & Hewison, M. (2007) Antler size provides an honest signal of male phenotypic quality in roe deer. *American Naturalist*, **169**, 481–493.
- Von Hardenberg, A., Bassano, B., Festa-Bianchet, M., Luikart, G., Lanfranchi, P. & Coltman, D. (2007) Age-dependent genetic effects on a secondary sexual trait in male Alpine ibex, *Capra ibex*. *Molecular Ecology*, **16**, 1969–1980.
- White, G.C. & Burnham, K.P. (1999) Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, **46 (Suppl.)**, 120–139.
- Wilson, A.J. & Nussey, D.H. (2010) What is individual quality? An evolutionary perspective. *Trends in Ecology & Evolution*, **25**, 207–214.
- Worton, B.J. (1989) Kernel Methods for Estimating the Utilization Distribution in Home-Range Studies. *Ecology*, **70**, 164–168.
- Yoccoz, N.G., Delestrade, A. & Loison, A. (2010) Impact des changements climatiques sur les écosystèmes alpins: comment les mettre en évidence et les prévoir? *Journal of Alpine Research/Revue de géographie alpine*.

Table 1: Model selection testing for the additive effect of cluster, age class (agecl : 1; 2-12; 13+) and time. K: number of parameters; ΔAICc , difference in AICc between the tested model and the model with the lowest AICc, and AICc weight of the tested models are provided.

Model	K	Deviance	AICc	ΔAICc	AICc weight
1. Cluster + Age-class + Year	42	3461.32	3547.36	0.00	0.92
2. Age-class + Year	36	3478.63	3552.13	4.78	0.08
3. Cluster + Year	40	3501.59	3583.44	36.08	0.00
4. Age-class + Cluster	23	3539.22	3585.83	38.48	0.00
5. Year	34	3520.48	3589.82	42.46	0.00
6. Age-class	28	3557.15	3593.53	46.17	0.00
7. Cluster	22	3575.98	3620.55	73.19	0.00
8. Constant	16	3594.27	3626.58	79.22	0.00

Table 2. Adult survival rates for females aged 2-12 years for the year 1998 (year with mean survival) per cluster with standard error (SE).

Cluster	Prime-age survival rates	Standard error
Arces	0.952	0.025
Pecloz	0.913	0.033
Trelod	0.996	0.020
Chamoss	0.893	0.040
Coche	0.903	0.036
Curtillet	0.896	0.039
Dtporte	0.885	0.056

Figure Legends

Figure 1. Map of the study site with limits and name of the clusters. Points are locations of visually marked females. Colors codes identical to Figures 2 and 4.

Figure 2. Relationship between home range size (log-scale) and the proportion of *Sesleria* swards in the home range at the individual level, for N=64 GPS-marked females. Main line is the regression line when cluster effect is ignored. Dashed lines correspond to regression lines per cluster (except for the cluster “Arces” that includes only 1 GPS-marked female). Colors correspond to clusters (see Fig. 1).

Figure 3. Survival rates (from model with additive effects of age-class and year) according to (A) age (shown for 1998), and (B) year (shown for prime-age females, with standard errors).

Figure 4. Relationship between average survival rates of prime-age females (given for 1998, with standard error bars) per cluster and proportion of *Sesleria* swards in clusters ranges. Circle sizes are proportional to the number of visually marked females per cluster.

Figure 1.

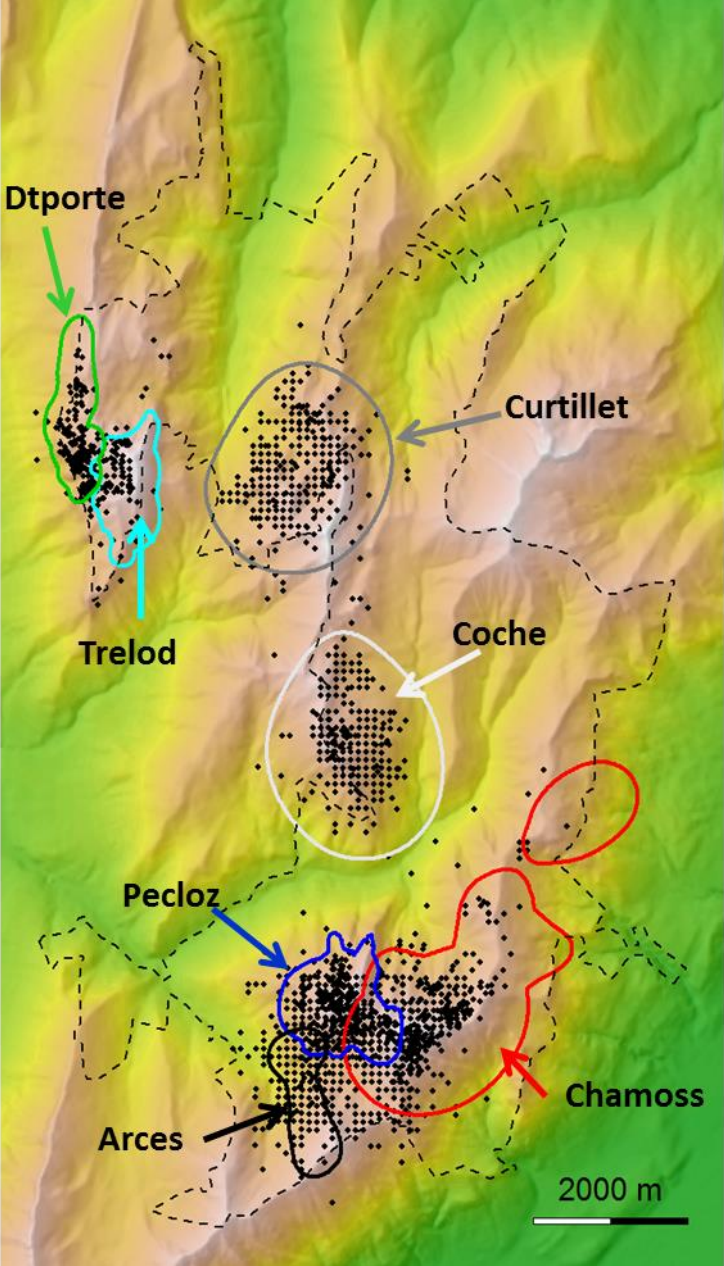


Figure 2.

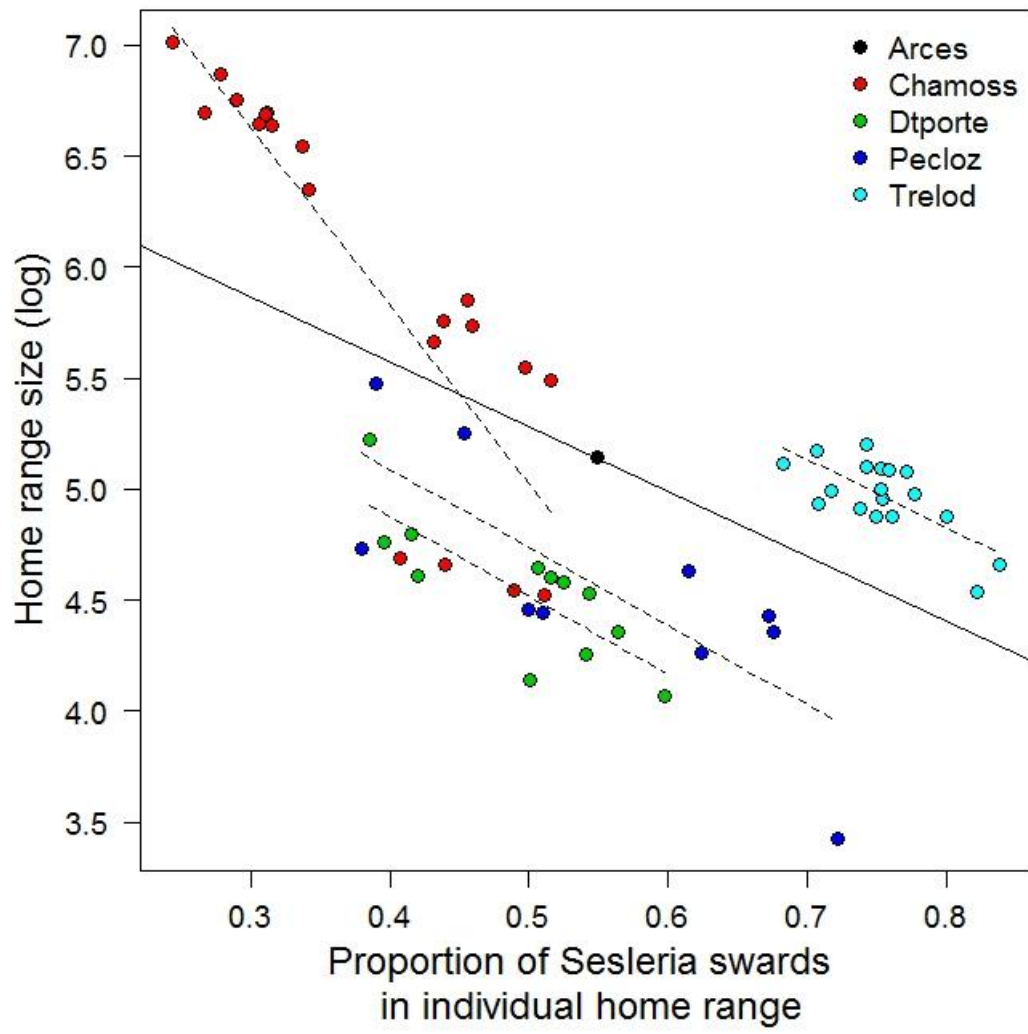


Figure 3.

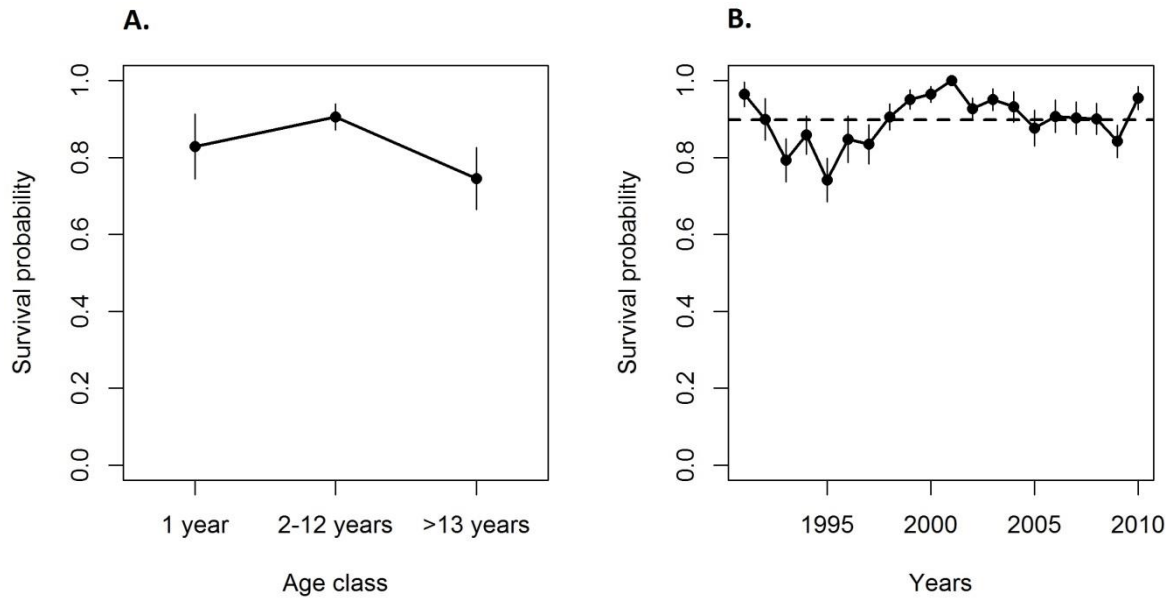
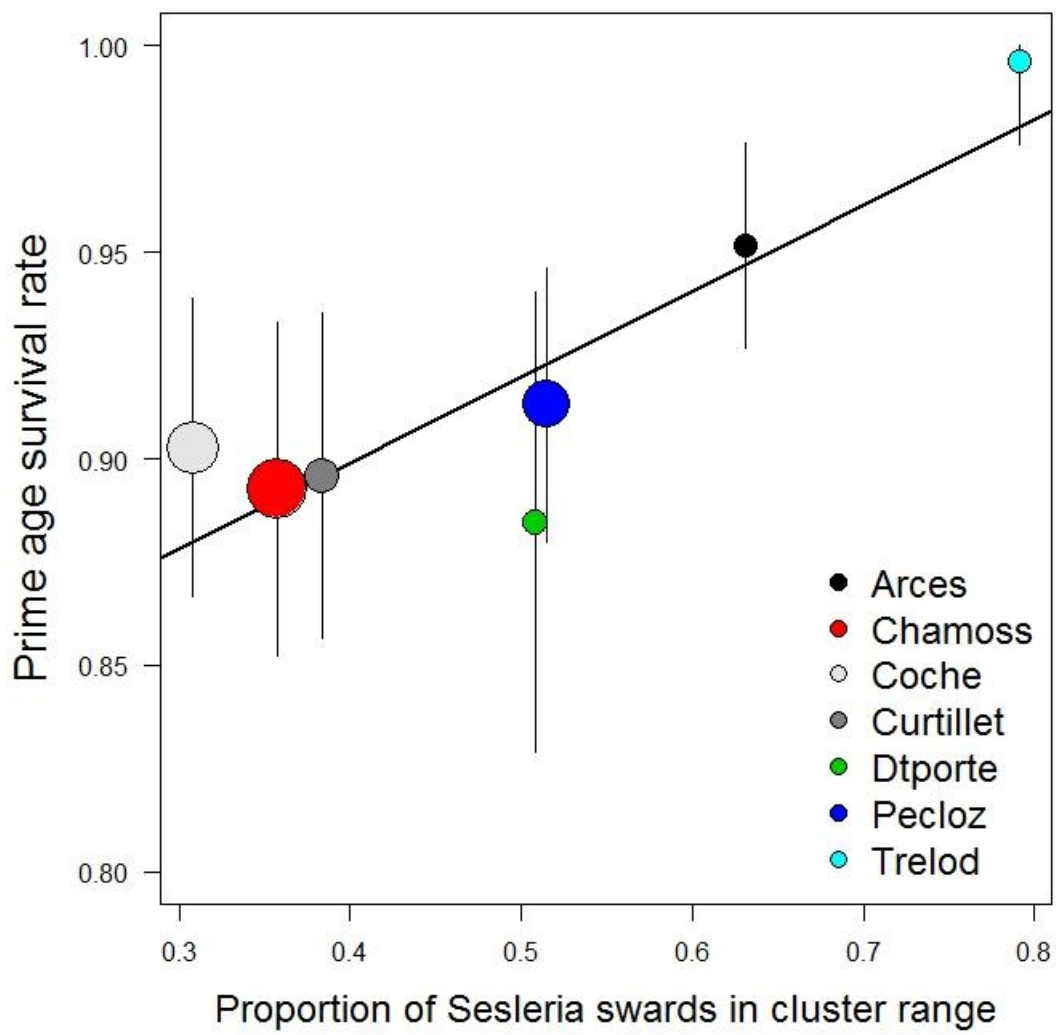


Figure 4.



Partie III

IMPACT DES ACTIVITES HUMAINES SUR L'UTILISATION DE L'ESPACE DU CHAMOIS

Comme nous l'avons vu dans le chapitre 2 (section 2.1), le dérangement est souvent perçu comme un risque de prédation par les grands herbivores et induit chez ces derniers des réponses comportementales et/ou physiologiques. Dans le massif des Bauges, l'augmentation des activités humaines ces dernières décennies a conduit les gestionnaires (ONF, Parc Naturel régional, ONCFS) à s'interroger sur l'impact du dérangement sur les populations de grands ongulés. Parmi eux, le chamois qui vit en forte densité dans les alpages doit en effet faire face tout au long de l'année à différents usagers qui se succèdent périodiquement sur leur domaines vitaux, mais avec des déplacements, des attitudes et des objectifs divers (Girardeau 2015, Gruas 2015, Perrin-Malterre and Chanteloup 2015, Perrin-Malterre et al. 2016) : les randonneurs, qui sont présents dès la disparition de la couverture neigeuse, mais restent majoritairement sur les sentiers ; les chasseurs, semblables à des prédateurs sélectifs, présents moins fréquemment mais souvent hors sentier ; et les skieurs/raquettes, qui sortent en période enneigée, et se déplacent là où les conditions de neige le permettent. Deux questions se posent alors naturellement : les chamois perçoivent-ils tous ces usagers comme un risque pour leur survie? Et par quels comportements ces animaux répondent-ils pour diminuer ou éviter ce risque (s'il est perçu comme tel)?

Derrière ces questions d'apparence simple se cache une grande complexité qui empêche d'y répondre facilement. D'une part, il existe une forte diversité des dérangements en termes de fréquence, de prévisibilité temporelle et spatiale et surtout en termes de risque réel (légal) pour les animaux. D'autre part, les animaux peuvent répondre de manière très

diversifiée face au dérangement (Frid and Dill 2002) par des comportements directs (la fuite, Lima and Dill 1990) ou indirects, comme l'évitement spatial (changement de lieu, Creel and Christianson 2008) ou temporel (e.g. de shift d'activité d'alimentation, Marchand et al. 2014). Ainsi, le paysage de la peur, propre à chaque espèce, est comme nous l'avons vu (chapitre 2, section 2.1) une carte cognitive du risque perçu par l'animal (Searle et al. 2007). Ce risque perçu est à différencier du risque réel car il peut y avoir un décalage important entre ce que l'animal ressent et le danger auquel il est réellement exposé. C'est tout l'enjeu de l'étude du comportement de comprendre ce décalage pour mesurer l'impact des risques non létaux sur les performances démographiques des individus.

De plus, la compréhension de ce système complexe, qui intègre l'homme et la faune, nécessite une connaissance approfondie de plusieurs composantes dont certaines ne sont pas faciles à mesurer (exemple : la fréquentation touristique). Avant de répondre à nos deux questions, il a donc été nécessaire, comme pour le paysage alimentaire, de cartographier chacune de ces activités afin d'en étudier la perception qu'en ont les animaux. Dans ce chapitre, nous présenterons les méthodes pour caractériser leurs mouvements, avant de nous intéresser au cas concret de la réponse comportementale du chamois face aux randonneurs en période estivale. Nous terminerons cette partie en abordant les spécificités des skieurs et la complexité d'évaluer le dérangement occasionné par la chasse, puis en identifiant quelques pistes de travail pour évaluer l'impact de ces deux sources de dérangement sur l'avenir du chamois.

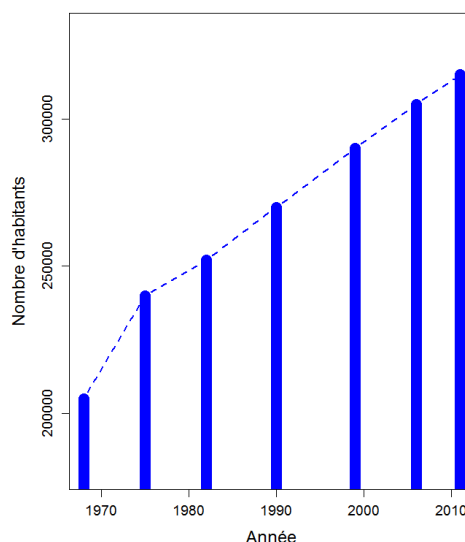
Chapitre 7

Mesurer et cartographier le dérangement

7.1. L'interaction homme-faune dans le massif de Bauges

Comme nous l'avons vu précédemment (Partie I section 1.4), la présence humaine a augmenté dans les milieux naturels ces dernières décennies, ce qui pose des nouveaux enjeux de gestion du territoire. Le massif des Bauges n'échappe pas à cette dynamique. De par sa position géographique entre trois agglomérations urbaines, ces montagnes sont de plus en plus fréquentées par les touristes (i.e. les visiteurs qui passent au moins une nuit hors de chez eux) mais aussi et surtout par les populations locales (les « excursionnistes ») qui ont un accès rapide à ce territoire (Girardeau 2015, Gruas 2015, Perrin-Malterre and Chanteloup 2015). Or ces populations ont, elles aussi, fortement augmenté ces 40 dernières années (**Figure 1**) amenant le Parc Naturel Régional (PNR) à développer d'avantage l'accueil du public afin de réguler au mieux leur flux (e.g. structure d'hébergement et d'accueil, balisage des sentiers et des zones protégées, sensibilisation du grand public).

Figure 1 : Dynamique de la population humaine dans le massif des Bauges et ses alentours (source Insee).



Au sein de la RNCFS, qui nous intéresse dans cette étude, cette problématique est au cœur des préoccupations des 3 co-gestionnaires que sont en plus du PNR, l'Office National des Forêt (ONF) et l'Office National de Chasse et de Faune Sauvage (ONCFS). Il se pose en effet la question de comment accueillir tous ces pratiquants dans de bonnes conditions en cohérence avec la préservation des populations de grands ongulés et des activités de

recherches qui s’y pratiquent. Or, les connaissances actuelles restent parcellaires, tant sur la dynamique des usagers, leurs attentes, et leurs perceptions vis-à-vis de la faune, que sur les impacts directs ou indirects qu'ils ont sur les animaux sauvages (Sato et al. 2013).

C'est ce besoin de gestion et de connaissances en géographie, sociologie et écologie qui a permis l'émergence d'un projet de recherche interdisciplinaire sur l'étude de l'interaction Homme/ Faune (appendice C, Chanteloup et al. 2015). Ainsi, les écologues du laboratoire d'Ecologie Alpine (LECA) et les sociologues et géographes du Laboratoire Environnements, DYnamiques et TERRitoires de la Montagne (EDYTEM) travaillent ensemble, en collaboration avec l'ONCFS et le PNR, depuis 2014 pour (**Figure 2**) :

1. Cerner le profil des pratiquants, leur réaction et connaissance vis à vis de la faune et des zones de protection.

2. Délimiter spatialement les zones utilisées par les pratiquants venant pour des objectifs différents.

3. Identifier la manière dont les usagers fréquentent les sites de la RNCFS et les endroits-clés où se fait éventuellement la sortie des sentiers.

Nous ne développerons dans la partie suivante que l'aspect spatial du comportement des usagers, l'aspect sociologique basé sur des questionnaires et des interviews n'étant pas le sujet de cette thèse (Chanteloup et al. 2015, 2016 en appendice C et D).

Ce projet a été subventionné par plusieurs structures publiques : la Zone Atelier Alpes (dont fait partie la RNCFS des Bauges), l'université de Savoie Mont-Blanc et l'université de Grenoble Alpes (PEPS-COMUE et AAP montagne), le CNRS (DIPEE) et le PNR des Bauges.

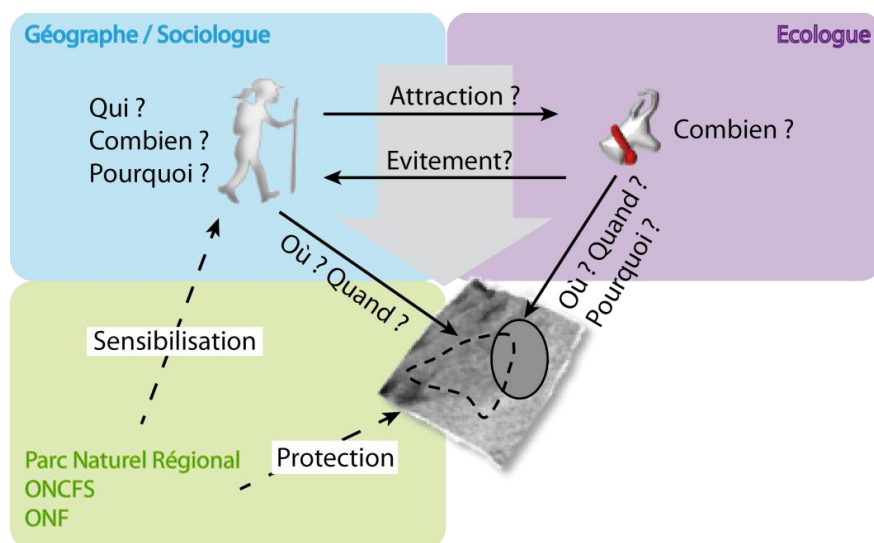


Figure 2 : Schéma général du programme de recherche « sports de nature et faune sauvage »

7.2. Caractérisation spatio-temporelle du dérangement

La caractérisation d'un dérangement nécessite d'en mesurer toutes les dimensions. Un premier aspect du dérangement est la fréquentation qui peut être définie par le nombre de personnes présentes en un lieu donné à un moment donné. Pour cela, des éco-compteurs, qui comptent le nombre de passage des personnes, ont été installés en 2015 et 2016. Ils fournissent des données qui seront analysés dans le cadre de la thèse de Colin Kerouaton (2015-2018). Deuxièmement, il est nécessaire d'évaluer le comportement des différents pratiquants (randonneur/skieur/ chasseur). Comme pour les chamois, ce comportement est défini par les caractéristiques de leurs trajectoires (la vitesse, les distances et dénivelés parcourus), mais aussi par le type d'activités pratiquées (telle que marcher, manger, se reposer). Deux méthodes complémentaires ont été mise en place pour répondre à ce besoin de connaissances, l'une reposant sur la récolte de trajectoires des visiteurs grâce à la distribution de GPS-traceurs et l'autre sur l'observation directe sur le terrain à l'aide d'un protocole de « Scan Sampling » (Altmann 1974) des touristes sur deux zones très fréquentées (résultats utilisés dans le manuscrit 4 du chapitre 8).

Pour cette première méthode le principe a donc été d'équiper de GPS une partie des usagers afin d'enregistrer leurs trajectoires. Ainsi, en 2014 et 2015 nous avons distribué dans la RNCFS des GPS (modèle i-gotU GT-120) aux randonneurs en été, aux chasseurs en automne et aux skieurs de randonnée en hiver (**Figure 3**). La fréquence d'enregistrement des localisations était de 10s, intervalle de temps qui correspondait au meilleur rapport entre l'autonomie du système et sa précision. Le nombre de GPS étant limité, nous n'avons distribué qu'un seul appareil par groupe d'usagers en notant les caractéristiques du groupe (nombre, composition en adulte/enfant). L'accès aux départs des randonnées (été ou hiver) est restreint à seulement quelques parkings dans la réserve. Ainsi en se plaçant à ces endroits stratégiques, nous avons pu échantillonner une grande diversité d'usagers. Pour les chasseurs, les GPS ont été distribués par les techniciens ONF et/ou ONCFS au rassemblement de début de journée lors des stages de chasse organisés sur la RNCFS (voir descriptif de la chasse section 9.2).

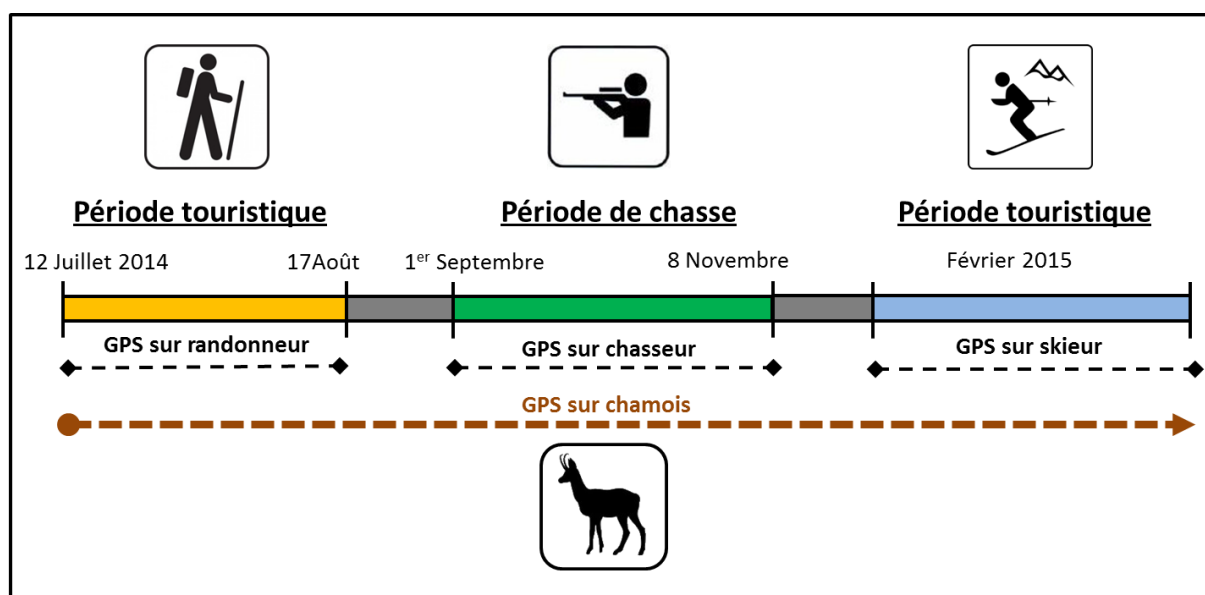


Figure 3 : Schéma mise en œuvre du suivi GPS des activités humaines et de la population de chamois de l'été 2014 à l'hiver 2015 (Projet mobilité Homme/Faune, laboratoires EDYTEM-LECA)

Sur les 2 ans de suivi, nous avons récolté plus de 500 trajectoires (Tableau 1). A partir de ces dernières, nous avons pu cartographier la distribution de chacune des activités suivies (voir l'exemple des randonneurs, Figure 4), dont les caractéristiques fines seront analysées lors de la thèse de Colin Kerouanton.

Tableau 1 : Nombre de trajectoires GPS en 2014 et 2015 par type de pratiquants.

Année	Randonneurs	Chasseurs	Skieurs
2014	87	68	/
2015	202	72	84
total	289	140	84

Une des limites de cette démarche est qu'il est impossible d'équiper tous les usagers par manque de moyens (nombre de GPS), que certains usagers peuvent refuser de porter un GPS, et que le comportement des usagers pourrait être différent lorsqu'ils savent qu'ils sont l'objet d'une étude. Comme indiqué ci-dessus, nous avons donc également effectué durant la période estivale des « scans » sur les alpages où nous avons des animaux suivis par colliers visuels et colliers GPS. Depuis un point fixe, l'observateur notait la localisation sur le sentier de tous les randonneurs visibles chaque heure. Cette technique d'échantillonnage nous a permis de repérer les points d'arrêts (pause, pique-nique, point de vue) mais aussi d'identifier le comportement des randonneurs en alpage (prise de photo, présence de chien, niveau sonore du groupe). Nous avons aussi vérifié que les randonneurs ne s'éloignaient pas des chemins (ou très rarement). Les scans nous ont aussi permis d'estimer heure par heure le nombre de

randonneurs sur les alpages, afin de quantifier spatialement et temporellement l'intensité de fréquentation et donc potentiellement l'intensité du dérangement pour la faune (en attendant les données plus précises des éco-compteurs). Ce protocole a été utilisé les jours favorables en termes de météorologie. En 2014, 17 jours de scans ont été effectués entre le 12 juillet et le 20 août, période où la RNCFS est la plus fréquentée. A partir de ce jeu de données, nous avons modélisé la dynamique temporelle des randonneurs (Chapitre 8, Figure 2). Le chapitre suivant est un article en préparation qui a pour objectif d'évaluer, à l'échelle de la trajectoire journalière des chamois, l'impact de la dynamique temporelle des randonneurs sur le comportement spatial des animaux.

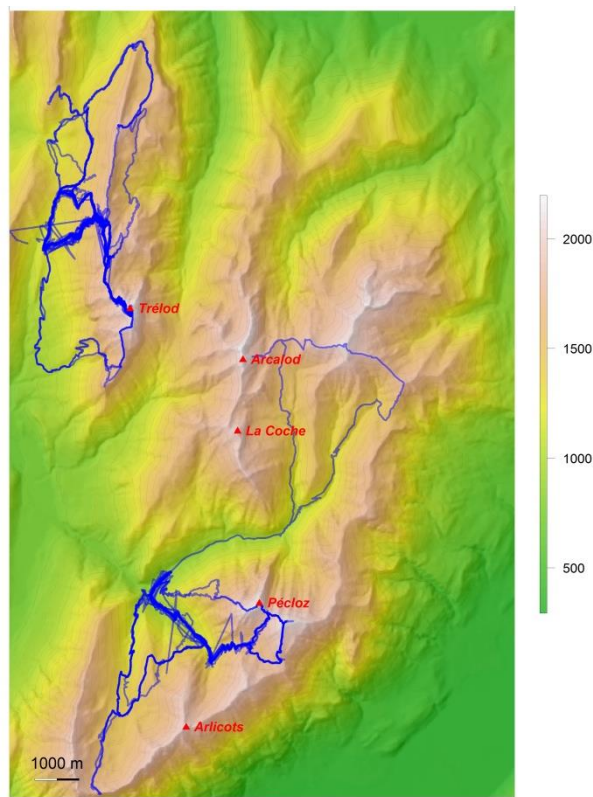


Figure 4: Cartographie d'usage des randonneurs en 2014. Les trajectoires des randonneurs sont en bleu (n=87).

Chapitre 8

Responding to the ebb and flow of hikers: fine scale habitat selection and movements of chamois in summer

Article 4

Work in progress

DUPARC Antoine^{1,2}, GAREL Mathieu¹, MARCHAND Pascal, PERRIN-MALTERRE Clémence³, CHANTELOUP Laine⁴, DUBRAY Dominique¹, MAILLARD Daniel¹, LOISON Anne²

1. Unité Faune de Montagne, Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Juvignac, France

2. Laboratoire d'Ecologie Alpine, Centre National de la Recherche Scientifique, Université Savoie-Mont-Blanc, France

3. Laboratoire EDYTEM, Université Savoie-Mont-Blanc, France

4. Laboratoire Géolab, Université de Limoges, France

Abstract

All species have to cope with some level of risks, especially large herbivores which are central in trophic networks and are hunted by human. Since risks are usually intermittent in space and time, individuals make behavioral choices depending on their perception of the risk in their landscape, what is called their “landscape of fear”. Within this framework, we studied habitat use and movement patterns of chamois vis-à-vis hiking trails and the ebb and flow of hikers on site. We tested whether such trivial-looking linear features in the landscape (trails are easy to cross) and non-lethal activities such as hiking, induced a response by analyzing locations obtained from 72 GPS-collared female chamois during summer. We unveiled a circadian pattern in habitat use, with night and day shifts, and morning and afternoon contrasts. Distance to the trail was contributing to explaining these circadian patterns, animals being closest to the trail during the night, dusk and dawn, and further away from the trail during daytime. The movement away from the trails coincided with hikers arriving on site. Movements towards trails were slower than movements away from trails, a difference in speed that faded the further away animals were from trails. Given that trails were located in a variety of habitats used by chamois, our results disclosed a possible impact on habitat use and movements of both the temporal patterns of hikers arriving/departing and of the presence of trails in the landscape as a spatial proxy of a potential risk.

Key words: *Movements, chamois, disturbance, habitat use, hiking*

Introduction

The concept of “landscape of risk” has been developed in the last two decades within the frameworks of predator-prey interaction and landscape ecology, to emphasize that animals select their habitat in a landscape where the risks they encounter is spatially structured (Brown et al. 1999; Laundré et al. 2001). Responding to risk is most often costly as it involves a modification of behavior, such as a decreased time spent eating in favor of an increased time spent vigilant (e.g. Watson et al. 2007; Benoist et al. 2013) (, or a flight movement that is energetically costly (e.g. Stankowich 2008). As such, a proper assessment of the actual risk, and the adjustment to the intensity of the behavioral response, should be beneficial for an individual and should therefore be under natural selection (Rubenstein 2016). A tricky issue for an animal is to evaluate how risky every place in a landscape truly is or could be, and how fearful it should be once a potential predator has been detected. The idea that animals make behavioral choices depending on their perception of risk in a landscape, and not necessarily on the actual risk, has led to the concept of a species-specific “landscape of fear”: animals may feel safe or frightened in different places in a landscape depending on previous experiences and association between a risk and a landscape feature, and also as a consequence of the “ghost of predation past” (Byers 1997). This latter hypothesis states that, given that prey species have evolved through time under constant predation pressure, they retained a basic level of vigilance and keep trading-off food for a feeling of safety even in the absence of real risk.

The idea that animal distribution results from animal habitat selection behavioral processes, which include a spatially-structured “fear factor”, even when risk is low or non-existent, has been very fruitful beyond predator-prey studies, in particular when studying the impact of human-induced habitat fragmentation and human activities (Bonnot et al. 2013; Marchand et al. 2014). Indeed, human have, and are still (e.g. through hunting and road kills), one of the main predator of vertebrate wildlife and, as such, may be perceived as a threat even in areas where only non-lethal activities (such as hiking) occurs. The risk associated to human is strongly spatially structured, especially through the development of infrastructure and habitat fragmentation (Fahrig 2003). A number of studies have aimed at evaluating the role of landscape features such as roads, power lines, on behavioral spatial ecology of different taxons (Roever et al. 2010; Bonnot et al. 2013; Beyer et al. 2014; Bartzke et al. 2015), as well as on gene flow and genetic structure (Coulon et al. 2006; Pérez-Espona et al. 2008; Robinson et al. 2012) or disease spread (Sattenspiel and Lloyd 2009). One recurrent finding is that

landscape features that animals are physically able to cross can act as behavioral barriers (Beyer et al. 2014), involving modifications of movements characteristics and space use with proximity to the features (crossing and proximity effects; Marchand et al. 2014).

Besides human fragmentation which spatially structures the landscapes of risk and fear, human activities, alike natural predators, are also characterized by a strong temporal component: hunting, motorized traffic, and other recreational activities, most often occur during day time, and for some of them, during restricted periods of the year. This means that animals could also benefit from adjusting their behavioral response to temporal patterns in the actual or perceived risk. In the context of predator-prey interaction, Lima and Bednekoff (1999) have elaborated on the possibility for animals to benefit from a temporal adjustment of their behavior to different intensities and predictabilities of risk, by developing the so-called “risk allocation hypothesis”. This hypothesis relies on the idea that responses should be plastic and adjust to risk at the short-term, accounting for the predictability and frequency of the risk exposure. It ensues that animals could display immediate and/or delayed behavioural responses to predation risk, and could compensate the loss of time allocated to fitness-enhancing activities (such as eating) when under risk, by performing such activities during periods of the day when risk is low. Similarly, animals could also adjust their habitat use (Gude et al. 2006), by spending time in food-rich, but risky exposed, habitats as soon as human activities decrease. Compensatory behavioral processes may therefore, up to a certain point (Marchand et al. 2014), buffer the impact of risk factors, and should thence be properly evaluated in the framework of disturbance studies as it has been in some predator-prey studies (Creel and Christianson 2008).

However, disclosing the existence of delayed and possibly, compensatory behaviors is a challenging task because of the difficulty to gather information on animal behavior continuously during disturbed and undisturbed phases. Another difficulty when studying the impact of disturbance on animal activities and space use is that observations are usually limited to open areas with good visibility and mostly during daytime (e.g. Blanchard and Fritz 2007). This prevents an actual assessment of the impact of disturbance on animals that are out of the observer’s sight (that may nevertheless be affected) and raise a central issue in behavioural study: the role of observer in interpreting and modifying animal behaviour (Altmann 1974; Tuytens et al. 2014). The recent advances in GPS technology with animal-borne sensor data allows overcoming most of these limitations (Kays et al. 2015) by independently sampling individual locations and often, proxies of animal activities (e.g. Darmon et al. 2014) with a high and continuous frequency in most terrestrial habitats. It opens

new avenues for understanding the processes by which individuals cope with risks (whether lethal, such as predation, hunting and motorized traffic, or non-lethal), depending on the spatio-temporal distributions of risk factors.

Within this context, we aim here at evaluating the impacts of a recreational activity (hiking) that is limited during day-time and of human-made linear features (hiking trails) on day-round habitat use and movement of a medium-size mountain herbivore, the chamois (*Rupicapra rupicapra*). Studies of the impact of human infrastructure so far have been mostly restricted to stringent features, such as roads (MacArthur et al. 1979; MacArthur et al. 1982), while hiking trails, that animals have no problem crossing, have been neglected as potentially impacting animal behavior and spatial distribution (but see Marchand et al. in revision). However, in recent decades, outdoor recreational activities have increased rapidly, principally due to more leisure time and improved transportation system (Boyle and Samson 1985; Knight and Gutzwiller 1995; Taylor and Knight 2003; Balmford et al. 2009; Mao et al. 2010; Marzano and Dandy 2012). Among all environments, alpine habitats are particularly attractive for outdoor activities owing to its preserved nature and biodiversity. The most valued habitats for tourists in mountains are open meadows (judged as being of high aesthetic value ; Zoderer et al. 2016), where human hiking on well-marked paths can be seen, heard and smelled from far away by wildlife. This implies that trivial-looking trails for instance, due to a rise in popularity, can increasingly be perceived as risky places to approach, either only when hikers are walking on them, or possibly, even when hikers have gone (Marchand et al. 2014). Several studies on immediate responses of chamois (daytime -restricted flight behavior assessed by direct observations of non-marked individuals) revealed important direct consequences from recreational activities such as paragliding (Boldt and Ingold 2005), hiking and mountain biking (Gander and Ingold 1997). However, no assessment of the impact of hiking trails per se in the landscape on animal movement and habitat use, have been done so far. Here, we relied on GPS devices to analyse more accurately how individuals respond spatially and temporally to the daytime variation in the presence of hikers during the summer period when trails were highly frequented, focusing on both the spatial (the mere presence of a track) and the temporal (the fact that hikers are only present during daytime) components of human disturbance.

We first assessed the temporal variation in hikers presence on site, and then analyzed movement patterns and habitat selection of 72 GPS marked females all day-round with reference to the hiking trail. We combined the dataset of intensively monitored GPS-marked individuals to a dataset on topographical and ecological characteristics of the landscape to

control for habitat characteristics previously identified as important for this species (Darmon et al. 2012; Bison et al. 2015; Richard et al. in prep). We expected (H1) that chamois adjusted their spatial behavior regarding trails depending on variation in hikers presence (risk allocation hypothesis), taking the form of an avoidance of habitats close to trails during hikers presence (H1A) and movements away from trails (H1B), both depending on initial distance to trails (exacerbated at shortest distances; H1C). We also expected, assuming chamois actually perceived trails as risky landscape features, that the speed of their movements towards trails should be more cautious than movements away from trails (H2).

Materiel and methods

Study site and species

We conducted our study in the National Game and Hunting Reserve of Les Bauges (NGHRB) massif, in the French Alps (45°40' N, 6°23' E; 900 to 2200 m a.s.l., 5200ha). Elevation range from 900 to 2200 m. More than half of the area (56%) is covered by forests dominated by beech (*Fagus sylvatica*) and fir (*Abies alba*) groves. Thirty-six percent are grasslands and the remaining percents represent rocky areas (Lopez 2001). We distinguished 7 plant communities in the alpine pastures, based on dominant species: alpenrose heaths, blue moorgrass–evergreen sedge swards, matgrass swards, mountain hay meadows, rusty sedge grasslands, tall herb community and screes (details in Duparc et al. 2012). All alpine grasslands were crisscrossed by a trail network highly used in the summer period by tourists, mainly hikers (Fig. 1).

Hunting by stalking with guides occurred in most parts of the NGHRB only during autumn-winter period, with a majority of chamois harvested between early September and late October. To study chamois responses to hikers, we trapped 72 females chamois during spring–summer 2004–2013 using falling nets baited with salt licks (Jullien et al. 2001) located in alpine grassland. Animals were fitted with GPS collars "Lotek 3300S" (Engineering Inc., n=67) or with "Vectronics GPS Plus" (n=5), which locations every 20 mn during 24h on Sunday, Tuesday or Monday depending on the different schedules used during the study period (June 1st to July 28th). We screened these data for erroneous locations following Bjørneraas (2010).

Statistical analyses

Temporal distribution of hikers and definition of variable risk levels within days

We counted the number of hikers using a scan sampling protocol (Altmann 1974) every hour from dawn to dusk in the summer of 2014, during 17 days with good weather (no rain, no thunderstorms). We calculated the average number of hikers per hour over these 17 days.

During scans, we observed that hikers generally stayed on trails during their hikes. We therefore considered that rambles outside tracks were negligible, so that distance to trails could be hypothesized as a good proxy of perceived risk for chamois. Then, we defined 7 within-day periods contrasted in term of (1) the temporal distribution of hikers obtained here (see result section), circadian activity patterns of female chamois (see Fig. 2 in Darmon et al. 2014), and (3) length of the daylight (Table 1).

Spatial distribution of hiking trails

We described the habitat and topographic characteristics in which hiking trails are situated (at the pixel level) in comparison with the same characteristics in the area occupied by chamois (defined based on pooled locations obtained from GPS-collars surrounded with a buffer of 500 m and above 1600 m a.s.l. , Fig. 1). Hence, we compared the percentage of trail pixels and the percentage of pixels in chamois occupancy area per elevation, slope, exposure, and habitat types (rocky areas, Sesleria swards, other types of open areas, and closed habitats). Sesleria swards has been identified in previous studies as the key- plant community in terms of habitat use (Darmon 2007; Richard et al. in prep), diet (Bison et al. 2015) and survival (Richard et al. in prep).

Circadian patterns of habitat use with reference to hiking trails

Using all locations recorded by GPS collars (n=43586 fixes), we performed a between-PCA (Dolédec and Chessel 1987) on the topographical and habitat characteristics used by chamois at the pixel level. We used with the same characteristics as described above, i.e. exposure, altitude, slope, closed habitat, rocky areas, Sesleria swards, and added visibility from trail and distance to hiking trail as covariates and hour of the day as a factor. Given that closed and rocky habitats are refuge areas for chamois, their proximity from a chamois location may play a role in whether an individual feel “safe”. Therefore for these two habitat types, we measured, for each GPS fix, the “distance to rocky areas” and “distance to closed habitat” rather than whether the fix was, or not, in these habitats. Exposure was summarized

in this section by only 2 variables describing the North-South and the West-East gradients. Visibility from trails was calculated using line of sight analysis (e.g. Benoist et al. 2013) with a 500 meter threshold beyond which visibility was considered as null. This between-PCA allowed us characterizing the circadian patterns in habitat use by chamois and to assess in this context the specific role of distance to trail depending on circadian variations in hiker presence (H1A).

Given that the probability to move towards or away from trails may depend on the initial distance to trails, we more specifically analyzed how the probability to move away from trails per hour changed with the initial distance from a trail (H1B). We expected the influence of distance to trail to wither the further away from the chamois was from the trail (H1C). We used step selection functions (SSFs), a particular case of resource selection functions allowing investigating habitat selection at the scale of movement steps (Fortin et al. 2005; Thurfjell et al. 2014). To account for how resource availability changes across space, we generated 10 random steps originating from the starting location of each individual step. As the correlation between the step length and turning angle were significant ($t=7.23$, $df=58297$, $p<0.001$, $R^2=0.029 \pm 0.008$), we generated, for each individual, random steps based on random samples of paired step length and turning angle in the observed distributions of the entire population on the same day period as the real location (± 2 hours). We included step direction as a dummy variable in the model, as well as hour of the day and proximity from trails, and all the two-way interactions. Following Forester (2009) and Thurfjell (2014), we included step length as a predictor covariate to reduce parameter bias due to realistic sampling. We also accounted for the non-independence of telemetry locations from the same individual by computing robust standard errors using the clustering procedure proposed by Forester et al. (2009).

Movement speed towards and away from hiking trails

If hiking trails were perceived as risky features, we posited that movements towards trails should be more cautious than movements away from trails (H2). Therefore, we analyzed variation in speed depending on periods of the day (see results section for the determination of periods), initial distance from hiking trails, and whether individuals were moving towards or away from trails. We log-transformed speed to get a normally distributed response variable and then performed linear mixed-model, with step direction as a dummy variable, distance from trails and periods of the day as fixed variables, including their main effects and all two-way interactions, and individual, year and daily trajectory from which speed values have been

computed as random variables. Given the large amount of data (43586 locations), all main effects and their two-ways interactions tended to be significant, so we mostly interpreted relative effect sizes and their graphical representations.

Results

Temporal distribution of hikers and definition of within-day risk level

The number of hikers markedly increased from 7 to 9 UTC, and sharply decreased after 10 UTC (Fig. 2). Already by 14 UTC, while there still was daylight, most hikers had left the area. We combined these results with daily activity patterns of chamois previously published (Darmon et al. 2014) to define 7 contrasted periods based on the disturbance level, the daylight/nighttime shifts, and level of animal activity (Table 1).

Spatial distribution of hiking trails

Hiking trails were distributed in a variety of habitat characteristics, in terms of elevation, exposure, slopes and habitat types. There was no marked discrepancy with the habitat characteristics used by chamois (Fig. 3), which may have confounded the patterns reported here. Rocky areas and steepest slopes were however more present in chamois range than in trail range, as logically, most hiking trails did not go through the steepest areas. Among all the open types of habitat, trails were also less often than chamois located in Sesleria swards.

Circadian patterns of habitat use with reference to hiking trails

The between-PCA highlighted hour to hour temporal patterns in habitat use (Figure 4) and stressed the importance of the variables distance to trails (first axis), slope (second axis) and Sesleria (first and third axes). The first axis of this between-PCA clearly opposed daytime and nighttime; the second axis opposed the dawn and the dusk periods from the middle of the day/night and the third axis morning and afternoon patterns. These three axes allowed distinguishing 4 time periods which sum up the daily habitat selection patterns of chamois. From 0 UTC to 6 UTC, before hikers presence, chamois left progressively the steepest slopes but stay in Sesleria habitats close to trails. From 6 UTC to 12 UTC, when hikers presence peaked, chamois progressively joined steep habitats far from trails and far from food-rich areas. From 12 UTC to 19 UTC, when hikers started to left the area, chamois did the reverse

way and moved to the less steep habitats composed of Sesleria and close to trails and that were used before hiker presence. Finally, while staying in food-rich habitat close to trails they progressively went back to steepest slopes among these habitats during the early part of night (19 UTC-23 UTC). This pattern matches with the cyclic patterns displayed by the average distance of chamois from trail shown on Figure 1 with trail distance increasing from 200-280m in absence of hikers to 280-330 m during the daytime.

We then analyzed the probability of moving away from the trail per hour of the day depending on the initial distance from the trail. Both hour of the day and initial distance from the trail significantly influenced whether animals moved away from the trail or not during a step, again with a circular pattern. Animals spend the nighttime hours relatively close to the trail and tended to move towards the trails until early morning (5 UTC; negative odd ratios meaning movements away from trails were avoided, i.e. movements towards trails were preferred), and then, up to 11 UTC, moved away from the trail (odd ratio >1, Fig. 5) as the number of hikers increased (Table 1; Figure 2; positive odd ratios meaning movements away from trails were preferred). Animals started moving closed to the trail around 15 UTC (odd ratio <1) which coincides with hikers walking back down (Figure 2).

Moving speed towards and away from hiking trails

Speed varied with all variables and two-ways interactions included in the model: step direction (away from or towards trails), period of the day, and initial distance from the trail (all tests were highly significant given the amount of data and not detailed here). The strongest effect was the day/night differences: females moved less/slower during the night, than during the day (Fig. 6), while speed was similar during all the periods distinguished during day time (Fig. 7). Females also moved quicker away from hiking trails than towards hiking trails, whatever the period of the day (Fig. 7, red line representing steps towards the trail consistently above the black line representing steps away from trails). The effect of initial distance interacted with step direction (Fig. 6): when moving towards trails, females went slower the closer to the trail, while when moving away from trail, the initial distance did not matter on movement speed. Due to this interaction between step direction and initial distance from the trail, the difference in speed was much larger when animals were close to the trail (illustrated for an initial distance of 50 m on Fig 7, left panel), than when animals were far away (illustrated for an initial distances of 500 m and 1000 m on Fig 7, middle and right panels). Accordingly, for an initial distance of about 1000m from the trail (Fig. 7, right panel),

speed did not (or only slightly in periods “night 1” and “hiker 1”) differ whether females moved away from or towards trails.

Discussion

Circadian patterns of activity and habitat use

The fine-scale monitoring of female chamois location during summer allowed us to highlight marked circadian patterns in habitat use with clear night and day differences, [as well as morning and afternoon contrasts] (e.g. in white-tailed deer *Odocoileus virginianus* in Beier and McCullough 1990). Circadian activity patterns studied in the same population from activity sensors in GPS collars (Darmon et al. 2014) had already shown that activity levels was highly variable during the day, but combining here both activity and habitat use highlighted that chamois forage and rest, and probably ruminates, in different habitats and that such a marked temporal structure was partly related to the distance to hiking trails when present in animal home range. It shows that hiking trails, although they are no true barriers whether crossing alpine pastures or on ridges, determine how chamois move in their home range.

Evidence for an effect of hikers and hiking trails

Assembling several analyses based on fine-scale data on animal movements, we got convergent and consistent results unveiling the influence of both hikers and hiking trails on the daily habitat use of chamois during summer, as well as on their movements. The difficulty when indirectly studying the consequences of hiker presence on habitat use is that trails are not located at random in the landscape, so that moving away from or towards trails may covary with moving towards or away from another habitat. Here, trails went through a variety of habitats. Strong patterns highlighted using distance from the trail and period of presence of hikers during the day as an explanatory variables are therefore likely revealing a causal rather than a spurious effect of trails and hikers. This conclusion is further supported by the behavior of chamois when moving away from or towards trails, as disclosed by analyzing the movement speed. Slower movements towards trail can be parsimoniously explained by a

cautious behavior of animals when approaching a landscape feature considered as potentially risky. Similarly, faster movements away from the trail can be interpreted as animals moving relatively quickly away from the potential source of disturbance. Therefore, hiking trails, that animals would easily be able to cross, have a measurable effect on chamois movements. Such impact of trivial looking linear features, associated with a low level of actual risk for animals (e.g. power lines), has been shown elsewhere even in species not expected to be affected by gaps in landscape connectivity such as birds (e.g. Harris and Reed 2002; Bartzke et al. 2015, Marchand et al. in prep). It shows that animals can be disturbed even if the human activities are nature-oriented and minor in terms of the number of people practicing it.

The consequences of responding to hikers and hikers trail are therefore twofolds, first the energy expenditure related to moving away from trails and second, the possible lost opportunity in energy intake. Indeed, when chamois moved away from trails, they do also move away from Sesleria swards, which represent a key habitat for foraging. This correspond to the classical foraging/risk avoidance trade off that most animals have to make when selecting where to go (Mysterud and Ims 1998).

Hikers: a predictable source of disturbance

Hikers in the summer are a predictable source of disturbance. Chamois may have adjusted their moving away from/moving towards trails as a predictable response that may not require hikers to actually be present on site every day. Chamois are hunted in our study site (though the southern part of the GPS study area is partly protected) and this may prevent habituation processes to the presence of human to occur. Previous studies (Gander and Ingold 1997) suggested that the first hikers have a disproportionate impact on chamois moving out of their foraging patches compared to the following ones. This could explain that circadian patterns (especially the average distance to trail) were highly repeatable, as the movement away from trails may depend less on the number of hikers visiting the area than on the fact that there are hikers or not. In our area during summer, there are no days without hikers, unless the weather is really too bad, which could explain the high repeatability of circadian patterns in habitat use and animal movement towards and away from trails. Predictability in disturbance should offer the possibility to animal to compensate the lost foraging time/foraging in good locations during day time by foraging more or in more profitable place during the nighttime (e.g. Marchand et al. 2014), as posited by the risk allocation hypothesis (Lima and Bednekoff 1999).

Further lines of study

We have studied here aggregated patterns of movement away from and towards trail over the whole study site. However, chamois are socially and spatially structured, due to matrilinear social relationship. We showed elsewhere (Duparc et al. submitted) that, due to this social organization, some clusters (socio-spatial groups) of chamois experience cluster-specific habitat and topographic constraints. The next step is therefore to account for these specificities and the difference in the intensity of human presence among clusters, to delve into the effect of trails and presence of hikers on animal behavioral tactics (trade-off foraging and risk, habituation) in contrasted areas in terms of habitat and topographic constraints. In addition, the extent of the response to disturbance may exhibit some level of inter-individual heterogeneity, whereby some individuals may be more sensitive, hence more reactive, than others (Bonnot et al. 2013). The last decade has seen a surge of studies on consistent individual variation in behavioral traits (Réale et al. 2007), in particular those related to responses to stressful situation, named “behavioral syndromes”, “animal personality” or “coping style” (Bergmüller and Taborsky 2010). Data on chamois confronted to different recreationists, based on direct observation, activity sensors, and GPS-fixes, would allow evaluating the extent of the inter-individuality in this species where we have shown elsewhere (Duparc et al. in prep, ms 1, 2, & 3) that socio-spatial relationships, were crucial for habitat and diet selection behaviors.

References

- Altmann J. 1974. Observational Study of Behavior: Sampling Methods. *Behaviour* 49:227–266.
- Balmford A, Beresford J, Green J, Naidoo R, Walpole M, Manica A. 2009. A Global Perspective on Trends in Nature-Based Tourism. *PLoS Biol* 7:e1000144.
- Bartzke GS, May R, Solberg EJ, Rolandsen CM, Røskoft E. 2015. Differential barrier and corridor effects of power lines, roads and rivers on moose (*Alces alces*) movements. *Ecosphere* 6:1–17.
- Beier P, McCullough DR. 1990. Factors influencing white-tailed deer activity patterns and habitat use. *Wildl. Monogr.*:3–51.
- Benoist S, Garel M, Cugnasse J-M, Blanchard P. 2013. Human Disturbances, Habitat Characteristics and Social Environment Generate Sex-Specific Responses in Vigilance of Mediterranean Mouflon. *PLoS ONE* 8:e82960.
- Bergmüller R, Taborsky M. 2010. Animal personality due to social niche specialisation. *Trends Ecol. Evol.* 25:504–511.
- Beyer HL, Gurarie E, Borger L, Panzacchi M, Basille M, Herfindal I, Van Moorter B, Lele S, Matthiopoulos J. 2014. ‘You shall not pass!’: quantifying barrier permeability and proximity avoidance by animals. *J. Anim. Ecol.*:n/a-n/a.
- Bison M, Ibanez S, Redjadj C, Boyer F, Coissac E, Miquel C, Rioux D, Said S, Maillard D, Taberlet P, et al. 2015. Upscaling the niche variation hypothesis from the intra- to the inter-specific level. *Oecologia*.
- Bjørneraas K, Van Moorter B, Rolandsen CM, Herfindal I. 2010. Screening Global Positioning System Location Data for Errors Using Animal Movement Characteristics. *J. Wildl. Manag.* 74:1361–1366.
- Blanchard P, Fritz H. 2007. Induced or routine vigilance while foraging. *Oikos* 116:1603–1608.
- Boldt A, Ingold P. 2005. Effects of air traffic, snow cover and weather on altitudinal short-term and medium-term movements of female Alpine chamois *Rupicapra rupicapra* in winter. *Wildl. Biol.* 11:351–362.
- Bonnot N, Morellet N, Verheyden H, Cargnelutti B, Lourtet B, Klein F, Hewison AM. 2013. Habitat use under predation risk: hunting, roads and human dwellings influence the spatial behaviour of roe deer. *Eur. J. Wildl. Res.* 59:185–193.
- Boyle SA, Samson FB. 1985. Effects of Nonconsumptive Recreation on Wildlife: A Review. *Wildl. Soc. Bull.* 1973-2006 13:110–116.

Brown JS, Laundré JW, Gurung M. 1999. The ecology of fear: optimal foraging, game theory, and trophic interactions. *J. Mammal.* 80:385–399.

Byers JA. 1997. American pronghorn: social adaptations and the ghosts of predators past. University of Chicago Press. [accessed 2014 Oct 20]

Coulon A, Guillot G, COSSON J-F, Angibault J, Aulagnier S, Cargnelutti B, Galan M, Hewison A. 2006. Genetic structure is influenced by landscape features: empirical evidence from a roe deer population. *Mol. Ecol.* 15:1669–1679.

Creel S, Christianson D. 2008. Relationships between direct predation and risk effects. *Trends Ecol. Evol.* 23:194–201.

Darmon G. 2007. Influence Des Interactions Interspécifiques Sur L'utilisation de L'habitat Par Les Ongulés Sauvages: Cas Du Chamois Et Du Mouflon Dans Le Massif Des Bauges. Université Claude Bernard - Lyon 1.

Darmon G, Bourgoïn G, Marchand P, Garel M, Dubray D, Jullien J-M, Loison A. 2014. Do ecologically close species shift their daily activities when in sympatry? A test on chamois in the presence of mouflon. *Biol. J. Linn. Soc.* 111:621–626.

Darmon G, Calenge C, Loison A, Jullien J-M, Maillard D, Lopez J-F. 2012. Spatial distribution and habitat selection in coexisting species of mountain ungulates. *Ecography* 35:44–53.

Dolédec S, Chessel D. 1987. Rythmes saisonniers et composantes stationnelles en milieu aquatique. I: Description d'un plan d'observation complet par projection de variables. *Acta Oecologica Oecologia Gen.* 8:403–426.

Duparc A, Redjadj C, Viard-Crétat F, Lavorel S, Austrheim G, Loison A. 2012. Covariation between plant above-ground biomass and phenology in sub-alpine grasslands. *Appl. Veg. Sci.* 16:305–316.

Fahrig L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*:487–515.

Forester JD, Im HK, Rathouz PJ. 2009. Accounting for animal movement in estimation of resource selection functions: sampling and data analysis. *Ecology* 90:3554–3565.

Fortin D, Beyer HL, Boyce MS, Smith DW, Duchesne T, Mao JS. 2005. Wolves influence elk movements: Behavior shapes a trophic cascade in Yellowstone National Park. *Ecology* 86:1320–1330.

Gander H, Ingold P. 1997. Reactions of male alpine chamois *Rupicapra r. rupicapra* to hikers, joggers and mountainbikers. *Biol. Conserv.* 79:107–109.

Gude JA, Garrott RA, Borkowski JJ, King F. 2006. Prey risk allocation in a grazing ecosystem. *Ecol. Appl.* 16:285–298.

Harris RJ, Reed JM. 2002. Behavioral barriers to non-migratory movements of birds. In: *Annales Zoologici Fennici*. JSTOR. p. 275–290. [accessed 2016 Oct 16]

Jullien J-M, Pépin G, Marouze E. 2001. La cham'arch, un filet pour la capture des ongulés de montagne. *Faune Sauvage*.

Kays R, Crofoot MC, Jetz W, Wikelski M. 2015. Terrestrial animal tracking as an eye on life and planet. *Science* 348:aaa2478.

Knight RL, Gutzwiller KJ. 1995. *Wildlife and recreationists: coexistence through management and research*. Island Press.

Laundré JW, Hernández L, Altendorf KB. 2001. Wolves, elk, and bison: reestablishing the 'landscape of fear' in Yellowstone National Park, U.S.A. *Can. J. Zool.* 79:1401–1409.

Lima SL, Bednekoff PA. 1999. Temporal Variation in Danger Drives Antipredator Behavior: The Predation Risk Allocation Hypothesis. *Am. Nat.* 153:649–659.

Lopez JF. 2001. *Inventaire systématique de la flore et de la végétation du Massif des Bauges*. Le Châtelard, France.

MacArthur RA, Geist V, Johnston RH. 1982. Cardiac and Behavioral Responses of Mountain Sheep to Human Disturbance. *J. Wildl. Manag.* 46:351–358.

MacArthur RA, Johnston RH, Geist V. 1979. Factors influencing heart rate in free-ranging bighorn sheep: a physiological approach to the study of wildlife harassment. *Can. J. Zool.* 57:2010–2021.

Mao P, Hautbois C, Langenbach M. 2010. Développement des sports de nature et de montagne en France : diagnostic comparé des ressources territoriales. *Géographie Économie Société* Vol. 11:301–313.

Marchand P, Garel M, Bourgoïn G, Dubray D, Maillard D, Loison A. 2014. Impacts of tourism and hunting on a large herbivore's spatio-temporal behavior in and around a French protected area. *Biol. Conserv.* 177:1–11.

Marzano M, Dandy N. 2012. Recreationist behaviour in forests and the disturbance of wildlife. *Biodivers. Conserv.* 21:2967–2986.

Mysterud A, Ims RA. 1998. Functional responses in habitat use: availability influences relative use in trade-off situations. *Ecology* 79:1435–1441.

Pérez-Espona S, Pérez-Barbería FJ, McLeod JE, Jiggins CD, Gordon IJ, Pemberton JM. 2008. Landscape features affect gene flow of Scottish Highland red deer (*Cervus elaphus*). *Mol. Ecol.* 17:981–996.

Réale D, Reader SM, Sol D, McDougall PT, Dingemanse NJ. 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biol. Rev.* 82:291–318.

Robinson SJ, Samuel MD, Lopez DL, Shelton P. 2012. The walk is never random: subtle landscape effects shape gene flow in a continuous white-tailed deer population in the Midwestern United States. *Mol. Ecol.* 21:4190–4205.

Roever CL, Boyce MS, Stenhouse GB. 2010. Grizzly bear movements relative to roads: application of step selection functions. *Ecography* 33:1113–1122.

Rubenstein DI. 2016. Anthropogenic impacts on behavior: the pros and cons of plasticity. *Conserv. Behav. Appl. Behav. Ecol. Wildl. Conserv. Manag.* 21:121.

Sattenspiel L, Lloyd A. 2009. *The geographic spread of infectious diseases: models and applications*. Princeton University Press. [accessed 2016 Oct 16]

Stankowich T. 2008. Ungulate flight responses to human disturbance: A review and meta-analysis. *Biol. Conserv.* 141:2159–2173.

Taylor AR, Knight RL. 2003. Wildlife Responses to Recreation and Associated Visitor Perceptions. *Ecol. Appl.* 13:951–963.

Thurfjell H, Ciuti S, Boyce MS. 2014. Applications of step-selection functions in ecology and conservation. *Mov. Ecol.* 2:4.

Tuytens FAM, de Graaf S, Heerkens JL, Jacobs L, Nalon E, Ott S, Stadig L, Van Laer E, Ampe B. 2014. Observer bias in animal behaviour research: can we believe what we score, if we score what we believe? *Anim. Behav.* 90:273–280.

Watson M, Aebischer NJ, Cresswell W. 2007. Vigilance and fitness in grey partridges *Perdix perdix*: the effects of group size and foraging-vigilance trade-offs on predation mortality. *J. Anim. Ecol.* 76:211–221.

Zoderer BM, Tasser E, Erb K-H, Stanghellini PSL, Tappeiner U. 2016. Identifying and mapping the tourists' perception of cultural ecosystem services: A case study from an Alpine region. *Land Use Policy* 56:251–261.

Table 1. Definition of day periods per hours of the day (in UTC) depending on circadian activity rhythm (Darmon et al. 2014, and see appendix), presence of hikers (see Fig. 2) and daylight.

Period	Night1	Safe1	Hiker1	Hiker2	Hiker3	Safe2	Night2
Hours UTC	0-3	3-6	6-10	10-15	15-18	18-20	20-24
Hikers	No	No	+	+++	+	No	No
Daylight	No	Dawn	Yes	Yes	Yes	Dusk	No
Activity	Low	Medium	High	Medium	Medium	High	Low

Figure Legends

Figure 1. Study site (the dashed line marks the limit of the National Game and Wildlife Hunting Reserve), hiking trails (in red), and range areas of GPS-marked females included in our study (black line, grey filling).

Figure 2. Average number of hikers (in green) and mean distance to trails of all GPS-fixes (in black) per hour of the day.

Figure 3. Elevation (a), slope (b), exposure (c) and habitat type (d) distributions in pixels (25 x 25m) crossed by hiking trails (dark bars) and used by chamois (light bars).

Figure 4. Between Principle Component Analysis of habitat characteristics at chamois locations with hours as a factor. (a) Points represent average values of the two first axes of the Between-PCA per hour with colors corresponding to day periods (details Table 1). (b) Correlation circle shows contributions of habitat variables on the two first axes of the between-PCA. (c) as in (a) for axis 1 and 3 of the between-PCA. (d) as in (b) for axis 1 and 3 of the the between-PCA. Slope : slope in degree; Elevation : elevation in meter; South : North/South gradient (between 0 and 1 : 1= 100% south, 0= 100% north); East : West/East gradient (between 0 and 1 : 1= 100% East, 0= 100% West); visibility : visibility from trails calculated using line of sight analysis (e.g. Benoist et al. 2013) with a 500 meter threshold beyond which visibility was considered as null; D.trail : ; D.close : distance to hiking trail; D.rock : distance to rocky areas, Sesleria : dummy variable (1: located in Sesleria swards, 0 : located in other habitat).

Figure 5. Odd ratio, i.e. probability to move away from the hiking trail (estimated from the Step Selection Function) for each step depending on the initial distance from the trail and hour of the day. Color codes refer to periods of the day as in Figure 4 (details in Table 1).

Figure 6. Speed (for a fixed 20 mn duration; log transformed) for each period of the day and whether steps are towards (left panel) or away from (right panel) hiking trails as a function of the initial distance from the hiking trail. Color codes refer to periods of the day as in Table 1.

Figure 7. Speed (for a fixed 20 mn duration; log transformed) for 3 initial distances from the hiking trail (50 m: left panel, 500 m: middle panel, and 1000m: right panel) depending on period of the day, and whether steps were towards (black) or away from (red) hiking trails. Color codes refer to periods of the day as in Figure 4 (details in Table 1).

Figure 1.

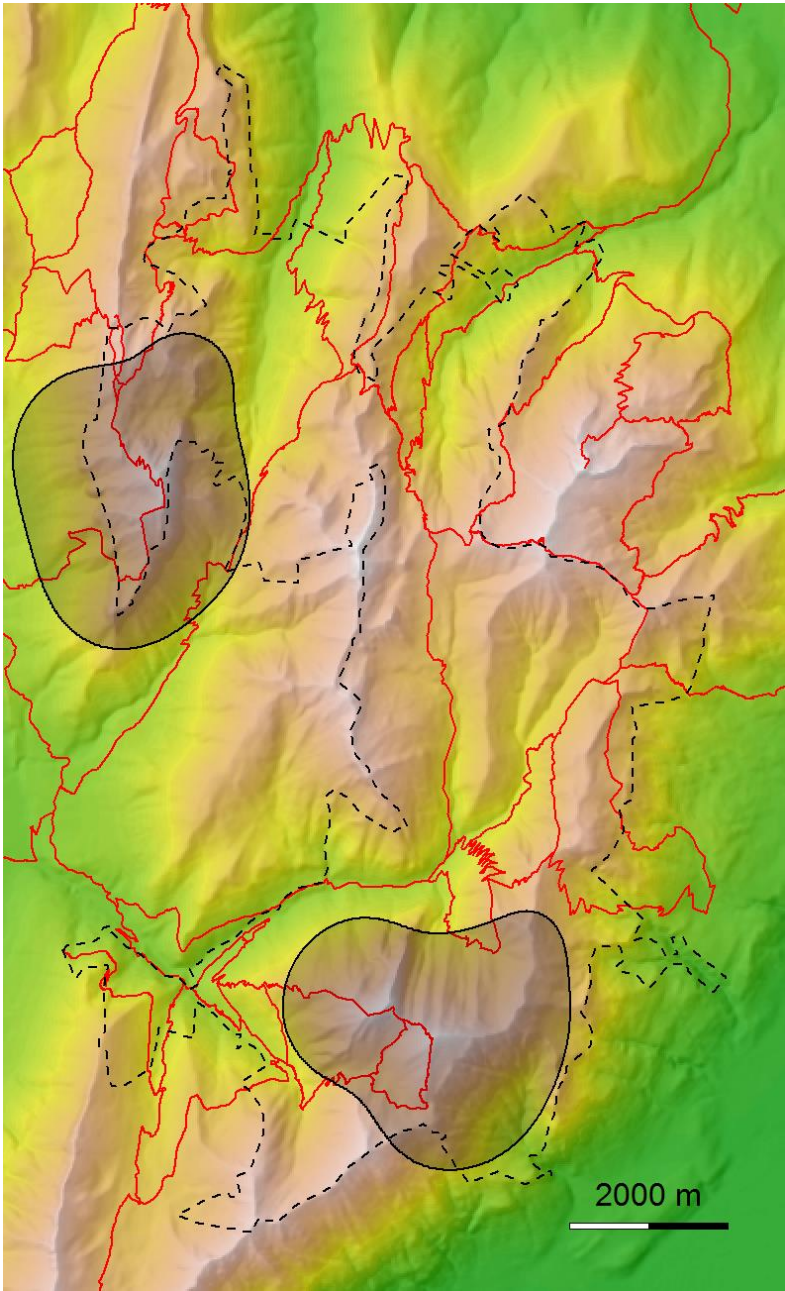


Figure 2.

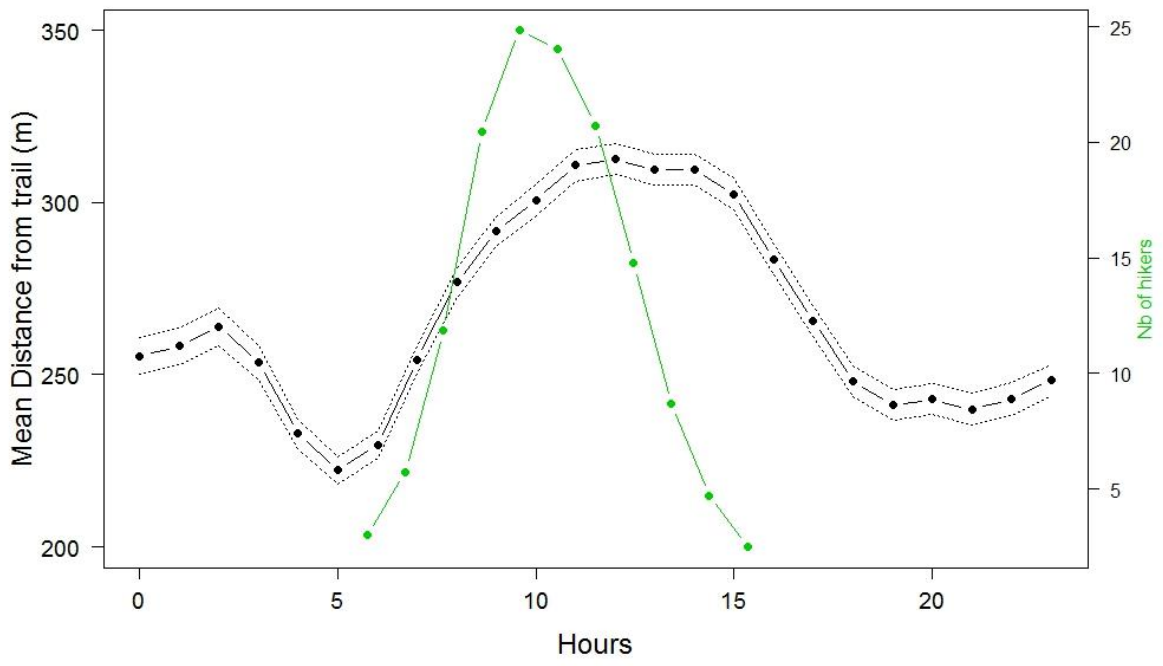


Figure 3

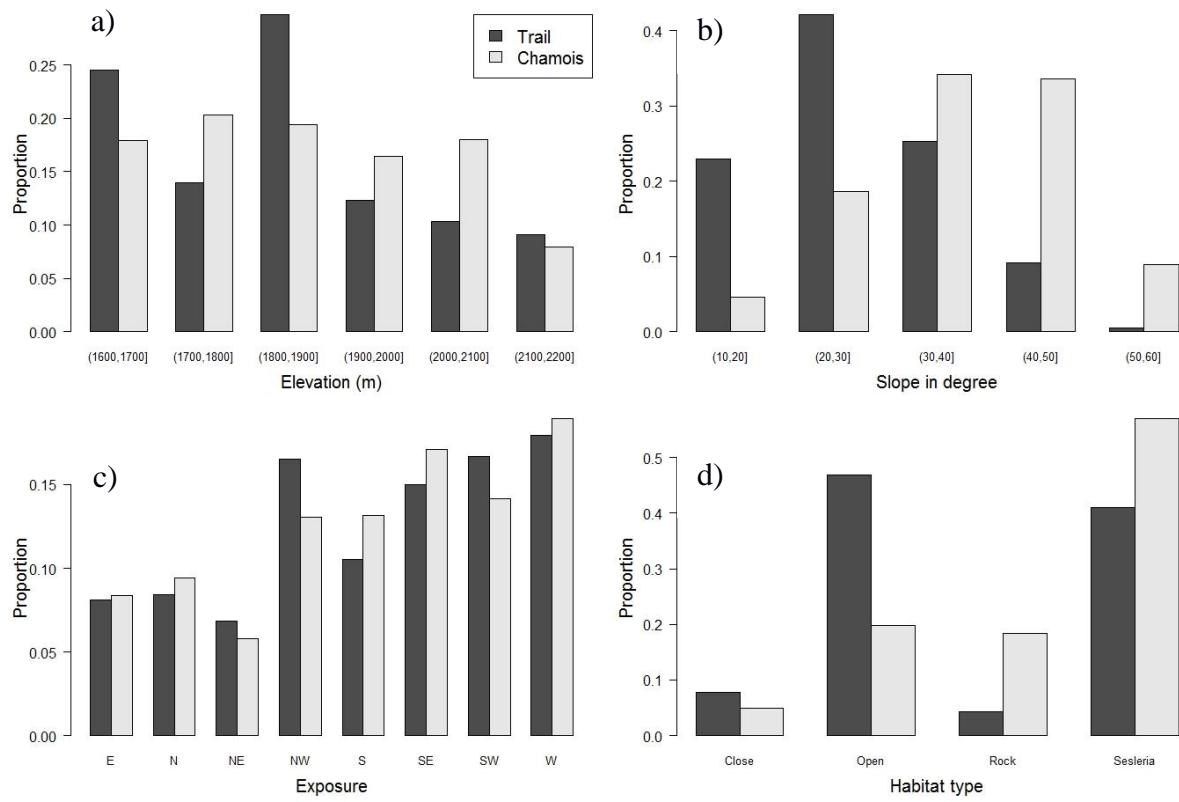


Figure 4.

**

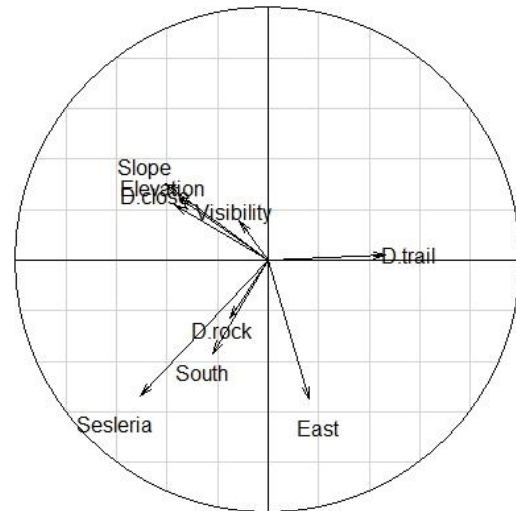
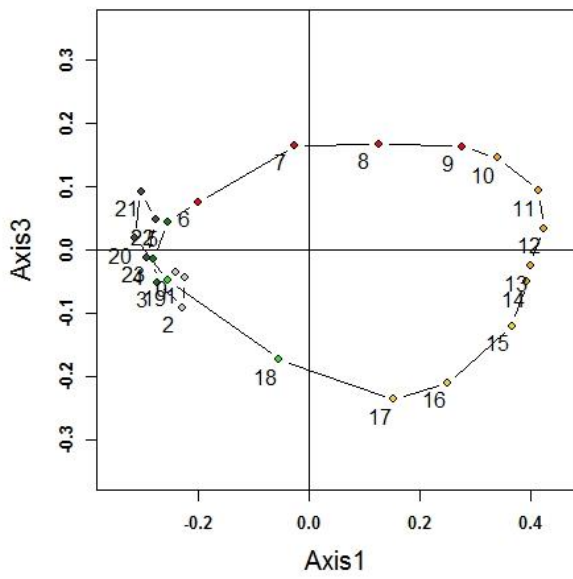
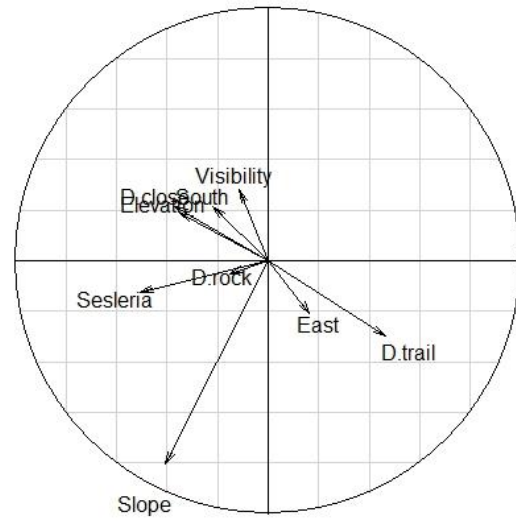
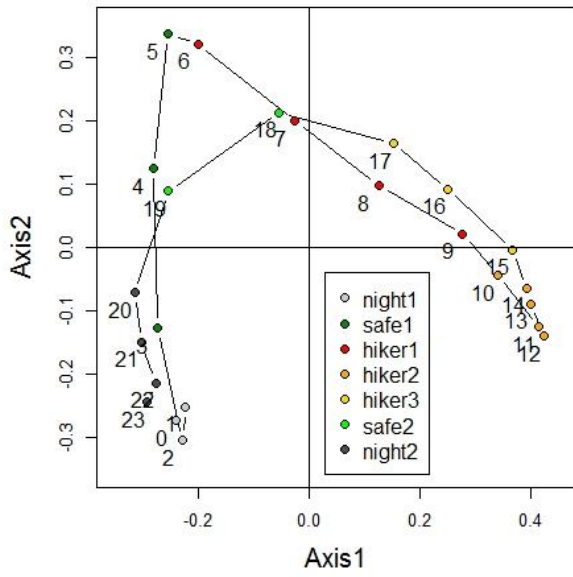


Figure 5.

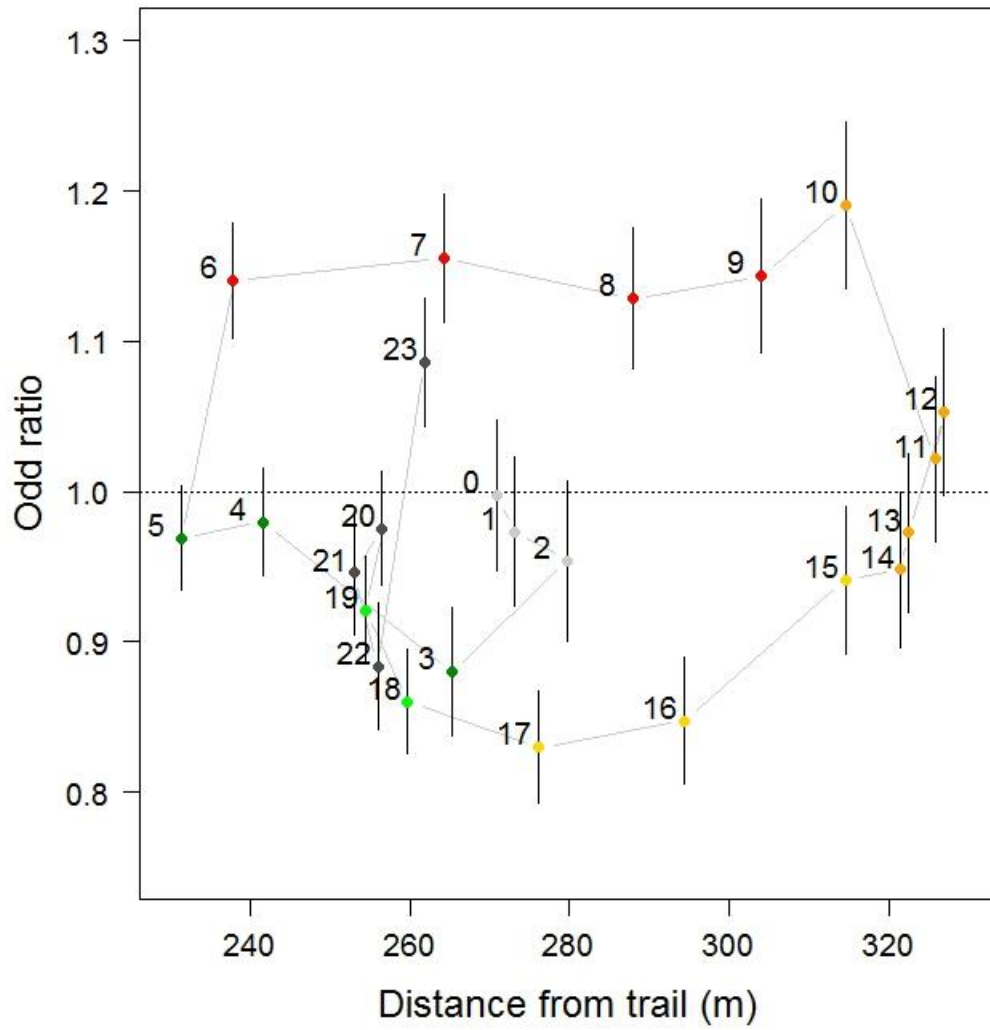


Figure 6.

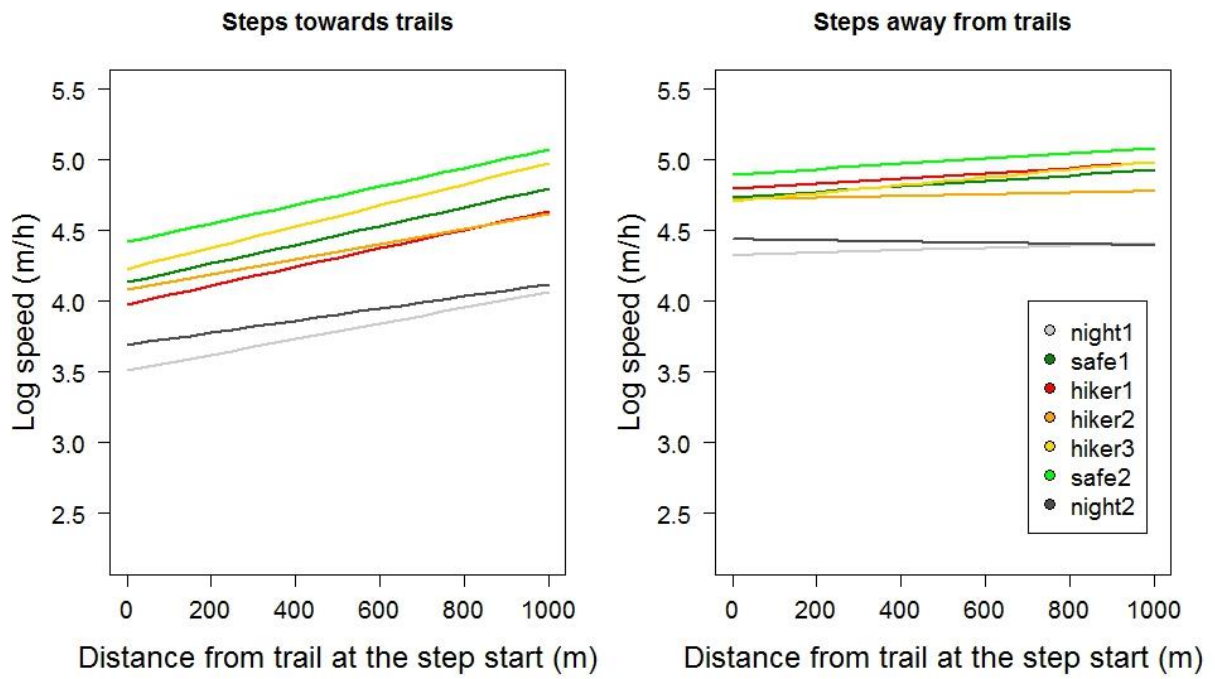
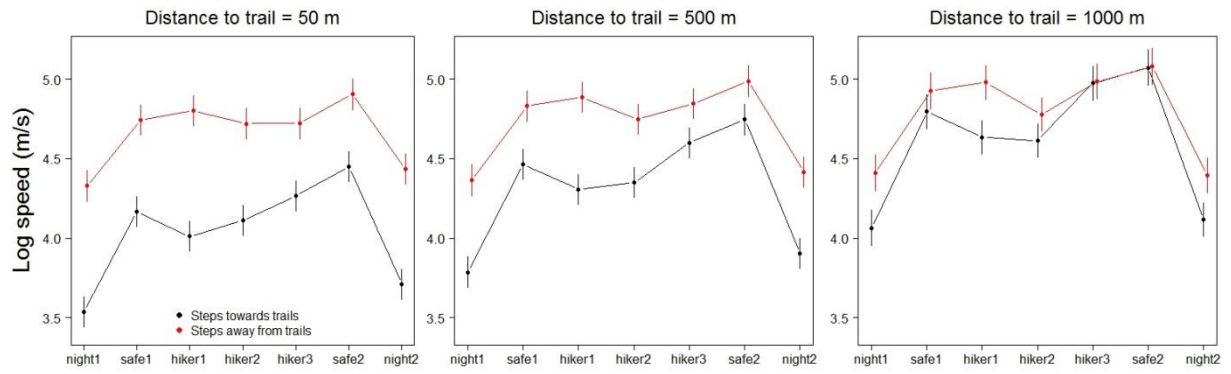


Figure 7.



Appendice : Fig. 2 from Darmon et al. 2014.

Right panel corresponds to circadian rhythm patterns in July as studied here. Colors corresponds to periods of the day defined in Table 1.

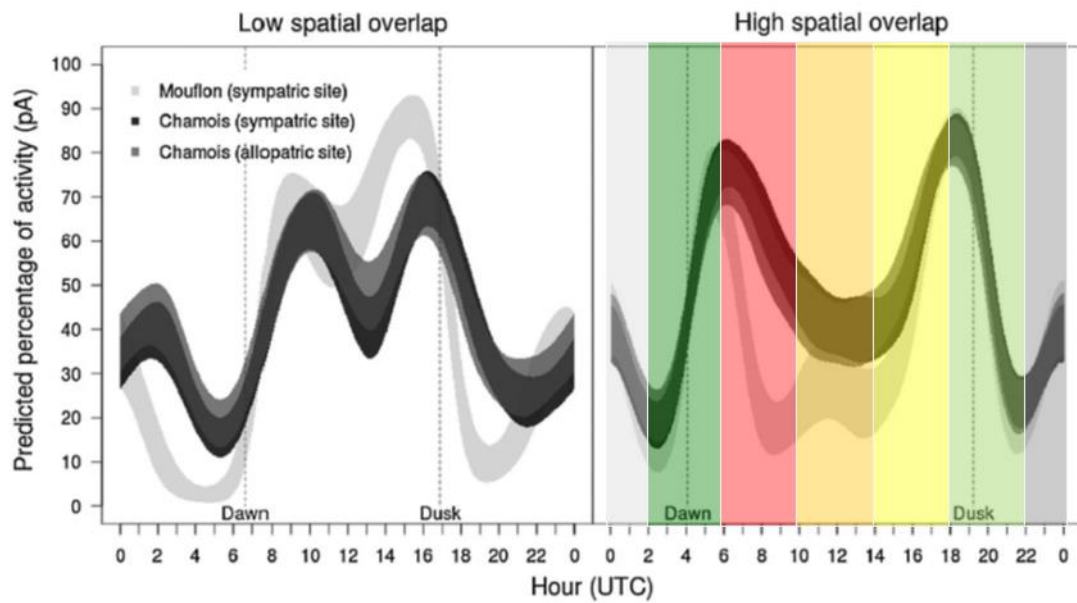


Figure 2. Daily activity patterns of chamois in allopatry, of chamois in sympatry with mouflon, and of mouflon, in January when the spatial overlap of mouflon on chamois was minimal (6% of 319.08 ha; left) and in August, whereas it was maximal (34% of 245.79 ha; right). The thickness of the curves corresponds to the predicted value (\pm SE). UTC, coordinated universal time.

Chapitre 9

Autres dérangements, autres problématiques : résultats préliminaires

2.1. Le ski de randonnée : dérangement lors d'une période difficile

Contexte et problématique

Les sports de nature hivernaux, comme le ski de randonnée et la raquette, qui se sont fortement développés ces dernières années, posent la question du dérangement dans un contexte particulier : l'hiver. Durant cette période, les milieux de montagnes deviennent des environnements où la survie de la faune sauvage est mise à rude épreuve. La présence d'un couvert neigeux accompagné de températures basses pendant plusieurs mois entraîne des coûts énergétiques supplémentaires pour la thermorégulation (Parker and Robbins 1984) et les déplacements (Parker et al. 1984, Richard et al. 2014) et limite (voire empêche) l'accès à la nourriture particulièrement pour les herbivores (Dussault et al. 2005, Ossi et al. 2014). De nombreuses espèces animales ont d'ailleurs mis en place des tactiques d'évitement ou d'atténuation de ces contraintes hivernales, comme la migration (e.g. avec le chevreuil, Gaudry et al. 2015), l'hibernation (e.g. chez la marmotte, Arnold 1988, Geiser and Ruf 1995) ou la construction d'igloo (e.g. chez le tétra lyre, Arlettaz et al. 2007). Pour les animaux qui endurent ces contraintes, le comportement spatial au travers du processus de sélection de l'habitat revêt un intérêt vital pour la survie des individus. A titre d'exemple, Lovari et Cosentino (1986) ont décrit à partir d'observations visuelles que les chamois utilisent plus les expositions chaudes et abritées du vent en hiver que pendant l'été.

La présence humaine sur les sites d'hivernage des animaux peut donc avoir des conséquences importantes sur la survie des individus et la pérennité des populations. Cela a été démontré pour les infrastructures des stations de ski (Patthey et al. 2008, Buffet and Dumont-Dayot 2013). Plus récemment, les sports de pratique libre ("outdoor") connaissent un fort succès induisant une présence humaine de plus en plus importante dans des milieux

naturels habituellement peu anthropisés, qu'ils aient, ou non, un statut de protection. Le risque de dérangement dans ces zones plus "sauvages" est alors accru. Il convient donc, pour identifier les dérangements potentiels, de connaître à la fois le comportement spatial des animaux et celui des pratiquants pour caractériser les ressources (topographique, orographique) que chacun sélectionne, et déterminer les habitats de rencontre potentielle.

Jusqu'à présent, peu d'informations étaient disponibles sur ces sports "outdoor", qui se pratiquent sur de très larges espaces et sont difficiles à encadrer de par l'absence d'infrastructure nécessaire à leur pratique. Pendant l'hiver 2015, nous avons donc équipé 84 skieurs de GPS (protocole décrit en section 7.2) afin de caractériser la dynamique spatiale et temporelle des pratiquants de sports hivernaux. A partir de ces trajectoires, comme pour les randonneurs, une cartographie de l'utilisation du milieu naturel sur nos sites d'étude a été créée, pour l'instant de façon descriptive (Figure 1). Des analyses plus poussées de ces trajectoires, corrigées pour les erreurs de localisations, permettront d'identifier les zones de rencontres potentielles et les sections de trajectoires les plus susceptibles d'entraîner des réponses comportementales. Les sociologues de l'EDYTEM, dans le même temps, travaillent à établir une typologie des différents pratiquants en fonction de leurs motivations, attentes et connaissance du site et de la faune, qui sera à mettre en relation avec les trajectoires obtenues.

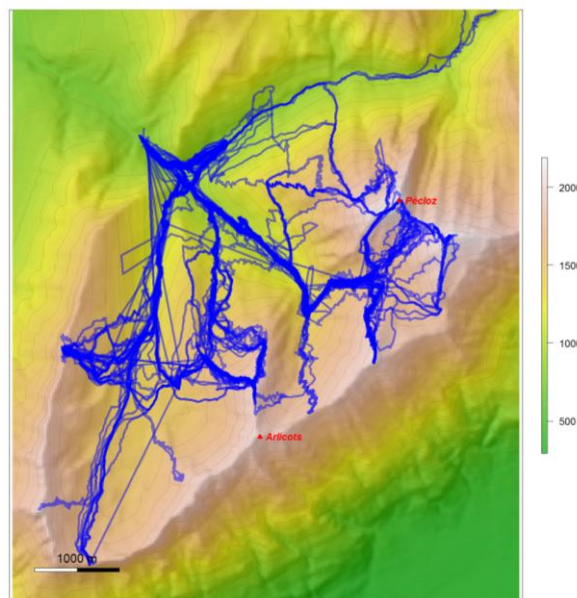


Figure 1 : Cartographie des trajectoires de skieurs de randonnée (en bleu) sur le site d'Armène l'hiver 2015 (n=84)

Néanmoins, comme pour les randonneurs en été, il est impossible de quantifier l'intensité de la fréquentation hivernale sur l'ensemble du massif et tout au long de la journée avec des GPS en raison de la surface à couvrir, le refus probable d'un certain nombre de pratiquants, et le nombre de GPS et de personnes que cela impliquerait. Comme les sports

d'hiver sont très dépendants des conditions climatiques locales en raison des dangers que représente la montagne (notamment les avalanches en hiver), nous avons comme objectif de modéliser la fréquentation du site par les skieurs et raquettes en fonction des conditions d'enneigement quotidiennes. Par ailleurs, la neige est le facteur crucial qui va influencer directement l'utilisation de l'espace par les chamois et les sportifs. Nous faisons en effet l'hypothèse que les chamois vont sélectionner les zones où le manteau neigeux est fin, inexistant, ou dense, afin de faciliter les déplacements alors que les pratiquants devraient sélectionner les pentes fortement enneigées pour leur descente. Les deux parties devraient aussi éviter les zones avalancheuses (pente $>30^\circ$ enneigées). Nous avons donc établi une collaboration avec le Centre d'Etude de la Neige de Grenoble (CEN), qui a développé un outil d'analyse permettant de modéliser le manteau neigeux (SAFRAN-CROCUS-MEPRA, Lafaysse et al. 2013). Cet outil nous permettra de connaître spatialement et temporellement la qualité de la neige, qui servira de covariable dans les analyses de sélection de l'habitat.

Comme la qualité de la neige pour le ski de randonnée reste malgré tout difficilement quantifiable, nous avons également cherché un indice indirect de fréquentation qui puisse nous informer sur les conditions de neige et de climat pour la pratique du ski. Pour cela, nous avons récupéré l'ensemble des messages postés sur les forums spécialisés dans le ski de randonnée (tel SkiTour). Le travail d'analyse des relations entre variables climatiques classiques (température, précipitation), variables issues du CEN, et des indications provenant des sites de ski de randonnée reste à réaliser, de même que la mise en relation de ces données avec le comportement spatial des chamois équipés de GPS.

Dérangement temporel : résultats préliminaires

Le croisement de l'ensemble des jeux de données (chamois, skieurs, neige) n'a pu être réalisé durant la thèse. Néanmoins, des analyses préliminaires sur les caractéristiques des trajectoires des chamois ont déjà été faites afin de tester la présence d'une réponse temporelle comportementale. Les skieurs étant en grande partie des habitants des communes du massif des Bauges ou avoisinant, ils sont plus susceptibles de venir pratiquer leur course le week-end. Nous avons donc testé l'hypothèse que les animaux sont plus dérangés les week-end que les jours de la semaine, ce qui devrait se traduire en terme de déplacement par des distances et des dénivelés parcourus plus importants en période de dérangement.

Dans cette analyse, réalisée sur 80 chamois femelles équipées de GPS entre 2004 et 2014 (Tableau 1), la fréquence d'enregistrement des localisations est de 20mn sur 24h, les dimanches, lundis ou mardis (selon les programmations) de janvier à mars.

Tableau 1 : Nombre de chamois équipés de GPS par années

Année	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014
N	5	7	6	7	10	6	12	9	7	9	2

Pour tester notre hypothèse, nous avons réalisé deux modèles mixtes avec comme variables réponses le dénivelé ou la distance parcourue en 24h. La date julienne et le jour de la semaine sont les effets fixes; l'identité de l'individu et l'année les effets aléatoires.

Dans les deux cas, les animaux ont parcouru 20% de plus en dénivelé (+ 129 m) et 14% (+127 m) de distance en plus les dimanches en comparaison des lundis et mardis (Figure 2). Ces résultats, bien que non directement reliés à l'activité des skieurs et non spatialisés en fonction de la localisation relative des chamois par rapport à ces derniers, démontrent un changement de comportement corrélé à une périodicité propre aux activités humaines. Il reste donc à approfondir les réponses comportementales des chamois en étudiant l'impact des conditions météorologiques, les déplacements spatiaux des pratiquants, et la localisation des domaines vitaux des chamois par rapport aux zones dérangées par les skieurs, pour déterminer si la cause du changement de comportement des chamois résulte effectivement de l'activité des sportifs. En outre, les capteurs de mouvement dans les colliers GPS, qui permettent d'estimer indirectement le niveau d'activité des animaux, nous renseigneront également de façon fine sur l'impact du dérangement sur le rythme d'activité des animaux, comme cela a pu être réalisé sur le mouflon par exemple (Marchand et al. 2014).

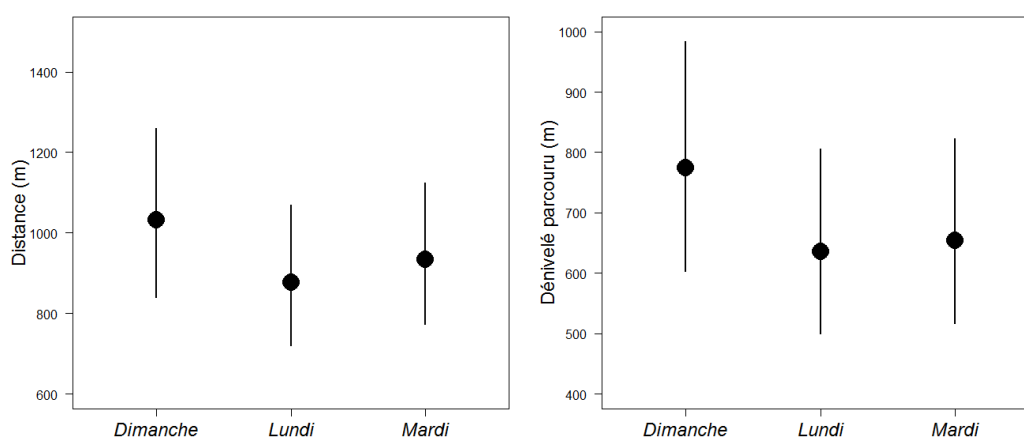


Figure 2 : Distance (à gauche) et dénivelé (à droite) parcourus par les femelles chamois (n=80) selon le jour de la semaine.

2.2. La chasse : perception complexe pour les animaux

La chasse dans la RNCFS

La Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage (RNCFS) est un lieu d'expérimentations important pour la gestion cynégétique en France. Dès 1982, soit 7 ans avant leur généralisation nationale, un plan de chasse visant à limiter les prélèvements de chamois en fonction de leur abondance a été mis en place à la création d'un Groupement d'Intérêt Cynégétique (GIC) sur la RNCFS et sa proche périphérie (Unité de gestion des Hautes-Bauges, 14 513 hectares dont 13 300 favorables au chamois, Houssin 1987, Maillard et al. 2014).

Historiquement, les quotas de prélèvements (nombre d'animaux tirés) s'appuyaient sur les comptages exhaustifs de la population de l'année précédente. Mais la complexité de mise en œuvre, le manque de justesse et la faible précision des résultats (Houssin et al. 1994) ont convaincu les gestionnaires de développer des méthodes alternatives plus simples et plus fiables, et formalisées dans les années 1990, sous forme du concept d'Indicateur du Changement Ecologique (Cederlund et al. 1998, Morellet et al. 2007). Ce concept repose sur le principe que la gestion d'une population dans son milieu est basée, non pas uniquement sur les variations de son abondance, mais sur l'équilibre entre des caractéristiques du milieu et la ou les populations d'ongulés présentes. Concrètement, au lieu de réaliser un comptage exhaustif, trois indices sont maintenant mesurés annuellement (Maillard et al. 2014) afin d'estimer (1) les variations relatives d'abondance de la population (méthode IPS pour le chamois ; Loison et al. 2006), (2) la performance physique des animaux (masse des chevreaux pour le chamois ; Garel et al. 2011) masse des chevreaux pour le chamois ; Garel et al. 2011) et (3) leur pression sur la flore (pas d'indicateur validé chez le chamois ; voir Morellet et al. 2001 chez le chevreuil). Ces dernières années, une centaine de chamois sont prélevés chaque année sur la RNCFS qui est divisée en plusieurs secteurs au sein desquels la pression de chasse varie suivant les objectifs de recherche et de gestion.

Une des particularités de la RNCFS est sa vocation pédagogique pour la chasse à l'approche. Depuis 1996, une école de chasse propose des formations à la pratique de la chasse des ongulés en montagne et à la connaissance de la biologie de ces espèces et de leur gestion. Elle accueille annuellement une centaine de chasseurs d'autres régions de France ou d'autres pays (notamment Suisse, Italie, Allemagne, Écosse et États-Unis). Cinq types de stages organisés par l'ONF sont mis en place chaque automne : « découverte » sur 2 jours, «

pratique » sur 4 jours, « technique » sur 5 jours, « jeunes chasseurs des Fédérations 73/74-GIC » sur 2 jours et « jeunes chasseurs au niveau national » sur 3 jours. Lors de ces stages, les jours chassés s'étalent entre le mardi et le vendredi.

La grande majorité des réalisations du plan de chasse du GIC des Bauges est accomplie lors de ces stages, alors que les autres tirs sont effectués par des chasseurs du G.I.C. des Bauges et différents détenteurs du droit de chasse (ONCFS, ONF et privés). Ce type de chasse à l'approche, encadrée et de petit effectif (2-3 personnes), permet aux gestionnaires (ONF, ONCFS) d'avoir un contact privilégié avec les chasseurs, et de récolter des données précieuses pour la recherche scientifique, telles que les mesures biométriques (masse, taille des cornes et tarse), les échantillons biologiques et la localisation des tirs (pour une valorisation de ces données, voir par exemple: Garel et al. 2009, 2011, Redjadj et al. 2014).

Les différentes perceptions de la chasse : résultats préliminaires

Durant cette thèse nous avons exploré l'interaction chasseur/chamois au travers des différents aspects de la perception des animaux. Nous avons en effet cherché à évaluer quelle était la perception du chasseur par le chamois: a-t-il conscience ou non de la létalité de cette activité, qui se traduit par des réponses comportementales particulièrement fortes ?

La chasse est en effet une des rares activités humaines qui représente un danger direct pour l'espèce chassée au même titre qu'un prédateur naturel. A partir des tirs datés et localisés des chasseurs (voir ci-avant), nous avons donc dressé les cartes annuelles (depuis 2006) des densités de tirs, qui peuvent être interprétées comme les cartes du risque réel pour les animaux, i.e la probabilité de se faire tuer par un chasseur (Figure 3). Un examen rapide de ces cartes montre que les tirs sont concentrés sur certains secteurs et majoritairement en milieu ouvert. Il y a donc un gradient d'intensité de chasse entre les secteurs très chassés comme Curtillet et les secteurs exempt de chasse comme Armène (alpage de 300 ha mis en défend depuis la fin des années 1990).

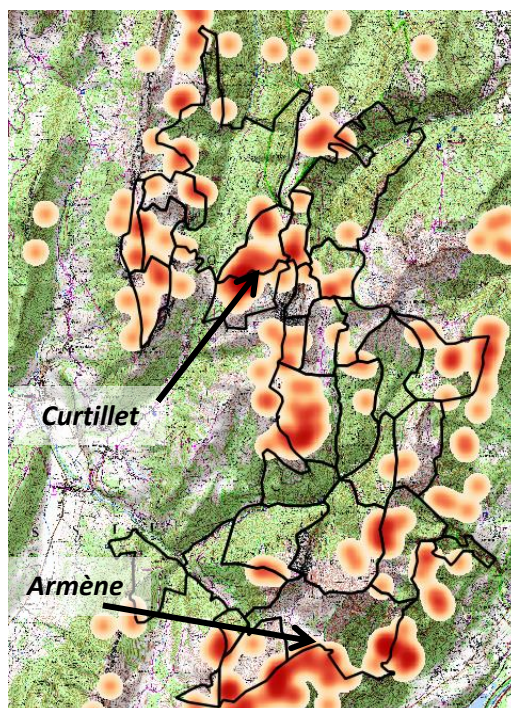


Figure 3 : Densité de tirs dans le réserve et sa périphérie en 2006 (kernelUD 95%, N>300, source OGFH¹). Plus le rouge est foncé, plus la densité de tir est importante. Les limites en noir représentent les secteurs de chasse de la RNCFS.

Le biais de cette carte est qu'elle ne représente que la réalisation du chasseur, i.e. une fois celui-ci posté en bonne position pour tirer (et autorisé par le guide accompagnateur dans le cadre des stages de formation). Avant cette ultime phase, le chasseur doit détecter l'animal à cibler et accomplir une phase d'approche sans se faire à son tour détecter par "sa proie". La visibilité joue dans ce cas un rôle primordial.

Nous avons donc tenté de recréer ces cartes de visibilité pour chacun des acteurs de ce jeu de chat et de souris. La visibilité prend en compte la topographie du milieu naturel, mais aussi la hauteur du couvert végétal. En forêt, la visibilité est considérée nulle. Ainsi du côté des chasseurs, nous avons calculé la visibilité qu'ils ont tout le long des trajectoires récoltées par GPS-tracer (voir chapitre 7, section 7.2, **Figure 4**). Nous avons aussi calculé cette visibilité depuis les sentiers de randonnées pour différencier l'effet randonneur et l'effet chasseur (**Figure 5**). Du point de vue des chamois, nous avons calculé la visibilité totale (nombre de pixels vus) en tout point du massif (**Figure 6**).

¹ OGFH : Observatoire Grande Faune et Habitats

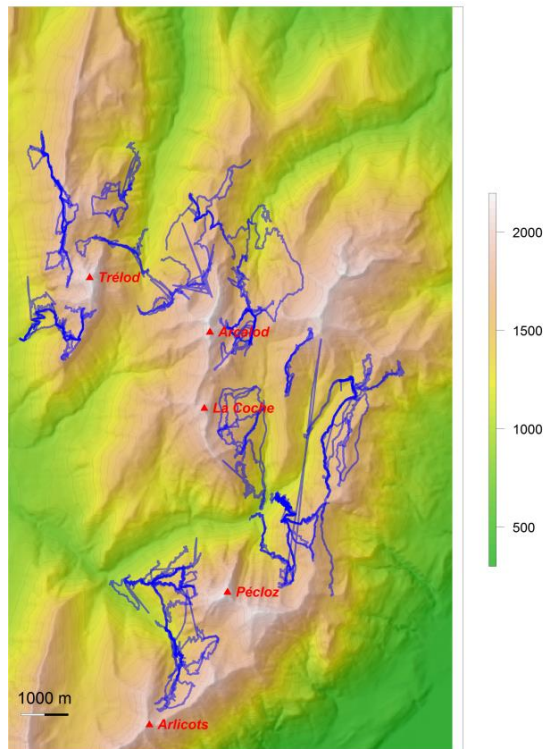


Figure 4 : Trajectoires des chasseurs en 2014 (en bleu, données issues du programme de recherche « sports de nature et faune sauvage », N= 68).

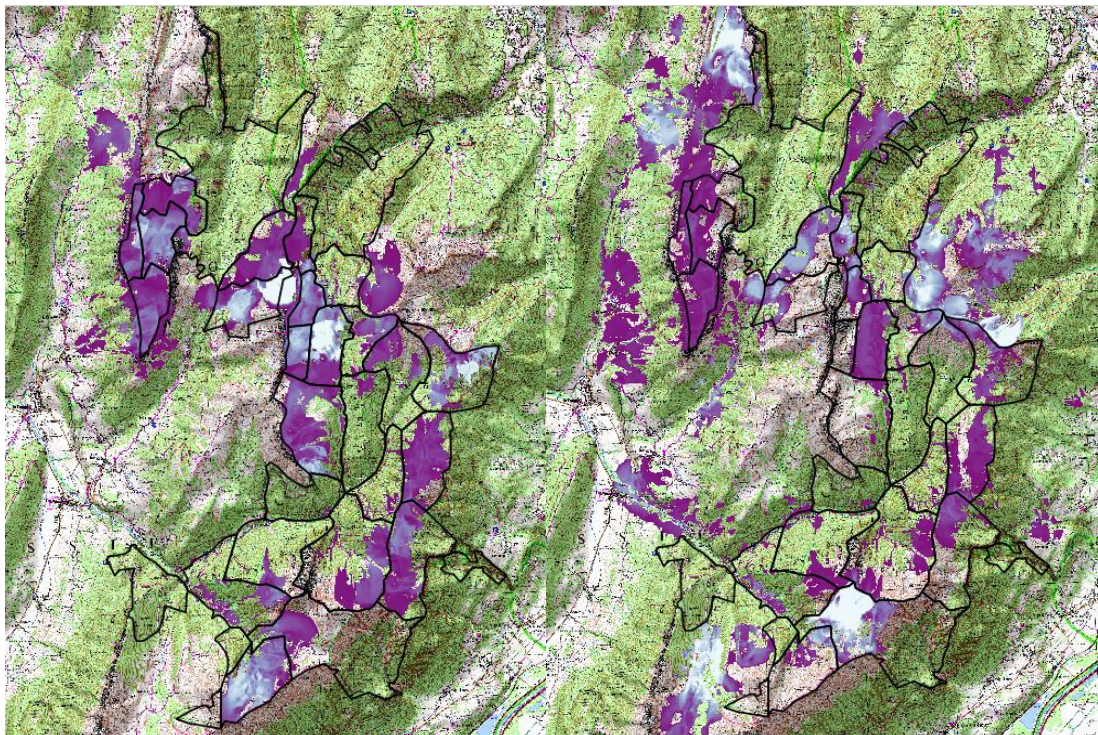


Figure 5 : Visibilité depuis les trajectoires des chasseurs (à gauche) et Visibilité depuis les sentiers de randonnée (à droite). L'intensité du violet sur chaque pixel augmente avec le nombre moyen de fois où il est vu depuis les trajectoires (ou les sentiers). Les limites en noir représentent les secteurs de chasse de la RNCFS.

Nous avons ensuite testé si ces différents paysages de perception influençaient les mouvements des chamois à l'échelle de la trajectoire sur 24h. Notre hypothèse était que les chamois qui ont un domaine vital automnal plus exposé à l'activité de chasse (à la fois à la densité de tirs et la détection par les chasseurs) parcourent plus de distance et de dénivelé dans la journée en raison du dérangement et ce uniquement les jours chassés (mardi au vendredi).

Nous avons donc calculé les distances et dénivelés parcourus sur 24h (fréquence des localisations à 20 mn) les dimanches et mardi (seuls ces jours étaient suffisamment représentés entre toutes les programmations des GPS) pour 60 femelles de chamois. Nous avons discrétisé la densité de tir, et les perceptions en 3 catégories (faible, moyenne et forte) et avons estimé la proportion de chaque catégorie dans le domaine vital de chaque animal (kernel 95%).

Nous avons réalisé deux modèles mixtes avec comme variables réponses le dénivelé ou la distance parcourue en 24h. Les proportions dans le domaine vital de la catégorie "forte" pour les perceptions et la densité de tir en interaction avec le jour de la semaine (mardi ou dimanche) étaient les effets fixes (ainsi que la pente et l'altitude moyenne du domaine vital pour corriger les biais de la topographie); l'identité de l'individu, le secteur de chasse et l'année les effets aléatoires.

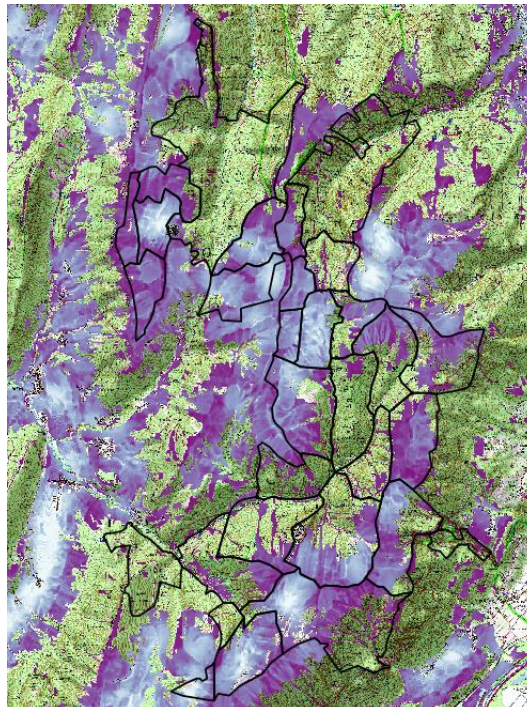


Figure 6 : Visibilité totale sur la RNCFS et périphérie. L'intensité du violet sur chaque pixel représente le nombre de fois où celui-ci est vu depuis les autres pixels dans une limite de 500m. Les limites en noir représentent les secteurs de chasse de la RNCFS.

Après une sélection de modèle basé sur l'AIC, seul le jour de la semaine avait un effet significatif sur la distance ou le dénivelé (les 2 variables réponses étant corrélées) : le

dimanche, jour considéré comme non chassé, les animaux parcourent plus de dénivelé et plus de distance, ce qui correspond à la réponse inverse à notre hypothèse de départ (Figure 7). Les variables reliées à l'intensité de chasse n'explique aucunement les caractéristiques des trajectoires des chamois (proportion de catégorie de perception et de densité de tir dans le domine vital).

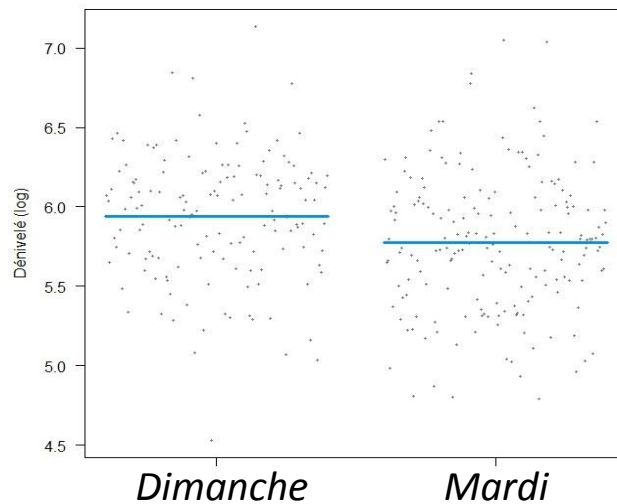


Figure 7 : Dénivelé parcouru en 24h par les chamois en fonction du jour de la semaine (Dimanche : non chassé, mardi : chassé)

Nous interprétons ces résultats de la manière suivante. Premièrement, l'activité des randonneurs, bien que moindre par rapport à l'été, continue pendant la période de chasse (tant que la neige ne couvre pas le sol) et devient donc confondante avec l'activité de chasse. Nous pouvons supposer que le dimanche, il y a plus de randonneurs dans le milieu naturel que de chasseurs pendant les jours de semaine, d'où une réponse plus importante le dimanche. Nous avons en effet déjà démontré que les chamois s'éloignent des sentiers en fonction de l'activité des randonneurs (article 4). Ce résultat se retrouve donc ici sous la forme de distance et dénivelé cumulé sur 24h. Le fait que la chasse à l'approche pratiquée dans la réserve soit une activité discrète (hormis le bruit du tir) réalisée en petit groupe doit minimiser le dérangement occasionné sur la faune sauvage.

Néanmoins, d'autres biais peuvent bruite le signal de réponse dans notre analyse. Tout d'abord, la définition des jours chassés ou non chassés n'est pas aussi claire que le laisse supposer notre contraste « dimanche vs mardi ». Même si la majorité des tirs effectués pendant les stages de chasse ont bien lieu en semaine (lundi compris), il semble d'après les données de tir que tous les jours de la semaine puissent être chassés. Ceci rend cette activité difficilement prévisible pour les animaux (et pour nous aussi!). Un autre point important est la

perception de la détonation du coup de feu par les chamois. Il n'existe aucune étude qui nous indiquerait la distance à laquelle ce bruit serait entendu par l'animal, ni la sensibilité et la manière dont ils y réagissent. Dans notre analyse nous avons pris comme indice la densité de tir dans le domaine vital mais avons omis les tirs limitrophes qui pourraient aussi avoir un effet. Ainsi les animaux résidents dans le secteur d'Armène, qui est non chassé, subissent peut être autant les effets du dérangement que leurs congénères dans les autres secteurs voisins (comme cela a été démontré chez le mouflon ; Marchand et al. 2014).

Les effets indirects de la chasse ont été mis en lumière chez d'autres espèces de grands ongulés (chez le sanglier par Tolon et al. 2011, Said et al. 2012, chez le mouflon par Marchand et al. 2014). Néanmoins dans ces 2 cas, le type de chasse est une chasse en battue avec la présence de chiens, une pratique qui est donc nettement plus bruyante et perturbante pour les animaux.

Nos recherches sur le thème de la chasse, pour l'instant plutôt exploratoires (malgré le temps qui leur a été consacré), nous ont permis de comprendre la complexité de cette activité, à défaut d'aboutir à des résultats exploitables clairs. Il reste donc à mieux caractériser la chasse spatialement (effet des tirs) et temporellement (fréquence du dérangement) avant d'en étudier les conséquences non-létales sur la faune.

Partie IV

Conclusion générale et perspectives

Chapitre 10

Synthèse des résultats, implications pour la gestion et perspectives

Dans ce manuscrit, nous avons pour objectifs d'améliorer les connaissances sur le comportement spatial des grands herbivores, en particulier le processus de sélection de l'habitat, afin d'aider à résoudre le difficile objectif de concilier, dans un environnement commun, les populations de grands herbivores sauvages avec un développement raisonné des activités humaines de nature. Nous avons vu ensemble au chapitre 2 que la sélection de l'habitat d'un animal repose sur un choix multi-critères et multi-échelles (hiérarchisées) qui vise à maximiser sa contribution génétique aux générations futures par son succès reproducteur (la valeur sélective). Les animaux cherchent ainsi en permanence le meilleur compromis parmi de nombreuses contraintes intrinsèques et extrinsèques (détaillées au chapitre 2). En particulier, nous nous sommes intéressés à la sélection d'habitat du chamois (uniquement les femelles) en prenant en compte son paysage alimentaire et son paysage de la peur dans la Réserve National de Chasse et de Faune Sauvage (RNCFS) du massif des Bauges. Dans ce chapitre, nous allons faire la synthèse des résultats détaillés dans les Parties II et III avant de les discuter de manière intégrée. Nous essaierons ensuite de mesurer les implications de notre travail pour la gestion des populations de chamois et plus généralement des grands herbivores et de leurs territoires. Nous terminerons ce travail de synthèse sur les perspectives de recherche à partir des nouvelles connaissances développées dans ce manuscrit.

10.1. L'importance de la sélection des ressources alimentaires

Dans un premier temps, nous nous sommes intéressés au comportement alimentaire du chamois, car l'alimentation est le premier besoin des animaux pour survivre et se reproduire. Les trois articles constituant la partie II du manuscrit nous montrent l'importance de la sélection des ressources alimentaires chez le chamois. Suivant les prédictions de la théorie de l'approvisionnement optimal (Emlen 1966, MacArthur and Pianka 1966, Stephens and Krebs 1986), nous avons en effet démontré que ces ongulés font le choix d'utiliser les patches d'alimentation leur offrant le meilleurs compromis entre quantité et qualité de fourrage (articles 1 et 2). Cependant, derrière ce constat relativement simple, nous avons compris qu'il se cache un processus complexe de choix prenant en compte de nombreuses variables biotiques et abiotiques. En premier lieu, le régime alimentaire du chamois, résultant de ses besoins énergétiques, eux même dépendant de sa masse et de ses capacités digestives (Geist 1974, Hofmann 1989, Clauss et al. 2010), contraint ce dernier à ne se nourrir que d'une part relativement restreinte de la végétation disponible. Nous démontrons d'ailleurs dans l'article 1, que ne pas prendre en compte le régime alimentaire d'une espèce sélective de type "intermédiaire" (selon Hofmann 1989), comme l'est le chamois, empêche de correctement appréhender son processus de sélection des ressources alimentaires. Le chamois sélectionne bien les patches de végétation qui conviennent le mieux à son régime alimentaire, c'est-à-dire en fonction de sa perception spatiale de la distribution de "sa nourriture", i.e. son paysage alimentaire. Toujours selon la théorie de l'approvisionnement optimal, les animaux réajustent en permanence leur comportement alimentaire. Et en effet, nous montrons que le chamois modifie sa sélection de ressources en fonction du niveau de maturation de la végétation, c'est-à-dire le stade de développement des plantes offrant la meilleure qualité possible à l'échelle du mois, en accord avec la théorie de maturation du fourrage (McNaughton 1985, Fryxell 1991). Si les animaux prennent en compte dans leur sélection des ressources alimentaires les contraintes du milieu comme la recherche de nourriture, son obtention et son assimilation (Schoener 1971), alors cela revient à prendre en compte la disponibilité en nourriture dans leur environnement. Une ressource trop rare serait par exemple délaissée car trop difficile et trop coûteuse à exploiter. C'est cette hypothèse, appelée réponse fonctionnelle dans la sélection de l'habitat (Holling 1959, Mysterud and Ims 1998), qui a été testée et validée dans le second article. Ainsi, les chamois ont toujours sélectionné le meilleur compromis entre quantité et qualité qui était disponible dans leur domaine vital.

Pour résumer, nous avons compris, sur la base de ces deux études, que, pour arriver à choisir de manière optimale leur ressource alimentaire, non seulement les animaux sélectionnent les ressources qui conviennent le mieux à leurs besoins (en terme d'apport énergétique) spatialement et temporellement, mais qu'ils ajustent en plus leur sélection en fonction du niveau de ressource dans leur environnement familial.

Néanmoins, et malgré cette capacité à choisir de manière aussi dynamique et adéquate leur ressource alimentaire, les contraintes environnementales locales sont telles, qu'elles influencent non seulement l'intensité de la sélection de l'habitat mais aussi la survie des individus. Dans le 3^{ème} article, nous avons ainsi cherché à tester ce qui reste un des enjeux majeurs de l'écologie du comportement, c'est-à-dire le lien entre la qualité de l'habitat et les performances démographiques (Pettorelli et al. 2001) à l'échelle de groupes socio-spatiaux (définies sur la base de l'utilisation de l'espace commune par les individus qui les composent). Après avoir confirmé que la communauté végétale dominée par *Sesleria caerulea* est un habitat essentiel en matière de qualité pour les chamois (pour l'alimentation et peut-être comme refuge), nous avons mis en évidence une corrélation entre la disponibilité de cet habitat et le niveau de survie observée dans ces groupes socio-spatiaux. Or ces groupes, bien qu'affichant des niveaux de survie différents, sont peu éloignés géographiquement les uns des autres, et les femelles qui les composent pourraient aisément migrer dans un lieu possédant une plus grande disponibilité en pelouse à *S. caerulea* afin d'améliorer leur propre survie. Malgré cela, le comportement philopatric de femelles de chamois semble limiter la dispersion des femelles hors de leur groupe de naissance (Loison et al. 1999, 2008). Il reste donc à mieux comprendre l'importance des relations sociales et/ou le caractère ontogénique dans la sélection de l'habitat qui expliqueraient le maintien des différences de survie observées (Debeffe et al. 2013, Wey et al. 2015). La survie des adultes étant le dernier paramètre démographique à répondre aux variations de l'environnement et de la densité des populations (Eberhardt 1977, Bonenfant et al. 2009), nous pouvons nous attendre à ce que le succès reproducteur des individus soit lui aussi impacté par la qualité de l'habitat.

Par ailleurs, dans l'ensemble des 3 articles sur le thème de la ressource alimentaire, nous avons pris en compte la structure spatiale de la population, et démontré que c'est au niveau local que les caractéristiques des ressources influencent les comportements alimentaires et les performances des animaux. Cela a des implications fortes en termes de compréhension de l'émergence de structure spatiale au sein des populations. Une piste future de recherche sera de mieux comprendre les processus maintenant l'hétérogénéité spatiale des comportements et des performances démographiques individuelles.

Cette étude est un des rares cas empiriques dans la littérature où le lien qualité d'habitat, performance démographique et les processus sous-jacents sont tous démontrés, car nous avons pu dépasser la difficulté qui consiste à acquérir sur un même site l'ensemble des bases de données nécessaires (démographie, données spatiales et régime alimentaire sur les animaux; et modélisation spatio-temporelle de la végétation).

10.2. Vivre dans un milieu toujours plus anthropisé

Dans un second temps, nous nous sommes intéressés à l'impact potentiel des activités humaines sur la sélection de l'habitat du chamois. Selon la théorie du risque de dérangement (Frid and Dill 2002), l'Homme est perçu comme un prédateur, même lorsque son activité immédiate ne représente pas un danger pour la faune. Les animaux adoptent alors des réponses comportementales d'anti-prédation (Lima and Dill 1990) afin d'échapper à ce danger perçu comme réel (voir ce thème en détails au chapitre II section 2.1), alors que tous ces comportements ont un coût énergétique, parfois important. Les animaux sont donc obligés de faire un compromis entre alimentation et risque de prédation afin d'optimiser leur valeur adaptative.

Dans le contexte de la RNCFS du massif des Bauges où les activités humaines de loisir en milieu naturel sont en forte augmentation à toutes les saisons, nous avons donc étudié, en partie III, chacun des dérangements principaux pour en dresser une cartographie des usages, qui servira de base pour établir le paysage du risque. A partir de ce paysage du risque, nous avons cherché ensuite à établir celui de la peur, qui représente la perception spatio-temporelle du risque par les chamois (voir le chapitre 7 pour la méthodologie employée).

Ainsi, en prenant le cas des randonneurs circulant sur les chemins de la RNCFS en été, nous avons démontré que les chamois modifient leur usage de l'habitat en fonction de la dynamique quotidienne des pratiquants (article 4). Ainsi les animaux s'éloignent des chemins de randonnée au moment où les premiers randonneurs arrivent et s'en approchent à nouveau lors du départ de ces derniers, formant un cycle de déplacement journalier. De plus, les animaux ont tendance à se déplacer moins vite lorsqu'ils s'approchent des sentiers. Ce comportement spatial perdure même la nuit (avec une intensité moindre) lorsque les randonneurs sont absents. Lorsque la distance est grande les chamois se déplacent librement sans réponse comportemental avec le chemin. Tous ces indices comportementaux tendent donc à démontrer que les chamois perçoivent un risque lié aux sentiers, d'autant plus en présence de randonneurs. Nous n'avons pas estimé le coût énergétique de ces déplacements

qui se répètent pourtant de façon journalière pendant toute la période estivale. Néanmoins, il est probable que ces coûts supplémentaires répétés jour après jour aient un effet cumulé sur toute la saison qui ne soit pas négligeable pour les animaux (Theobald et al. 1997, Johnson et al. 2005). A ces coûts directs peuvent aussi s'ajouter les coûts indirects dus au compromis risque/alimentation. Les chamois en s'éloignant des sentiers diminuent par la même occasion leur usage des pelouses à *S. caerulea*, cette même communauté végétale dont nous avons démontré l'importance pour la survie des animaux. Nous pouvons donc émettre l'hypothèse que l'accès à la nourriture est limité pendant les périodes de fréquentation touristique induisant une perte nette d'énergie. Nous avons pour l'instant arrêté nos investigations à ce point, mais il serait intéressant d'étudier si les chamois reportent la nuit le temps perdu d'alimentation en journée comme cela a été démontré chez le mouflon (phénomène de compensation, Marchand et al. 2014a). L'analyse multivariée employée dans l'article 4 va dans ce sens puisque les chamois passent la nuit dans les pelouses à *S. caerulea*. Néanmoins, il faudrait vérifier que les animaux sont bien en activité d'alimentation. Cela serait possible via les capteurs d'activités qui équipent les colliers GPS.

Par ailleurs, nous pouvons supposer que, comme pour la disponibilité des ressources alimentaire, le niveau de dérangement varie selon les individus (ou groupe d'individus) induisant des réponses comportementales (déplacement) et physiologiques (niveau de stress) différentes et se traduisant par des différences de performances individuelles.

10.3. Implication pour la gestion des populations et des usagers de la montagne

Ce travail de thèse financé par l'Office Nationale de la Chasse et de la Faune Sauvage a pour objectif, au-delà de l'intérêt pour la recherche en écologie du comportement, de donner des éléments de connaissance pour répondre aux besoins de gestions des populations de grands ongulés. Ces besoins peuvent être variés et dépendent de l'espèce d'intérêt, du contexte local (environnemental, politique et économique) et des objectifs de gestion. Aussi nous ne donnerons pas un protocole des bonnes pratiques mais plutôt des points auxquels il faut prêter attention à l'issue de nos résultats.

Le chamois est une espèce emblématique des montagnes Européennes. Bien que la sous-espèce du chamois des Alpes, sur laquelle nous travaillons, ne soit pas menacée à court terme, d'autres sous-espèces vivant dans certains massifs isolés des Alpes ou d'autres chaînes montagneuses font déjà l'objet d'enjeux de conservation: c'est le cas par exemple du chamois des Tatras (*R. r. tatraica*) et du chamois des Abruzzes (*R. p. ornata*). Corlatti et al. (2011)

dénoncent d'ailleurs le manque de connaissances en écologie sur le genre *Rupicapra*, afin d'améliorer la conservation de ces différentes sous-espèces.

De manière plus générale, les résultats de nos travaux sur la sélection des ressources alimentaires pourront être transposés aux espèces de ruminants sélectifs (type "cueilleur" ou "intermédiaire"), pour lesquelles la connaissance et la prise en compte du paysage alimentaire est important. En effet, comme nous l'avons vu en section 10.1, la disponibilité en ressources alimentaires est une des variables primordiales pour maintenir les performances démographiques d'une population. Dans le massif des Bauges, tous les travaux sur le comportement alimentaire issus d'observations (Darmon 2007), des données GPS (article 3) et d'études sur le régime du chamois (Redjadj 2010, Bison 2015) ont permis de conclure que les pelouses à *S. caerulea* sont un habitat clé pour la population de chamois, car elles offrent une forte diversité floristique et une bonne productivité en biomasse utilisable par cette espèce (Bison 2015) tout au long de la saison de végétation (Duparc et al. 2012). L'importance est donc, sans aller obligatoirement jusqu'à modéliser le paysage alimentaire au niveau de l'espèce de plantes, de bien identifier les besoins alimentaires de l'espèce cible tout au long de l'année, de mettre à profit les résultats obtenus sur les critères de sélection de plantes au niveau de leurs traits chimiques, écologiques et biomécanique (Bison 2015), et de connaître la répartition spatiale de ses ressources clés en termes d'espèces ou de traits, dans le milieu naturel. L'objectif serait alors de maintenir ces habitats favorables. De plus si le site est attractif pour les activités de plein air comme c'est souvent le cas pour les espaces protégés, il conviendrait de canaliser les flux d'usagers afin de limiter le dérangement sur ces zones.

Nos résultats ont aussi démontré l'impact de structures linéaires sur le comportement des chamois (article 4), comme nous l'avons également trouvé dans le cas du mouflon (Marchand et al. en appendice B). Que ce soit dans l'émergence du domaine vital ou la sélection d'habitat à fine échelle, la présence d'un sentier, d'une route ou de tout autre aménagement entraîne une réponse comportementale des individus et une structuration de la population en conséquence. Il convient donc de bien prendre en compte la structure de la population et la topographie en cas de nouvel aménagement (route sentier, coupe forestière, balisage), en particulier d'évaluer l'impact que cela aura sur l'accès aux ressources (alimentaires ou refuge), sur la fragmentation du milieu (e.g. couper l'accès entre refuge et nourriture) et sur la structure de la population (voir un exemple sur la taille des groupes, Pęksa and Ciach 2015).

La prise en compte de la structure de la population peut aussi être une avancée importante dans la gestion cynégétique (e.g. Jonzén et al. 2001). Actuellement, la dimension

spatiale est prise en compte via la définition d'unités de gestion, dans le cadre du schéma départemental de gestion cynégétique. Ces unités de gestion ont comme objectif de regrouper différents territoires de chasse au sein d'une entité géographique afin de mettre en œuvre des mesures de gestion identiques pour les espèces et les espaces. Si elles sont parfois définies sur la base de critères topographiques, écologiques et paysagers afin d'avoir une homogénéité territoriale indépendante des limites administratives des communes, ce n'est malheureusement pas toujours le cas. De plus, même ces délimitations ne sont pas forcément en adéquation avec l'utilisation réelle de l'espace par les animaux chassés en raison d'une difficulté à déterminer l'échelle à laquelle les animaux s'organisent dans le milieu naturel. La définition au préalable de la structure des populations de gibiers aiderait les chasseurs à réajuster ces unités à la bonne dimension. Dans notre étude nous avons pu déterminer avec précision la structure spatiale de la population de chamois car nous disposons de l'ensemble des données spatiales (GPS et observations) acquises depuis 25 sur la RNCFS. La majorité des départements ne disposant pas des moyens techniques et humains pour de tels suivis, la définition de la structure spatiale de la population pourra se faire à partir des données plus simples à récolter comme le poids des animaux prélevés et les localisations des tirs par les chasseurs (Marchand et al. 2014b). Une fois la structure bien définie, cela permettrait d'ajuster l'intensité du prélèvement de manière plus adéquate sur ces nouvelles unités et d'intégrer ainsi une dimension spatiale aux recommandations actuelles en termes de gestion basées sur le suivi temporel d'indicateurs de changement écologiques (Morellet et al. 2007).

10.4. Perspectives de recherche

Les résultats obtenus au cours de cette thèse ne sont que la partie émergée de l'iceberg. L'ensemble des jeux de données sur les animaux (démographie, spatiale, biométrie, régime alimentaire), la végétation (composition floristique, dynamique spatio-temporelle de la biomasse et de phénologie, et des autres traits écologiques, chimiques et biomécaniques), les activités humaines (spatial, sociologie, géographie) et les climats ouvrent la voie à une multitude d'autres investigations très fines sur le comportement spatiale du chamois.

La continuité immédiate de cette thèse est l'étude de l'interaction homme-faune sur les saisons d'automne et d'hiver. Comme nous l'avons vu au chapitre 9, le type de chasse pratiquée dans la RNCFS ne semble pas entraîner de réponse visible à l'échelle de la journée sur les caractéristiques des trajectoires des animaux. Cette absence de réponse pourrait être due à notre difficulté à quantifier le risque « chasse » de façon pertinente dans le temps et

l'espace à partir des données rétrospectives dont nous disposons. Il est également possible que ce type de chasse discrète ait moins d'effets que les randonneurs, d'où un dérangement observé plus important les weekends où seuls les randonneurs sont présents. Il est en revanche possible que les tirs dans la RNCFS produisent un autre type de réponse comportementale : une modification de la sélection de l'habitat sur l'ensemble de la période de chasse. Dans le cadre de l'hypothèse développée par Lima & Bednekoff (1999) - voir chapitre 2 du manuscrit, section 2.1 sur le paysage de la peur - qui stipule que la réponse au risque devrait s'ajuster à la prévisibilité et à la fréquence du risque, il faudrait tester si les chamois sélectionnent les habitats refuges (rochers, forêts, pentes fortes) uniquement pendant les heures de chasse ou pendant toute la période de chasse (e.g. à l'échelle intra domaine vital, échelle 3 selon Johnson 1980). Des études plus poussées sur le comportement en simultané des chasseurs, des randonneurs, et des chamois, en période de chasse seraient nécessaires pour mieux évaluer la nature de la réponse des chamois aux risques et dérangements.

En hiver, il n'existe à ce jour aucune étude sur la sélection de l'habitat utilisant la technologie GPS. Nous en avons souligné les avantages pour suivre les chamois et leur comportement tout au long de la journée et dans des endroits difficilement accessibles et de faible visibilité. Utiliser des données issues de GPS est d'autant plus pertinent en hiver, à la fois parce que les problèmes liés à la mise en place de protocole d'observations directes des chamois sont exacerbés, et parce qu'actuellement, le ski extrême de pente raide se développe dans les Bauges, dans des endroits qui, constituent des refuges pour les chamois et ne sont pas fréquentés par les randonneurs en été. Il serait donc intéressant d'étudier la sélection de l'habitat hivernal, et en particulier le compromis entre thermorégulation (Sears and Angilletta Jr 2015) et risque de dérangement (Frid and Dill 2002) par les skieurs et raquetistes à plusieurs échelles. Une première analyse pourrait être ciblée à l'échelle du domaine vital, afin de caractériser les variables importantes durant cette saison aux conditions climatiques rudes. Puis une seconde analyse pourrait se focaliser sur l'échelle de la trajectoire journalière, en comparant les jours skiés aux jours non skiés et en prenant en compte la répartition spatiale des skieurs (sur les pentes raides, ou sur les itinéraires classiques reprenant les sentiers d'été) ainsi que les effets des conditions météorologiques et de la neige (qualité et distribution).

Enfin pour vraiment évaluer les conséquences de la prise en compte par le chamois de son paysage de la peur pour ses décisions comportementales (mouvement, sélection d'habitat, activités), il serait novateur de tester l'effet cumulé des trois activités récréatives principales sur les performances démographiques des chamois (Figure 8). En effet, il est possible que l'addition de plusieurs dérangements n'ait pas qu'un simple effet additionnel sur la survie ou le

succès de reproduction des animaux mais un effet démultiplié. Dans ce cas, cela aurait des implications importantes sur la gestion des activités humaines vis-à-vis de la faune dans les sites attractifs comme les milieux de montagne qui accueillent en permanence des pratiquants de loisir de nature. Cette gestion ne se ferait plus en séparant les activités les unes des autres, mais en intégrant l'ensemble des dérangements que subit une espèce. L'ensemble des jeux de données disponibles sur la RNCFS devraient permettre de quantifier spatialement et temporellement ce cumul de dérangement ou du moins calculer un indice de perturbation pour chaque individu. Si chaque animal subit différentes intensités de dérangement pour chacune des trois activités, cela pourrait permettre de différencier et comparer les effets de chaque activité séparément, mais aussi le cumul de 2 ou 3 activités.

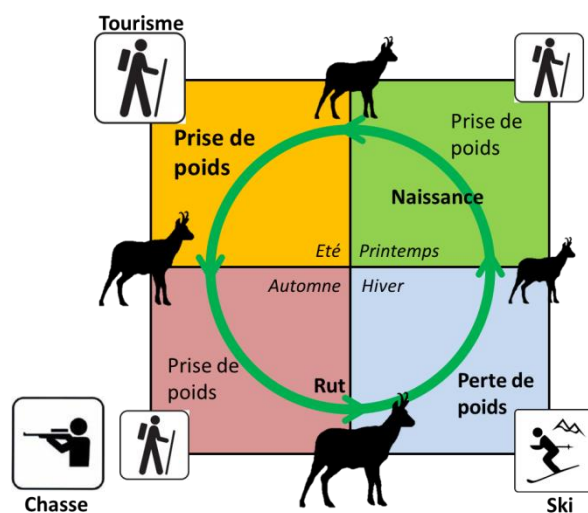


Figure 8 : Cycle de la biologie du chamois et du dérangement par les activités humaines.

La théorie de l'approvisionnement optimal (MacArthur and Pianka 1966, Stephens and Krebs 1986) prédit que les animaux maximisent leur gain énergétique par unité de temps. Cette théorie donne un cadre conceptuel pour comprendre les processus comportementaux d'acquisition d'énergie. Ainsi, les animaux devraient minimiser leurs dépenses énergétiques tout en maximisant leurs apports par l'alimentation. Néanmoins, il était difficile de mesurer les dépenses énergétiques dues aux déplacements des animaux car l'hétérogénéité de l'environnement modifie en permanence ces coûts (e.g. type de substrat, pente, type de végétation). Ainsi les coûts liés aux mouvements varient spatialement et temporellement (e.g. présence de neige) donnant naissance à un « paysage énergétique » (Wilson et al. 2011), qui comme tous les paysages (alimentaire et de la peur) est spécifique à l'espèce. Ce paysage énergétique peut avoir des conséquences importantes sur le comportement spatial des

animaux en limitant leurs déplacements pour accéder aux ressources environnementales (e.g. alimentation ou refuge). Il existe de nos jours des capteurs fixés sur des colliers GPS qui mesurent l'accélération à chaque mouvement de l'animal (accéléromètre, Wilson et al. 2014, Kays et al. 2015). Ce signal, une fois calibré pour l'espèce, peut être converti en dépense énergétique. Dans les milieux de montagne, les déplacements peuvent être très coûteux pour les individus en raison de la topographie mais aussi de la neige durant une partie de l'année. Evaluer les coûts de déplacement pour l'alimentation et ceux induit par les dérangements humains permettrait de mieux comprendre le compromis entre acquisition des ressources et évitement du risque (hypothèse du risque d'allocation, Lima et al. 1999, Ferrari et al. 2009).

Ainsi, l'intégration de l'ensemble des dimensions du paysage utilisé par les animaux permet de mieux comprendre les tenants et aboutissants du processus de sélection de l'habitat (Figure 9). Sans que cela n'ait été encore formulé explicitement dans la littérature, nous avons ajouté dans la figure 2 la notion du « paysage des interactions », dans la mesure où nous avons montré l'importance de la structure socio-spatiale sur les comportements de sélection, et que dans le même esprit, les interactions avec d'autres espèces sont à même d'influencer les décisions comportementales.

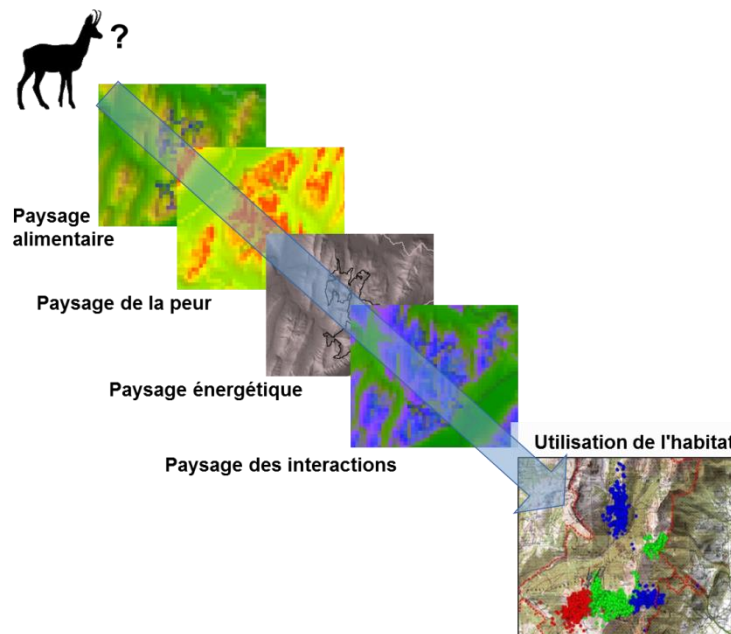


Figure 9 : L'utilisation de l'habitat est la conséquence du processus de sélection qui intègre l'ensemble des paysages perçus par chaque animal

Au-delà du travail de recherche et de gestion, il est important de sensibiliser les usagers des milieux naturels sur la question du dérangement pour faire évoluer les mentalités et les comportements. Ce travail de communication permet non seulement de minimiser le

dérangement en invitant les personnes à adopter un comportement plus respectueux de la nature, mais aussi à mieux faire accepter les mesures de gestion qui restreignent parfois les libertés individuelles au nom de la protection de l'environnement. Conscient de cet enjeu (et aussi par plaisir), j'ai participé pendant ces 3 ans à plusieurs projets de sensibilisation : (1) le développement d'un site web ("faunedesbauges.com") qui vise à expliquer la biologie du chamois aux travers de nos résultats vulgarisés et à sensibiliser les adultes au travail de recherche effectué au LECA sur la RNCFS en collaboration avec le PNR des Bauges, l'ONCFS et l'ONF (site en cours de développement); (2) le développement d'un jeu vidéo de type "serious game" en collaboration avec un professeur en informatique spécialisé dans ce domaine (Thibaut Carron) et (3) d'un jeu de société (appendice G) qui visent tous les 2 à apprendre de manière pédagogique des concepts de l'écologie (allocation d'énergie, risque de dérangement, survie ...) au jeune public; (4) la préparation et l'animation d'un stand à la fête de la science de Chambéry en 2014 sur les recherches effectuées sur les grands ongulés dans le massif des Bauges en présentant la biologie des espèces (biométrie), les méthodes de suivi (GPS) et les avancées technologiques pour l'étude du régime alimentaire (analyse génétique). Dans tous ces projets, le public, enfant ou adulte, a été très enthousiaste et intéressé, démontrant ainsi que le devenir de nos milieux naturels est une considération partagée par beaucoup.

Bibliographie

- Abrahams, M. V. 1986. Patch choice under perceptual constraints: a cause for departures from an ideal free distribution. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 19:409–415.
- Acevedo-Whitehouse, K., and A. L. J. Duffus. 2009. Effects of environmental change on wildlife health. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 364:3429–3438.
- Alexander, R. D. 1974. The evolution of social behavior. *Annual review of ecology and systematics*:325–383.
- Altmann, J. 1974. *Observational Study of Behavior: Sampling Methods*. *Behaviour* 49:227–266.
- Andersson, M. B. 1994. *Sexual selection*. Princeton University Press.
- Apollonio, M., R. Andersen, and R. Putman. 2010. *European ungulates and their management in the 21st century*. Cambridge University Press.
- Arlettaz, R., P. Patthey, M. Baltic, T. Leu, M. Schaub, R. Palme, and S. Jenni-Eiermann. 2007. Spreading free-riding snow sports represent a novel serious threat for wildlife. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 274:1219–1224.
- Arnold, W. 1988. Social thermoregulation during hibernation in alpine marmots (*Marmota marmota*). *Journal of Comparative Physiology B* 158:151–156.
- Bakker, E. S., M. E. Ritchie, H. Olf, D. G. Milchunas, and J. M. Knops. 2006. Herbivore impact on grassland plant diversity depends on habitat productivity and herbivore size. *Ecology letters* 9:780–788.
- Banks, N. C., D. R. Paini, K. L. Bayliss, and M. Hodda. 2015. The role of global trade and transport network topology in the human-mediated dispersal of alien species. *Ecology Letters* 18:188–199.

- Bardgett, R. D., D. A. Wardle, and G. W. Yeates. 1998. Linking above-ground and below-ground interactions: how plant responses to foliar herbivory influence soil organisms. *Soil Biology and Biochemistry* 30:1867–1878.
- Barnosky, A. D., N. Matzke, S. Tomiya, G. O. Wogan, B. Swartz, T. B. Quental, C. Marshall, J. L. McGuire, E. L. Lindsey, K. C. Maguire, and others. 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature* 471:51–57.
- Bartoš, L. 2009. Sika Deer in Continental Europe. Pages 573–594 in P. E. D. R. McCullough, S. Takatsuki, and K. Kaji, editors. *Sika Deer*. Springer Japan.
- Baskin, L., and K. Danell. 2003. Ecology of ungulates: a handbook of species in Eastern Europe and Northern and Central Asia. Springer Science & Business Media.
- Beckmann, J. P., and J. Berger. 2003. Using Black Bears to Test Ideal-Free Distribution Models Experimentally. *Journal of Mammalogy* 84:594–606.
- Bell, R. H. V. 1971. A Grazing Ecosystem in the Serengeti. *Scientific American* 225:86–93.
- Belsky, A. J. 1992. Effects of grazing, competition, disturbance and fire on species composition and diversity in grassland communities. *Journal of Vegetation Science* 3:187–200.
- Benhaiem, S., M. Delon, B. Lourtet, B. Cargnelutti, S. Aulagnier, A. Hewison, N. Morellet, and H. Verheyden. 2008. Hunting increases vigilance levels in roe deer and modifies feeding site selection. *Animal Behaviour* 76:611–618.
- Benoist, S., M. Garel, J.-M. Cugnasse, and P. Blanchard. 2013. Human Disturbances, Habitat Characteristics and Social Environment Generate Sex-Specific Responses in Vigilance of Mediterranean Mouflon. *PLoS ONE* 8:e82960.
- Bergman, C. M., J. M. Fryxell, C. C. Gates, and D. Fortin. 2001. Ungulate foraging strategies: energy maximizing or time minimizing? *Journal of Animal Ecology* 70:289–300.

- Bernstein, C., J. R. Krebs, and A. Kacelnik. 1991. Distribution of birds amongst habitats: theory and relevance to conservation. *Bird population studies: relevance to conservation and management*. Oxford University Press, Oxford, UK:317–345.
- Bertolino, S., N. C. Di Montezemolo, and B. Bassano. 2009. Food–niche relationships within a guild of alpine ungulates including an introduced species. *Journal of Zoology* 277:63–69.
- Bison, M. 2015. Approches taxonomique et fonctionnelle des interactions trophiques entre grands herbivores et communautés végétales dans un écosystème de montagne. Université Grenoble Alpes.
- Bison, M., S. Ibanez, C. Redjadj, F. Boyer, E. Coissac, C. Miquel, D. Rioux, S. Said, D. Maillard, P. Taberlet, N. G. Yoccoz, and A. Loison. 2015. Upscaling the niche variation hypothesis from the intra- to the inter-specific level. *Oecologia*.
- Bleu, J., I. Herfindal, A. Loison, A. M. Kwak, M. Garel, C. Toïgo, T. Rempfler, F. Filli, and B.-E. Sæther. 2015. Age-specific survival and annual variation in survival of female chamois differ between populations. *Oecologia* 179:1091–1098.
- Block, W. M., and L. A. Brennan. 1993. The habitat concept in ornithology. Pages 35–91 *Current ornithology*. Springer.
- Boissier, J. M. 2005. Guide d'interprétation des habitats naturels du massif des Bauges. Page 140. Conservatoire Botanique National Alpin.
- Boldt, A., and P. Ingold. 2005. Effects of air traffic, snow cover and weather on altitudinal short-term and medium-term movements of female Alpine chamois *Rupicapra rupicapra* in winter. *Wildlife Biology* 11:351–362.
- Bonenfant, C., J.-M. Gaillard, T. Coulson, M. Festa-Bianchet, A. Loison, M. Garel, L. E. Loe, P. Blanchard, N. Pettorelli, N. Owen-Smith, and others. 2009. Empirical Evidence of

- Density-Dependence in Populations of Large Herbivores. *Advances in ecological research* 41:313–357.
- Bonnot, N., N. Morellet, H. Verheyden, B. Cargnelutti, B. Lourtet, F. Klein, and A. M. Hewison. 2013. Habitat use under predation risk: hunting, roads and human dwellings influence the spatial behaviour of roe deer. *European Journal of Wildlife Research* 59:185–193.
- Börger, L., B. D. Dalziel, and J. M. Fryxell. 2008. Are there general mechanisms of animal home range behaviour? A review and prospects for future research. *Ecology Letters* 11:637–650.
- Boschi, C., and B. Nievergelt. 2003. The spatial patterns of Alpine chamois (*Rupicapra rupicapra*) and their influence on population dynamics in the Swiss National Park. *Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde* 68:16–30.
- Brashares, J. S., B. Abrahms, K. J. Fiorella, C. D. Golden, C. E. Hojnowski, R. A. Marsh, D. J. McCauley, T. A. Nuñez, K. Seto, and L. Withey. 2014. Wildlife decline and social conflict. *Science* 345:376–378.
- Braunisch, V., P. Patthey, and R. Arlettaz. 2010. Spatially explicit modeling of conflict zones between wildlife and snow sports: prioritizing areas for winter refuges. *Ecological Applications* 21:955–967.
- Breitenmoser, U. 1998. Large predators in the Alps: the fall and rise of man's competitors. *Biological conservation* 83:279–289.
- Brown, J. L. 1969. The buffer effect and productivity in tit populations. *American Naturalist*:347–354.
- Brown, J. S., and B. P. Kotler. 2004. Hazardous duty pay and the foraging cost of predation. *Ecology letters* 7:999–1014.

- Bruinderink, G. W. T. A. G., and E. Hazebroek. 1996. Ungulate Traffic Collisions in Europe. *Conservation Biology* 10:1059–1067.
- Buffet, N., and E. Dumont-Dayot. 2013. Bird Collisions with Overhead Ski-Cables: A Reducible Source of Mortality. *The Impacts of Skiing and Related Winter Recreational Activities on Mountain Environments*:123.
- Burt, W. H. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of mammalogy* 24:346–352.
- Busch, D. S., and L. S. Hayward. 2009. Stress in a conservation context: a discussion of glucocorticoid actions and how levels change with conservation-relevant variables. *Biological Conservation* 142:2844–2853.
- Byers, J. A. 1997. American pronghorn: social adaptations and the ghosts of predators past. University of Chicago Press.
- Cabouret, M. 1991. Un manuel sur les Lapons/Sames. *Annales de Géographie*:456–462.
- Caro, T. 2005. Antipredator defenses in birds and mammals. University of Chicago Press.
- Cassar, S. 2007. Organisation spatiale de la variabilité génétique et phénotypique à l'échelle du paysage : le cas du chamois et du chevreuil, en milieu de montagne. Lyon 1.
- Catusse, M., R. Corti, J.-M. Cugnasse, D. Dubray, P. Gibert, and J. Michallet. 1999. *La Grande Faune de montagne*. Hatier, Paris.
- Ceballos, G., P. R. Ehrlich, A. D. Barnosky, A. García, R. M. Pringle, and T. M. Palmer. 2015. Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science Advances* 1:e1400253.
- Cederlund, G., J. Bergqvist, P. Kjellander, R. Gill, J. M. Gaillard, B. Boisaubert, P. Ballon, and P. Duncan. 1998. Managing roe deer and their impact on the environment: maximising the net benefits to society. Pages 337–372 *The European roe deer: the*

- biology of success. Scandinavian University Press. Duncan, P. & Linnell, J. D. C., Oslo.
- Cederna, A., and S. Lovari. 1985. The impact of tourism on chamois feeding activities in an area of Abruzzo National Park, Italy. Pages 216–225 *The biology and management of mountain ungulates*. London: Croom Helm. Lovari, S.
- Chaikina, N. A., and K. E. Ruckstuhl. 2006. The effect of cattle grazing on native ungulates: the good, the bad, and the ugly. *Rangelands* 28:8–14.
- Chalvet, M. 2011. *Une histoire de la forêt*. Seuil.
- Chanteloup, L. 2013. Du tourisme de chasse au tourisme d'observation, l'expérience touristique de la faune sauvage — l'exemple de la réserve faunique de Matane (Québec). *Téoros. Revue de recherche en tourisme* 32.
- Chanteloup, L., C. Perrin-Malterre, A. Duparc, and Loison, A. 2015. Construire l'interdisciplinarité dans les recherches sur l'environnement : la mise en œuvre du programme de recherche « sports de nature et faune sauvage ». *Sciences de la société* 96:85–101.
- Chanteloup, L., C. Perrin-Malterre, A. Duparc, and Loison, A. 2016. Quel point de vue sur les espaces partagés entre humains et animaux sauvages. *Espaces et sociétés* 1:33–47.
- Chapin, F., and G. Shaver. 1989. Differences in Growth and Nutrient use Among Arctic Plant Growth Forms. *Functional Ecology* 3:73–80.
- Charnov, E. L. 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical population biology* 9:129–136.
- Chase, J. M., and M. A. Leibold. 2003. *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press.

- Chirichella, R., S. Ciuti, and M. Apollonio. 2013. Effects of livestock and non-native mouflon on use of high-elevation pastures by Alpine chamois. *Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde* 78:344–350.
- Cinotti, B. 1996. Trends in forested surface areas in France :a suggested reconstitution of developments since the beginning of the 19th century. <http://hdl.handle.net/2042/26776>.
- Ciuti, S., J. M. Northrup, T. B. Muhly, S. Simi, M. Musiani, J. A. Pitt, and M. S. Boyce. 2012. Effects of Humans on Behaviour of Wildlife Exceed Those of Natural Predators in a Landscape of Fear. *PLoS ONE* 7:e50611.
- Clark, C. W., and M. Mangel. 1986. The evolutionary advantages of group foraging. *Theoretical Population Biology* 30:45–75.
- Clauss, M., I. D. Hume, and J. Hummel. 2010. Evolutionary adaptations of ruminants and their potential relevance for modern production systems. *Animal* 4:979–992.
- Clauss, M., M. Lechner-Doll, and W. J. Streich. 2003. Ruminant diversification as an adaptation to the physicommechanical characteristics of forage. *Oikos* 102:253–262.
- Clavero, M., and E. García-Berthou. 2005. Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *TRENDS in Ecology and Evolution* 20:110–110.
- Clutton-Brock, T. H., S. D. Albon, and F. E. Guinness. 1989. Fitness costs of gestation and lactation in wild mammals. *Nature* 337:260–262.
- Cody, M. L. 1966. A general theory of clutch size. *Evolution*:174–184.
- Collins, S. L., A. K. Knapp, J. M. Briggs, J. M. Blair, and E. M. Steinauer. 1998. Modulation of diversity by grazing and mowing in native tallgrass prairie. *Science* 280:745–747.
- Conradt, L., and T. J. Roper. 2003. Group decision-making in animals. *Nature* 421:155–158.
- Corlatti, L., and B. Bassano. 2014. Contrasting alternative hypotheses to explain rut-induced hypophagia in territorial male Chamois. *Ethology* 120:32–41.

- Corlatti, L., M. Caroli, V. Pietrocini, and S. Lovari. 2013. Rutting behaviour of territorial and nonterritorial male chamois: Is there a home advantage? *Behavioural Processes* 92:118–124.
- Corlatti, L., R. Lorenzini, and S. Lovari. 2011. The conservation of the chamois *Rupicapra* spp. *Mammal Review* 41:163–174.
- Corti, R. 2011. Inventaire des populations françaises d'ongulés de montagne. Mise à jour 2011. Réseau Ongulés Sauvage. Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage.
- Côté, S. D., T. P. Rooney, J.-P. Tremblay, C. Dussault, and D. M. Waller. 2004. Ecological impacts of deer overabundance. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*:113–147.
- Crampe, J., J. Caens, J. Dumerc, and D. Pepin. 1997. Body mass as an index of physical condition during winter in the Isard, *Rupicapra pyrenaica* (*Artiodactyla*, *Bovidae*). *Mammalia* 61:73–86.
- Crampe, J., J. Gaillard, and A. Loison. 2002. Winter snowfall: A variable factor in recruitment by isard populations (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica*). *Canadian journal of zoology* 80:1306–1312.
- Crampe, J.-P., R. Bon, J.-F. Gerard, E. Serrano, P. Caens, E. Florence, and G. Gonzalez. 2007. Site fidelity, migratory behaviour, and spatial organization of female isards (*Rupicapra pyrenaica*) in the Pyrenees National Park, France. *Canadian Journal of Zoology* 85:16–25.
- Creel, S., and D. Christianson. 2008. Relationships between direct predation and risk effects. *Trends in Ecology & Evolution* 23:194–201.
- Creel, S., J. Winnie, B. Maxwell, K. Hamlin, and M. Creel. 2005. Elk alter habitat selection as an antipredator response to wolves. *Ecology* 86:3387–3397.

- Cugnasse, J. 1993. Acclimatation du mouflon en France : la contribution des réserves de l'Office National de la Chasse. *Bull. Mens. Off. Natl. Chasse*:26–37.
- Daily, G. 1997. *Nature's services: societal dependence on natural ecosystems*. Island Press.
- Danell, K., R. Bergström, P. Duncan, and J. Pastor. 2006. *Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation*. Cambridge University Press.
- Darmon, G. 2007. *Influence Des Interactions Interspécifiques Sur L'utilisation de L'habitat Par Les Ongulés Sauvages: Cas Du Chamois Et Du Mouflon Dans Le Massif Des Bauges*. Université Claude Bernard - Lyon 1.
- Darmon, G., G. Bourgoïn, P. Marchand, M. Garel, D. Dubray, J.-M. Jullien, and A. Loison. 2014. Do ecologically close species shift their daily activities when in sympatry? A test on chamois in the presence of mouflon. *Biological Journal of the Linnean Society* 111:621–626.
- Darwin, C. 1859. *On the origins of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. London: Murray 247.
- Darwin, C. 1888. *The descent of man, and selection in relation to sex*. Murray.
- Daskin, J. H., and R. M. Pringle. 2016. Does primary productivity modulate the indirect effects of large herbivores? A global meta-analysis. *Journal of Animal Ecology* 85:857–868.
- Daubenmire, R. 1976. The use of vegetation in assessing the productivity of forest lands. *The botanical review* 42:115–143.
- Davies, N. B., J. R. Krebs, and S. A. West. 2012. *An introduction to behavioural ecology*. John Wiley & Sons.
- Dawkins, R., and T. R. Carlisle. 1976. Parental investment, mate desertion and a fallacy.
- Dawkins, R., and J. R. Krebs. 1979. Arms races between and within species. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 205:489–511.

- Debeffe, L., N. Morellet, B. Cargnelutti, B. Lourtet, A. Coulon, J. M. Gaillard, R. Bon, and A. J. M. Hewison. 2013. Exploration as a key component of natal dispersal: dispersers explore more than philopatric individuals in roe deer. *Animal Behaviour* 86:143–151.
- DeCesare, N. J., M. Hebblewhite, M. Bradley, D. Hervieux, L. Neufeld, and M. Musiani. 2014. Linking habitat selection and predation risk to spatial variation in survival. *Journal of Animal Ecology* 83:343–352.
- Demment, M. W., and P. J. V. Soest. 1985. A Nutritional Explanation for Body-Size Patterns of Ruminant and Nonruminant Herbivores. *The American Naturalist* 125:641–672.
- Derocher, A. E., N. J. Lunn, and I. Stirling. 2004. Polar Bears in a Warming Climate. *Integrative and Comparative Biology* 44:163–176.
- Duparc, A., P. Marchand, M. Garel, D. Dubray, J. M. Jullien, D. Maillard, and A. Loison. 2014. Apports des colliers GPS en écologie : comparaison des mouvements et de la sélection de l'habitat chez 2 ongulés de montagne, le chamois et le mouflon. Pages 1–6 Actes de la conférence. Grenoble, France.
- Duparc, A., C. Redjadj, F. Viard-Crétat, S. Lavorel, G. Austrheim, and A. Loison. 2012. Covariation between plant above-ground biomass and phenology in sub-alpine grasslands. *Applied Vegetation Science* 16:305–316.
- Dussault, C., R. Courtois, J. P. Ouellet, and I. Girard. 2005. Space use of moose in relation to food availability. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* 83:1431–1437.
- Dussault, C., V. Pinard, J.-P. Ouellet, R. Courtois, and D. Fortin. 2012. Avoidance of roads and selection for recent cutovers by threatened caribou: fitness-rewarding or maladaptive behaviour? *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 279:4481–4488.

- Eagles, P. F., S. F. McCool, and C. D. Haynes. 2002. Sustainable tourism in protected areas: Guidelines for planning and management. IUCN.
- Eberhardt, L. L. 1977. Optimal policies for conservation of large mammals, with special reference to marine ecosystems. *Environmental Conservation* 4:205–212.
- Ehrlich, P. R., and H. A. Mooney. 1983. Extinction, substitution, and ecosystem services. *BioScience* 33:248–254.
- Eldegard, K., J. T. Lyngved, and O. Hjeljord. 2012. Coping in a human-dominated landscape: trade-off between foraging and keeping away from roads by moose (*Alces alces*). *European Journal of Wildlife Research* 58:969–979.
- Elgar, M. A. 1989. Predator Vigilance and Group Size in Mammals and Birds: A Critical Review of the Empirical Evidence. *Biological Reviews* 64:13–33.
- Ellenberg, U., A. N. Setiawan, A. Cree, D. M. Houston, and P. J. Seddon. 2007. Elevated hormonal stress response and reduced reproductive output in Yellow-eyed penguins exposed to unregulated tourism. *General and comparative endocrinology* 152:54–63.
- Elsner-Schack, I. V. 1985. What is good chamois habitat. Pages 71–76 *The Biology and Management of Mountain Ungulates*. Croom Helm. Lovari, S., UK.
- Elton, C. 1927. *Animal ecology*. 207 pp. Sidgwick & Jackson, LTD. London.
- Emlen, J. M. 1966. The role of time and energy in food preference. *American Naturalist*:611–617.
- Estève, C. 2004. Le droit de chasse en France de 1789 à 1914. *Histoire & Sociétés Rurales* 21:73–114.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*:487–515.
- Ferrari, M. C., A. Sih, and D. P. Chivers. 2009. The paradox of risk allocation: a review and prospectus. *Animal Behaviour* 78:579–585.

- Flament, C., and J. P. Hamard. 2011. Observatoire du Donon - Diagnostic de l'impact des cervidés sur l'avenir des peuplements forestiers. Page 98. ONCFS, CEMAGREF.
- Fletcher, R. J. 2007. Species interactions and population density mediate the use of social cues for habitat selection. *Journal of Animal Ecology* 76:598–606.
- Foley, J. A., R. DeFries, G. P. Asner, C. Barford, G. Bonan, S. R. Carpenter, F. S. Chapin, M. T. Coe, G. C. Daily, H. K. Gibbs, and others. 2005. Global consequences of land use. *science* 309:570–574.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). 2016a. State of world fisheries and aquaculture. Food & Agriculture Org, S.I.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). 2016b. State of the World's Forests.
- Foster, C. N., P. S. Barton, and D. B. Lindenmayer. 2014. Effects of large native herbivores on other animals. *Journal of Applied Ecology* 51:929–938.
- Foster, W. A., and J. E. Treherne. 1981. Evidence for the dilution effect in the selfish herd from fish predation on a marine insect.
- French, S. S., D. F. DeNardo, T. J. Greives, C. R. Strand, and G. E. Demas. 2010. Human disturbance alters endocrine and immune responses in the Galapagos marine iguana (*Amblyrhynchus cristatus*). *Hormones and Behavior* 58:792–799.
- Fretwell, S. D. 1972. Populations in a seasonal environment. Princeton University Press.
- Fretwell, S. D., and H. L. J. Lucas. 1969. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds I. *Acta Biotheoretica* 19:16–36.
- Frid, A., and L. M. Dill. 2002. Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conservation Ecology* 6.
- Fryxell, J. M. 1991. Forage Quality and Aggregation by Large Herbivores. *The American Naturalist* 138:478–498.

- Gaillard, J., A. Loison, C. Toigo, D. Delorme, and G. Van Laere. 2003. Cohort effects and deer population dynamics. *Ecoscience* 10:412–420.
- Gaillard, J.-M., M. Festa-Bianchet, N. G. Yoccoz, A. Loison, and C. Toigo. 2000. Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of ecology and Systematics*:367–393.
- Gaillard, J.-M., M. Hebblewhite, A. Loison, M. Fuller, R. Powell, M. Basille, and B. V. Moorter. 2010. Habitat–performance relationships: finding the right metric at a given spatial scale. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365:2255–2265.
- Gander, H., and P. Ingold. 1997. Reactions of male alpine chamois *Rupicapra r. rupicapra* to hikers, joggers and mountainbikers. *Biological Conservation* 79:107–109.
- Gandiwa, E. 2013. Top-down and bottom-up control of large herbivore populations: a review of natural and human-induced influences. *NuSpace Institutional Repository* 6:493–505.
- Garcia-Gonzalez, R., and P. Cuartas. 1996. Trophic utilization of a montane/subalpine forest by chamois (*Rupicapra pyrenaica*) in the Central Pyrenees. *Forest Ecology and Management* 88:15–23.
- Garel, M., J.-M. Gaillard, J.-M. Jullien, D. Dubray, D. Maillard, and A. Loison. 2011. Population abundance and early spring conditions determine variation in body mass of juvenile chamois. *Journal of Mammalogy* 92:1112–1117.
- Garel, M., A. Loison, J.-M. Jullien, D. Dubray, D. Maillard, and J.-M. Gaillard. 2009. Sex-specific growth in alpine chamois. *Journal of Mammalogy* 90:954–960.
- Gaudry, W., S. Saïd, J.-M. Gaillard, T. Chevrier, A. Loison, D. Maillard, and C. Bonenfant. 2015. Partial migration or just habitat selection? Seasonal movements of roe deer in an Alpine population. *Journal of Mammalogy* 96:502–510.

- Gause, G. F. 1934. *The struggle for existence*. Courier Dover Publications.
- Gauthier, D., and J.-C. Villaret. 1990. *La réintroduction en France du bouquetin des Alpes*. Société nationale de protection de la nature et d'acclimatation de France, Paris (FRA), Saint Jean du Gard.
- Geiger, F., J. Bengtsson, F. Berendse, W. W. Weisser, M. Emmerson, M. B. Morales, P. Ceryngier, J. Liira, T. Tschardtke, C. Winqvist, S. Eggers, R. Bommarco, T. Pärt, V. Bretagnolle, M. Plantegenest, L. W. Clement, C. Dennis, C. Palmer, J. J. Oñate, I. Guerrero, V. Hawro, T. Aavik, C. Thies, A. Flohre, S. Hänke, C. Fischer, P. W. Goedhart, and P. Inchausti. 2010. Persistent negative effects of pesticides on biodiversity and biological control potential on European farmland. *Basic and Applied Ecology* 11:97–105.
- Geiser, F., and T. Ruf. 1995. Hibernation versus daily torpor in mammals and birds: physiological variables and classification of torpor patterns. *Physiological Zoology*:935–966.
- Geist, V. 1974. On the relationship of social evolution and ecology in ungulates. *American zoologist* 14:205–220.
- Gerard, J.-F., and C. Richard-Hansen. 1992. Social affinities as the basis of the social organization of a Pyrenean chamois (*Rupicapra pyrenaica*) population in an open mountain range. *Behavioural Processes* 28:111–122.
- Gidon, M. 1999. Tectoniques superposées dans le synclinal des Aillons et ses abords (massif des Bauges, Savoie, France). *Géologie Alpine* 75:91–102.
- Gill, R. M. A. 1992. A review of damage by mammals in north temperate forests: 1. Deer. *Forestry* 65:145–169.

- Girardeau, E. 2015. Mobilités estivales touristiques et sportives dans un espace à forte densité animale. Mémoire de Master 2 «Gestion de l'environnement et valorisation des ressources territoriales», Albi, France.
- Godin, J.-G. J., and M. H. A. Keenleyside. 1984. Foraging on patchily distributed prey by a cichlid fish (Teleostei, Cichlidae): A test of the ideal free distribution theory. *Animal Behaviour* 32:120–131.
- Gordon, I. J., A. J. Hester, and M. Festa-Bianchet. 2004. The management of wild large herbivores to meet economic, conservation and environmental objectives. *Journal of Applied Ecology* 41:1021–1031.
- Gordon, I. J., and A. W. Illius. 1994. The functional significance of the browser-grazer dichotomy in African ruminants. *Oecologia* 98:167–175.
- Gordon, I. J., and A. W. Illius. 1996. The nutritional ecology of African ruminants: a reinterpretation. *Journal of Animal Ecology*:18–28.
- Gortázar, C., P. Acevedo, F. Ruiz-Fons, and J. Vicente. 2006. Disease risks and overabundance of game species. *European Journal of Wildlife Research* 52:81–87.
- Gortázar, C., R. J. Delahay, R. A. McDonald, M. Boadella, G. J. Wilson, D. Gavier-Widen, and P. Acevedo. 2012. The status of tuberculosis in European wild mammals. *Mammal Review* 42:193–206.
- Gortázar, C., E. Ferroglio, U. Höfle, K. Frölich, and J. Vicente. 2007. Diseases shared between wildlife and livestock: a European perspective. *European Journal of Wildlife Research* 53:241–256.
- Gottfried, M., H. Pauli, A. Futschik, M. Akhalkatsi, P. Barančok, J. L. B. Alonso, G. Coldea, J. Dick, B. Erschbamer, G. Kazakis, and others. 2012. Continent-wide response of mountain vegetation to climate change. *Nature Climate Change* 2:111–115.
- Grinnell, J. 1917. The niche-relationships of the California Thrasher. *The Auk* 34:427–433.

- Gruas, L. 2015. Enquête sur les mobilités hivernales touristiques et sportives en territoire à forte densité animale. Mémoire de master 2 «Ecologie Humaine», Université Bordeaux Montaigne, Bessac, France.
- Guibert, B. 2007. Bilan national de l'indemnisation des dégâts agricoles de sangliers. Pages 73–78 Modalités de gestion du sanglier, Actes du colloque tenu à Reims (Marne) les.
- Gunnarsson, T. G., J. A. Gill, J. Newton, P. M. Potts, and W. J. Sutherland. 2005. Seasonal matching of habitat quality and fitness in a migratory bird. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 272:2319–2323.
- Haddad, N. M., L. A. Brudvig, J. Clobert, K. F. Davies, A. Gonzalez, R. D. Holt, T. E. Lovejoy, J. O. Sexton, M. P. Austin, C. D. Collins, W. M. Cook, E. I. Damschen, R. M. Ewers, B. L. Foster, C. N. Jenkins, A. J. King, W. F. Laurance, D. J. Levey, C. R. Margules, B. A. Melbourne, A. O. Nicholls, J. L. Orrock, D.-X. Song, and J. R. Townshend. 2015. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances* 1:e1500052.
- Hall, L. S., P. R. Krausman, and M. L. Morrison. 1997. The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin*:173–182.
- Hamel, S., and S. D. Côté. 2009. Foraging decisions in a capital breeder: trade-offs between mass gain and lactation. *Oecologia* 161:421–432.
- Hamr, J. 1988. Disturbance Behaviour of Chamois in an Alpine Tourist Area of Austria. *Mountain Research and Development* 8:65–73.
- Hanley, T. A. 1982. The nutritional basis for food selection by ungulates. *Journal of Range Management*:146–151.
- Hanley, T. A., and J. D. McKendrick. 1983. Seasonal changes in chemical composition and nutritive value of native forages in a spruce-hemlock forest, southeastern Alaska. United States Department of Agriculture, Forest service.

- Hardenberg, A., B. Bassano, A. Peracino, and S. Lovari. 2000. Male Alpine chamois occupy territories at hotspots before the mating season. *Ethology* 106:617–630.
- Hardin, G. 1960. The competitive exclusion principle. *Science* 131:1292–1297.
- Harris, R. B., and D. H. Pletscher. 2002. Incentives toward conservation of argali *Ovis ammon*: a case study of trophy hunting in western China. *Oryx* 36:373–381.
- Hars, J., M.-L. Boschioli, A. Duvauchelle, and B. Garin-Bastuji. 2006. La tuberculose à *Mycobacterium bovis* chez le cerf et le sanglier en France. Émergence et risque pour l'élevage bovin. -Les maladies infectieuses. Séances thématiques exceptionnelles, 2006-10-05.
- Hars, J., S. Rautureau, M. Jaÿ, Y. Game, D. Gauthier, J.-P. Herbaux, J.-M. Le Horgne, E. Maucci, J.-J. Pasquier, A. Vaniscotte, and others. 2013. Un foyer de brucellose chez les ongulés sauvages du massif du Bargy en Haute-Savoie. *Bull. Epidemiol. Santé Anim. Alim* 60:2–6.
- Hars, J., S. Rautureau, A. Vaniscotte, J.-P. Herbaux, J.-J. Pasquier, A. Depecker, V. Le Bourg, Y. Game, C. Toigo, V. Mick, and others. 2015. La brucellose des bouquetins du massif du Bargy (Haute-Savoie): où en est-on en 2015? 14–18.
- Harvell, C. D., C. E. Mitchell, J. R. Ward, S. Altizer, A. P. Dobson, R. S. Ostfeld, and M. D. Samuel. 2002. Climate Warming and Disease Risks for Terrestrial and Marine Biota. *Science* 296:2158–2162.
- Hernández, L., and J. W. Laundré. 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.
- Hickling, R., D. B. Roy, J. K. Hill, R. Fox, and C. D. Thomas. 2006. The distributions of a wide range of taxonomic groups are expanding polewards. *Global change biology* 12:450–455.

- Hixon, M. A. 1982. Energy Maximizers and Time Minimizers: Theory and Reality. *The American Naturalist*:596–599.
- Hobbs, N. T. 1996. Modification of Ecosystems by Ungulates. *The Journal of Wildlife Management* 60:695.
- Hofmann, R. R. 1989. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia* 78:443–457.
- Hofmann, R. R., and D. R. M. Stewart. 1972. Grazer or browser: a classification based on the stomach structure and feeding habits of East African ruminants. *Mammalia* 36:226–240.
- Holling, C. S. 1959a. The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the European pine sawfly. *The Canadian Entomologist* 91:293–320.
- Holling, C. S. 1959b. Some Characteristics of Simple Types of Predation and Parasitism. *The Canadian Entomologist* 91:385–398.
- Hopcraft, J. G. C., H. Olff, and A. R. E. Sinclair. 2010. Herbivores, resources and risks: alternating regulation along primary environmental gradients in savannas. *Trends in Ecology & Evolution* 25:119–128.
- Houssin, H. 1987. Mise en place d'une gestion rationnelle sur le massif des Bauges (Savoie, Haute-Savoie). *Bull. Mens. ONC*:36–41.
- Houssin, H., A. Loison, and J. M. Gaillard. 1993. Participation à la reproduction des femelles de chamois (*Rupicapra rupicapra*) en fonction de leur âge dans une population alpine chassée. *Gibier Faune Sauvage* 10:39–45.
- Houssin, H., A. Loison, J.-M. Jullien, J.-M. Gaillard, E. Taran, and Ü. K. Ebner. 1994. Validité de la méthode du pointage-flash pour l'estimation des effectifs de chamois (*Rupicapra rupicapra*). *Gibier faune sauvage* 11:287–298.

- Hughes, T. P., A. H. Baird, D. R. Bellwood, M. Card, S. R. Connolly, C. Folke, R. Grosberg, O. Hoegh-Guldberg, J. B. C. Jackson, J. Kleypas, and others. 2003. Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *science* 301:929–933.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22:415–427.
- Hutto, R. L. 1985. Habitat selection nonbreeding, migratory land birds. Pages 455–476 *Habitat selection in birds*. Academic Press. Orlando. M.L. Cody, Fla.
- Ingold, P., U. Pfister, E. Baechler, and P. Enggist-Dueblin. 1998. Pattern and rhythm of activity in alpine chamois *Rupicapra r. rupicapra* during winter 63:183–185.
- IPCC. 2014. *Climate Change 2014 : Synthesis Report (AR5)*. Cambridge University Press. Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- IUCN. 2016. *The IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2016-1. <http://www.iucnredlist.org/>.
- Janis, C. M. 1990. Correlation of cranial and dental variables with dietary preferences in mammals: a comparison of macropodoids and ungulates. *Memoirs of the Queensland Museum* 28:349–366.
- Jarman, P. 1974. The social organisation of antelope in relation to their ecology. *Behaviour* 48:215–267.
- Jayakody, S., A. M. Sibbald, R. W. Mayes, R. J. Hooper, I. J. Gordon, and X. Lambin. 2011. Effects of human disturbance on the diet composition of wild red deer (*Cervus elaphus*). *European Journal of Wildlife Research* 57:939–948.
- Jedrzejewski, W., M. Apollonio, B. Jedrzejewska, and I. Kojola. 2011. Ungulate-large carnivore relationships in Europe. Pages 85–105 *Ungulate Management in Europe : Problems and Practices*.

- Johnson, C. J., M. S. Boyce, R. L. Case, H. D. Cluff, R. J. Gau, A. Gunn, and R. Mulders. 2005. Cumulative effects of human developments on arctic wildlife. *Wildlife Monographs*:1–36.
- Johnson, D. H. 1980. The Comparison of Usage and Availability Measurements for Evaluating Resource Preference. *Ecology* 61:65–71.
- Jonas, T., F. Geiger, and H. Jenny. 2008. Mortality pattern of the Alpine chamois: the influence of snow-meteorological factors. Pages 56–62 in M. Schneebeli, editor. *Annals of Glaciology*, Vol 49, 2008. Int Glaciological Soc, Cambridge.
- Jones, C. G., J. H. Lawton, and M. Shachak. 1994. Organisms as ecosystem engineers. Pages 130–147 *Ecosystem management*. Springer.
- Jönsson, K. I. 1997. Capital and Income Breeding as Alternative Tactics of Resource Use in Reproduction. *Oikos* 78:57–66.
- Jonzén, N., P. Lundberg, and A. Gardmark. 2001. Harvesting spatially distributed populations. *Wildlife Biology* 7:197–203.
- Jullien, J.-M., and M. Cornillon. 2012. *Le Chamois : Biologie et écologie - Etudes dans le massif des Bauges*. Biotop Editions, Mèze.
- Kays, R., M. C. Crofoot, W. Jetz, and M. Wikelski. 2015. Terrestrial animal tracking as an eye on life and planet. *Science* 348:aaa2478.
- Kleiber, M. 1932. Body size and metabolism. *Journal of Agricultural science* 6:315–353.
- Knight, R. L., and K. J. Gutzwiller. 1995. *Wildlife and recreationists: coexistence through management and research*. Island Press.
- Knight, T. M., M. W. McCoy, J. M. Chase, K. A. McCoy, and R. D. Holt. 2005. Trophic cascades across ecosystems. *Nature* 437:880–883.
- Köhler, H.-R., and R. Triebkorn. 2013. Wildlife ecotoxicology of pesticides: can we track effects to the population level and beyond? *Science* 341:759–765.

- Kotler, B. P. 1997. Patch use by gerbils in a risky environment: manipulating food and safety to test four models. *Oikos*:274–282.
- Krasińska, M., and Z. A. Krasiński. 2013. *European Bison*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg.
- Krause, J., and G. D. Ruxton. 2002. *Living in groups*. Oxford University Press.
- La Morgia, V., and B. Bassano. 2009. Feeding habits, forage selection, and diet overlap in Alpine chamois (*Rupicapra rupicapra* L.) and domestic sheep. *Ecological Research* 24:1043–1050.
- Lafaysse, M., S. Morin, C. Coleou, M. Vernay, D. Serca, F. Besson, J.-M. Willemet, G. Giraud, and Y. Durand. 2013. Towards a New Chain of Models for Avalanche Hazard Forecasting in French Mountain Ranges, Including Low Altitude Mountains. *International Snow Science Workshop Grenoble – Chamonix Mont-Blanc - October 07-11, 2013*:162–165.
- Lamarque, P., F. Quétier, and S. Lavorel. 2011. The diversity of the ecosystem services concept and its implications for their assessment and management. *Comptes Rendus Biologies* 334:441–449.
- Lamprey, H. F. 1963. Ecological Separation of the Large Mammal Species in the Tarangire Game Reserve, Tanganyika¹. *African Journal of Ecology* 1:63–92.
- Lass, S., and P. Spaak. 2003. Chemically induced anti-predator defences in plankton: a review. *Hydrobiologia* 491:221–239.
- Laundré, J. W., L. Hernández, and K. B. Altendorf. 2001. Wolves, elk, and bison: reestablishing the “landscape of fear” in Yellowstone National Park, U.S.A. *Canadian Journal of Zoology* 79:1401–1409.
- Laundré, J. W., L. Hernández, and W. J. Ripple. 2010. The landscape of fear: ecological implications of being afraid. *Open Ecology Journal* 3:1–7.

- Le Saout, S., J.-L. Martin, P. Blanchard, N. Cebe, A. j. Mark Hewison, J.-L. Rames, and S. Chamailé-Jammes. 2015. Seeing a Ghost? Vigilance and Its Drivers in a Predator-free World. *Ethology*:1–10.
- Lebreton, J.-D., K. P. Burnham, J. Clobert, and D. R. Anderson. 1992. Modeling Survival and Testing Biological Hypotheses Using Marked Animals: A Unified Approach with Case Studies. *Ecological Monographs* 62:67–118.
- Lenoir, J., J. Gegout, P. Marquet, P. De Ruffray, and H. Brisse. 2008. A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science* 320:1768–1771.
- Lima, S. L. 1995. Back to the basics of anti-predatory vigilance: the group-size effect. *Animal Behaviour* 49:11–20.
- Lima, S. L., and P. A. Bednekoff. 1999. Temporal Variation in Danger Drives Antipredator Behavior: The Predation Risk Allocation Hypothesis. *The American Naturalist* 153:649–659.
- Lima, S. L., and L. M. Dill. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 68:619–640.
- Lind, J., and W. Cresswell. 2005. Determining the fitness consequences of antipredation behavior. *Behavioral Ecology* 16:945–956.
- Lindenmayer, D., S. Cunningham, and A. Young. 2012. Land Use Intensification.
- Lindsey, P. A., R. Alexander, M. G. L. Mills, S. Romanach, and R. Woodroffe. 2007. Wildlife viewing preferences of visitors to protected areas in South Africa: implications for the role of ecotourism in conservation. *Journal of Ecotourism* 6:19–33.

- Linnell, J., and F. Zachos. 2011. Status and distribution patterns of European ungulates: genetics, population history and conservation. Pages 12–53 *Ungulate management in Europe - Problems and Practices*.
- Loison, A. 1995. *Approches intra- et inter-spécifiques de la dynamique des populations: l'exemple du chamois*. Université Claude Bernard - Lyon 1.
- Loison, A., J. Appolinaire, J.-M. Jullien, and D. Dubray. 2006. How reliable are total counts to detect trends in population size of chamois *Rupicapra rupicapra* and *R. pyrenaica*? *Wildlife Biology* 12:77–88.
- Loison, A., G. Darmon, S. Cassar, J.-M. Jullien, and D. Maillard. 2008. Age- and sex-specific settlement patterns of chamois (*Rupicapra rupicapra*) offspring. *Canadian Journal of Zoology* 86:588–593.
- Loison, A., M. Festa-Bianchet, J.-M. Gaillard, J. T. Jorgenson, and J.-M. Jullien. 1999a. Age-specific survival in five populations of ungulates: evidence of senescence. *Ecology* 80:2539–2554.
- Loison, A., J. Gaillard, and H. Houssin. 1994. New insight on survivorship of female chamois (*Rupicapra rupicapra*) from observation of marked animals. *Canadian Journal of Zoology* 72:591–597.
- Loison, A., J.-M. Gaillard, and J.-M. Jullien. 1996. Demographic patterns after an epizootic of keratoconjunctivitis in a chamois population. *The Journal of wildlife management* 60:517–527.
- Loison, A., J.-M. Jullien, and P. Menaut. 1999b. Subpopulation structure and dispersal in two populations of chamois. *Journal of Mammalogy* 80:620–632.
- Loison, A., E. J. Solberg, N. G. Yoccoz, and R. Langvatn. 2004. Sex differences in the interplay of cohort and mother quality on body mass of red deer calves. *Ecology* 85:1992–2002.

- Loison, A., C. Toïgo, and J. M. Gaillard. 2003. Large Herbivores in Continental European Alpine Ecosystems: Current Status and Challenges for the Future 167:351–366.
- Lovari, S., and R. Cosentino. 1986. Seasonal habitat selection and group size of the Abruzzo chamois (*Rupicapra pyrenaica ornata*). *Bolletino di zoologia* 53:73–78.
- Lovari, S., F. Sacconi, and G. Trivellini. 2006. Do alternative strategies of space use occur in male Alpine chamois? *Ethology Ecology & Evolution* 18:221–231.
- Macandza, V. A., N. Owen-Smith, and I. Cain James W. 2012. Dynamic spatial partitioning and coexistence among tall grass grazers in an African savanna. *Oikos* 121:891–898.
- MacArthur, R. H., and E. R. Pianka. 1966. On Optimal Use of a Patchy Environment. *The American Naturalist* 100:603–609.
- Mace, G. M., N. J. Collar, K. J. Gaston, C. Hilton-Taylor, H. R. Akçakaya, N. Leader-Williams, E. J. Milner-Gulland, and S. N. Stuart. 2008. Quantification of extinction risk: IUCN's system for classifying threatened species. *Conservation Biology* 22:1424–1442.
- Maillard, D., J. M. Gaillard, A. J. M. Hewison, B. P., P. Duncan, A. Loison, C. Toigo, E. Baubet, C. Bonenfant, M. Garel, and C. Saint-Andrieux. 2010. Ungulates and their management in France. Pages 441–474 *in* M. Apollonio, R. Andersen, and R. Putman, editors. Cambridge University press.
- Maillard, D., J. M. Jullien, M. Garel, T. Amblard, and A. Loison. 2014. Gestion cynégétique du chamois : des comptages traditionnels aux ICE Faune Sauvage. *Faune Sauvage*.
- Marchand, P., M. Garel, G. Bourgoïn, D. Dubray, D. Maillard, and A. Loison. 2014a. Impacts of tourism and hunting on a large herbivore's spatio-temporal behavior in and around a French protected area. *Biological Conservation* 177:1–11.

- Marchand, P. 2013a. Déterminants spatio-temporels de la sélection de l'habitat chez le mouflon méditerranéen *Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp. Université de Grenoble, France.
- Marchand, P., M. Garel, G. Bourgoïn, P. Michel, D. Maillard, and A. Loison. 2014b. Habitat-related variation in carcass mass of a large herbivore revealed by combining hunting and GPS data: Habitat and Carcass Mass in Mouflon. *The Journal of Wildlife Management* 78:657–670.
- Marchand, P., C. Redjadj, M. Garel, J.-M. Cugnasse, D. Maillard, and A. Loison. 2013. Are mouflon *Ovis gmelini musimon* really grazers? A review of variation in diet composition. *Mammal Review* 43:275–291.
- Mårell, A., A. Hofgaard, and K. Danell. 2006. Nutrient dynamics of reindeer forage species along snowmelt gradients at different ecological scales. *Basic and Applied Ecology* 7:13–30.
- Marsh, K. J., B. D. Moore, I. R. Wallis, and W. J. Foley. 2014. Feeding rates of a mammalian browser confirm the predictions of a “foodscape” model of its habitat. *Oecologia* 174:873–882.
- Masini, F., and S. Lovari. 1988. Systematics, phylogenetic relationships, and dispersal of the chamois (*Rupicapra* spp.). *Quaternary Research* 30:339–349.
- Mason, T. H., M. Apollonio, R. Chirichella, S. G. Willis, and P. A. Stephens. 2014a. Environmental change and long-term body mass declines in an alpine mammal. *Frontiers in Zoology* 11:69.
- Mason, T. H., P. A. Stephens, M. Apollonio, and S. G. Willis. 2014b. Predicting potential responses to future climate in an alpine ungulate: interspecific interactions exceed climate effects. *Global change biology* 20:3872–3882.

- Matson, P. A., W. J. Parton, A. G. Power, and M. J. Swift. 1997. Agricultural intensification and ecosystem properties. *Science* 277:504–509.
- McArthur, C., P. B. Banks, R. Boonstra, and J. S. Forbey. 2014. The dilemma of foraging herbivores: dealing with food and fear. *Oecologia*:1–13.
- McMahon, T. E., and W. J. Matter. 2006. Linking habitat selection, emigration and population dynamics of freshwater fishes: a synthesis of ideas and approaches. *Ecology of Freshwater Fish* 15:200–210.
- McNaughton, S. J. 1985. Ecology of a Grazing Ecosystem: The Serengeti. *Ecological Monographs* 55:259–294.
- Mendoza, M., C. M. Janis, and P. Palmqvist. 2002. Characterizing complex craniodental patterns related to feeding behaviour in ungulates: a multivariate approach. *Journal of Zoology* 258:223–246.
- Mengel, K., E. A. Kirkby, H. Kosegarten, and T. Appel. 2001. Principles of plant nutrition. 5th edition. Kluwer Academic Publishers.
- Milchunas, D. G., W. K. Lauenroth, and I. C. Burke. 1998. Livestock grazing: animal and plant biodiversity of shortgrass steppe and the relationship to ecosystem function. *Oikos*:65–74.
- Millennium Ecosystem Assessment. 2005. Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity Synthesis. World Resources Institute. Washington, DC.
- Mills, L. S., M. E. Soulé, and D. F. Doak. 1993. The keystone-species concept in ecology and conservation. *BioScience* 43:219–224.
- Milner-Gulland, E. J., and E. L. Bennett. 2003. Wild meat: the bigger picture. *Trends in Ecology & Evolution* 18:351–357.
- Ministère de l'Agriculture, de l'Agroalimentaire et de la Forêt. 2015. L'utilisation du territoire en 2014. Agreste - Chiffres et Données Agriculture.

- Mittelbach, G. G. 1981. Foraging efficiency and body size: a study of optimal diet and habitat use by bluegills. *Ecology* 62:1370–1386.
- Molinari-Jobin, A., P. Molinari, A. Loison, J.-M. Gaillard, and U. Breitenmoser. 2004. Life cycle period and activity of prey influence their susceptibility to predators. *Ecography* 27:323–329.
- Molnar, J. L., R. L. Gamboa, C. Revenga, and M. D. Spalding. 2008. Assessing the global threat of invasive species to marine biodiversity. *Frontiers in Ecology and the Environment* 6:485–492.
- Moore, K. J., and H.-J. G. Jung. 2001. Lignin and fiber digestion. *Journal of range management*:420–430.
- Morellet, N., S. Champely, J.-M. Gaillard, P. Ballon, and Y. Boscardin. 2001. The browsing index: new tool uses browsing pressure to monitor deer populations. *Wildlife Society Bulletin*:1243–1252.
- Morellet, N., J.-M. Gaillard, A. Hewison, P. Ballon, Y. Boscardin, P. Duncan, F. Klein, and D. Maillard. 2007. Indicators of ecological change: new tools for managing populations of large herbivores. *Journal of Applied Ecology* 44:634–643.
- Morellet, N., F. Klein, E. Solberg, and R. Andersen. 2011. The census and management of populations of ungulates in Europe. Pages 106–143 *Ungulate management in Europe : problems and practices*. Cambridge University Press. R. Putman, M. Apollonio ,R. Andersen, UK.
- Morin, A., M. Rughetti, S. Rioux-Paquette, and M. Festa-Bianchet. 2016. Older conservatives: reproduction in female Alpine chamois is increasingly risk-averse with age.
- Mysterud, A. 2006. The concept of overgrazing and its role in management of large herbivores. *Wildlife Biology* 12:129–141.

- Mysterud, A., and R. A. Ims. 1998. Functional responses in habitat use: availability influences relative use in trade-off situations. *Ecology* 79:1435–1441.
- Nesti, I., M. Posillico, and S. Lovari. 2010. Ranging behaviour and habitat selection of Alpine chamois. *Ethology Ecology & Evolution* 22:215–231.
- Neumann, W., G. Ericsson, and H. Dettki. 2010. Does off-trail backcountry skiing disturb moose? *European Journal of Wildlife Research* 56:513–518.
- Newsome, D., S. A. Moore, and R. K. Dowling. 2012. *Natural area tourism: Ecology, impacts and management*. Channel View Publications.
- Ohashi, H., M. Saito, R. Horie, H. Tsunoda, H. Noba, H. Ishii, T. Kuwabara, Y. Hiroshige, S. Koike, Y. Hoshino, H. Toda, and K. Kaji. 2013. Differences in the activity pattern of the wild boar *Sus scrofa* related to human disturbance. *European Journal of Wildlife Research* 59:167–177.
- Olf, H., and M. E. Ritchie. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in ecology & evolution* 13:261–265.
- Olf, H., M. E. Ritchie, and H. H. Prins. 2002. Global environmental controls of diversity in large herbivores. *Nature* 415:901–904.
- ONF. 2016. *Forêts françaises : le patrimoine forestier français en forte expansion*.
- Ossi, F., J.-M. Gaillard, M. Hebblewhite, and F. Cagnacci. 2014. Snow sinking depth and forest canopy drive winter resource selection more than supplemental feeding in an alpine population of roe deer. *European Journal of Wildlife Research*:1–14.
- Palazy, L., C. Bonenfant, J. M. Gaillard, and F. Courchamp. 2012. Rarity, trophy hunting and ungulates. *Animal Conservation* 15:4–11.
- Palmer, M., E. Bernhardt, E. Chornesky, S. Collins, A. Dobson, C. Duke, B. Gold, R. Jacobson, S. Kingsland, R. Kranz, and others. 2004. Ecology for a crowded planet. *Science* 304:1251–1252.

- Parker, G. A., R. R. Baker, and V. G. F. Smith. 1972. The origin and evolution of gamete dimorphism and the male-female phenomenon. *Journal of Theoretical Biology* 36:529–553.
- Parker, G. A., J. M. Smith, and others. 1990. Optimality theory in evolutionary biology. *Nature* 348:27–33.
- Parker, K. L., and C. T. Robbins. 1984. Thermoregulation in mule deer and elk. *Canadian Journal of Zoology* 62:1409–1422.
- Parker, K. L., C. T. Robbins, and T. A. Hanley. 1984. Energy Expenditures for Locomotion by Mule Deer and Elk. *The Journal of Wildlife Management* 48:474.
- Parmesan, C. 2006. Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37:637–669.
- Patthey, P., S. Wirthner, N. Signorell, and R. Arlettaz. 2008. Impact of outdoor winter sports on the abundance of a key indicator species of alpine ecosystems. *Journal of Applied Ecology* 45:1704–1711.
- Pełksa, Ł., and M. Ciach. 2015. Negative effects of mass tourism on high mountain fauna: the case of the Tatra chamois *Rupicapra rupicapra tatraica*. *Oryx* 49:500–505.
- Pépin, D., F. Lamerenx, H. Chadelaud, and J.-M. Recarte. 1996. Human-related disturbance risk and distance to cover affect use of montane pastures by Pyrenean chamois. *Applied Animal Behaviour Science* 46:217–228.
- Pereira, H. M., P. W. Leadley, V. Proença, R. Alkemade, J. P. W. Scharlemann, J. F. Fernandez-Manjarrés, M. B. Araújo, P. Balvanera, R. Biggs, W. W. L. Cheung, L. Chini, H. D. Cooper, E. L. Gilman, S. Guénette, G. C. Hurtt, H. P. Huntington, G. M. Mace, T. Oberdorff, C. Revenga, P. Rodrigues, R. J. Scholes, U. R. Sumaila, and M. Walpole. 2010. Scenarios for Global Biodiversity in the 21st Century. *Science* 330:1496–1501.

- Pérez, T., J. Albornoz, and A. Domínguez. 2002. Phylogeography of chamois (*Rupicapra* spp.) inferred from microsatellites. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 25:524–534.
- Pérez, T., I. González, S. E. Essler, M. Fernández, and A. Domínguez. 2014. The shared mitochondrial genome of *Rupicapra pyrenaica ornata* and *Rupicapra rupicapra cartusiana*: Old remains of a common past. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 79:375–379.
- Pérez-Barbería, F. J., I. J. Gordon, and C. Nores. 2001a. Evolutionary transitions among feeding styles and habitats in ungulates. *Evolutionary Ecology Research* 3:221–230.
- Pérez-Barbería, J. F., I. J. Gordon, and A. W. Illius. 2001b. Phylogenetic analysis of stomach adaptation in digestive strategies in African ruminants. *Oecologia* 129:498–508.
- Perrin-Malterre, C., and L. Chanteloup. 2015. Observer les pratiques récréatives des touristes : complémentarité des méthodes et des acteurs de l'observation. Université de la Rochelle.
- Perrin-Malterre, C., L. Chanteloup, and L. Gruas. 2016. Perceptions and behavior of winter sports participants in Regional Natural Park of Bauges. University of Novi Sad.
- Peters, R. H. 1986. The ecological implications of body size. Cambridge University Press.
- Pettorelli, N., J.-M. Gaillard, P. Duncan, J.-P. Ouellet, and G. Van Laere. 2001. Population density and small-scale variation in habitat quality affect phenotypic quality in roe deer. *Oecologia* 128:400–405.
- Pioz, M. 2006. Conséquences du parasitisme sur la dynamique des populations d'hôtes: exemples d'agents abortifs dans des populations de chamois (*Rupicapra rupicapra*) et d'Isards (*Rupicapra pyrenaica*). Lyon 1.

- Pioz, M., A. Loison, D. Gauthier, P. Gibert, J.-M. Jullien, M. Artois, and E. Gilot-Fromont. 2008. Diseases and reproductive success in a wild mammal: example in the alpine chamois. *Oecologia* 155:691–704.
- Poulsen, J. R., C. J. Clark, and T. M. Palmer. 2013. Ecological erosion of an Afrotropical forest and potential consequences for tree recruitment and forest biomass. *Biological Conservation* 163:122–130.
- Powell, R. A., and M. S. Mitchell. 2012. What is a home range? *Journal of Mammalogy* 93:948–958.
- Pucek, Z., I. P. Belousova, M. Krasińska, Z. A. Krasiński, and W. Olech. 2004. European bison: status survey and conservation action plan. IUCN-The world conservation union.
- Pulliam, H. R., and T. Caraco. 1984. Living in groups: is there an optimal group size? Pages 122–147 *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. Oxford, UK: Blackwell Scientific Publications. J.R. Krebs and N.B. Davies.
- Putman, R., M. Apollonio, and R. Andersen. 2011. Ungulate management in Europe: problems and practices. Cambridge University Press.
- Pyke, G. H., H. R. Pulliam, and E. L. Charnov. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Quarterly review of Biology*:137–154.
- Rands, M. R., W. M. Adams, L. Bennun, S. H. Butchart, A. Clements, D. Coomes, A. Entwistle, I. Hodge, V. Kapos, J. P. Scharlemann, and others. 2010. Biodiversity conservation: challenges beyond 2010. *Science* 329:1298–1303.
- Raup, D. M., and J. J. Sepkoski Jr. 1982. Mass extinctions in the marine fossil record. *Science* 215:1501–1503.
- Real, L. A., and S. A. Levin. 1991. Theoretical advances: the role of theory in the rise of modern ecology. *Foundations of ecology: classic papers with commentaries*:177–191.

- Redjadj, C. 2010. Etude inter- et intra-spécifique des variations spatio-temporelles de l'utilisation des ressources alimentaires au sein d'une communauté de grands herbivores de montagne. Université Grenoble.
- Redjadj, C., G. Darmon, D. Maillard, T. Chevrier, D. Bastianelli, H. Verheyden, A. Loison, and S. Saïd. 2014. Intra- and Interspecific Differences in Diet Quality and Composition in a Large Herbivore Community. *PLoS ONE* 9:e84756.
- Reimoser, F., and H. Gossow. 1996. Impact of ungulates on forest vegetation and its dependence on the silvicultural system. *Forest ecology and Management* 88:107–119.
- Relyea, R. A. 2009. A cocktail of contaminants: how mixtures of pesticides at low concentrations affect aquatic communities. *Oecologia* 159:363–376.
- Richard, J. H., J. F. Wilshurst, and S. D. Côté. 2014. The effect of snow on space use of an alpine ungulate: recently fallen snow tells more than cumulative snow depth. *Canadian Journal of Zoology*.
- Ripple, W. J., T. M. Newsome, C. Wolf, R. Dirzo, K. T. Everatt, M. Galetti, M. W. Hayward, G. I. H. Kerley, T. Levi, P. A. Lindsey, D. W. Macdonald, Y. Malhi, L. E. Painter, C. J. Sandom, J. Terborgh, and B. V. Valkenburgh. 2015. Collapse of the world's largest herbivores. *Science Advances* 1:e1400103.
- Ritchie, M. E., and H. Olff. 1999. Spatial scaling laws yield a synthetic theory of biodiversity. *Nature* 400:557–560.
- Rodenhouse, N. L., T. W. Sherry, and R. T. Holmes. 1997. Site-dependent regulation of population size: a new synthesis. *Ecology* 78:2025–2042.
- Rodríguez, F., T. Pérez, S. E. Hammer, J. Albornoz, and A. Domínguez. 2010. Integrating phylogeographic patterns of microsatellite and mtDNA divergence to infer the evolutionary history of chamois (genus *Rupicapra*). *BMC Evolutionary Biology* 10:222.

- Rosenzweig, M. L. 1981. A Theory of Habitat Selection. *Ecology* 62:327–335.
- Rosser, A. M., and S. A. Mainka. 2002. Overexploitation and Species Extinctions. *Conservation Biology* 16:584–586.
- Rossi, S., E. Fromont, D. Pontier, C. Cruciere, J. Hars, J. Barrat, X. Pacholek, and M. Artois. 2005. Incidence and persistence of classical swine fever in free-ranging wild boar (*Sus scrofa*). *Epidemiology and Infection* 133:559–568.
- Ruckstuhl, K. E., and T. H. Clutton-Brock. 2005. Sexual segregation and the ecology of the two sexes. *Sexual Segregation in Vertebrates*:3–7.
- Ruckstuhl, K. E., and P. Ingold. 1999. Aspects of mother-kid behavior in Alpine chamois, *Rupicapra rupicapra rupicapra*. *Zeitschrift fuer Saeugetierkunde* 64:76–84.
- Ruckstuhl, K. E., P. Neuhaus, and others. 2000. Sexual segregation in ungulates: a new approach. *Behaviour* 137:361–377.
- Rughetti, M., C. Toïgo, A. Von Hardenberg, E. Rocchia, and M. Festa-Bianchet. 2011. Effects of an exceptionally snowy winter on chamois survival. *Acta Theriologica* 56:329–333.
- Rüttimann, S., M. Giacometti, and A. G. McElligott. 2008. Effect of domestic sheep on chamois activity, distribution and abundance on sub-alpine pastures. *European Journal of Wildlife Research* 54:110–116.
- Saether, B.-E. 1997. Environmental stochasticity and population dynamics of large herbivores: a search for mechanisms. *Trends in Ecology & Evolution* 12:143–149.
- Said, S., V. Tolon, S. Brandt, and E. Baubet. 2012. Sex effect on habitat selection in response to hunting disturbance: the study of wild boar. *European Journal of Wildlife Research* 58:107–115.

- Sandom, C., S. Faurby, B. Sandel, and J.-C. Svenning. 2014. Global late Quaternary megafauna extinctions linked to humans, not climate change. *Proc. R. Soc. B* 281:20133254.
- Sato, C. F., J. T. Wood, and D. B. Lindenmayer. 2013. The Effects of Winter Recreation on Alpine and Subalpine Fauna: A Systematic Review and Meta-Analysis. *PLoS ONE* 8:e64282.
- Schoener, T. W. 1971. Theory of feeding strategies. *Annual review of ecology and systematics*:369–404.
- Schröter, D., W. Cramer, R. Leemans, I. C. Prentice, M. B. Araújo, N. W. Arnell, A. Bondeau, H. Bugmann, T. R. Carter, C. A. Gracia, and others. 2005. Ecosystem service supply and vulnerability to global change in Europe. *science* 310:1333–1337.
- Scott, M. E. 1988. The Impact of Infection and Disease on Animal Populations: Implications for Conservation Biology. *Conservation Biology* 2:40–56.
- Searle, K. R., N. T. Hobbs, and I. J. Gordon. 2007. It's the "Foodscape", not the Landscape: Using Foraging Behavior to Make Functional Assessments of Landscape Condition. *Israel Journal of Ecology & Evolution* 53:297–316.
- Searle, K. R., N. Thompson Hobbs, and L. A. Shipley. 2005. Should I stay or should I go? Patch departure decisions by herbivores at multiple scales. *Oikos* 111:417–424.
- Sears, M. W., and M. J. Angilletta Jr. 2015. Costs and benefits of thermoregulation revisited: both the heterogeneity and spatial structure of temperature drive energetic costs. *The American Naturalist* 185:E94–E102.
- Seebens, H., M. T. Gastner, and B. Blasius. 2013. The risk of marine bioinvasion caused by global shipping. *Ecology Letters* 16:782–790.
- Senft, R. L., M. B. Coughenour, D. W. Bailey, L. R. Rittenhouse, O. E. Sala, and D. M. Swift. 1987. Large herbivore foraging and ecological hierarchies. *BioScience* 37:789–795.

- Sheriff, M. J., C. J. Krebs, and R. Boonstra. 2010. The ghosts of predators past: population cycles and the role of maternal programming under fluctuating predation risk. *Ecology* 91:2983–2994.
- Short, J. 1987. Factors affecting food intake of rangeland herbivores. Pages 84–99 *Kangaroos: Their Ecology and Management in the Sheep Rangelands of Australia*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Sibbald, A. M., R. J. Hooper, J. E. McLeod, and I. J. Gordon. 2011. Responses of red deer (*Cervus elaphus*) to regular disturbance by hill walkers. *European Journal of Wildlife Research* 57:817–825.
- Sinclair, A. R. E., J. M. Fryxell, G. Caughley, and others. 2006. *Wildlife ecology, conservation, and management*. Blackwell Pub.
- Singer, F. J. 1979. m. *The Journal of Wildlife Management* 43:437.
- Skogland, T. 1991. What Are the Effects of Predators on Large Ungulate Populations? *Oikos* 61:401–411.
- Smith, K. F., K. Acevedo-Whitehouse, and A. B. Pedersen. 2009. The role of infectious diseases in biological conservation. *Animal Conservation* 12:1–12.
- Solberg, E. J., and B.-E. Saether. 1999. Hunter observations of moose *Alces alces* as a management tool. *Wildlife Biology* 5:107–117.
- Stamps, J. 1995. Motor learning and the value of familiar space. *American Naturalist*:41–58.
- Stankowich, T. 2008. Ungulate flight responses to human disturbance: A review and meta-analysis. *Biological Conservation* 141:2159–2173.
- Stephens, D. W., and J. R. Krebs. 1986. *Foraging Theory*. Princeton University Press, Princeton, United Kingdom.
- Storms, D. 2008. *Utilisation, sélection et partage des ressources par le cerf et le chevreuil*. AgroParisTech.

- Sunde, P., C. R. Olesen, T. L. Madsen, and L. Haugaard. 2009. Behavioural Responses of GPS-Collared Female Red Deer *Cervus elaphus* to Driven Hunts. *Wildlife Biology* 15:454–460.
- Sutherland, W. J. 1996. From individual behaviour to population ecology. Oxford University Press on Demand.
- Theobald, D. M., J. R. Miller, and N. T. Hobbs. 1997. Estimating the cumulative effects of development on wildlife habitat. *Landscape and urban planning* 39:25–36.
- Thuiller, W., S. Lavorel, M. B. Araújo, M. T. Sykes, and I. C. Prentice. 2005. Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102:8245–8250.
- Thurfjell, H., G. Spong, and G. Ericsson. 2013. Effects of hunting on wild boar *Sus scrofa* behaviour. *Wildlife Biology* 19:87–93.
- Tilman, D. 1982. Resource competition and community structure. Princeton university press.
- Tolon, V., S. Dray, A. Loison, A. Zeileis, C. Fischer, and E. Baubet. 2009. Responding to spatial and temporal variations in predation risk: space use of a game species in a changing landscape of fear. *Canadian Journal of Zoology* 87:1129–1137.
- Tolon, V., J. Martin, S. Dray, A. Loison, C. Fischer, and E. Baubet. 2011. Predator–prey spatial game as a tool to understand the effects of protected areas on harvester–wildlife interactions. *Ecological Applications* 22:648–657.
- Tremblay, J.-P., J. Huot, and F. Potvin. 2007. Density-related effects of deer browsing on the regeneration dynamics of boreal forests. *Journal of Applied Ecology* 44:552–562.
- Trivers, R. 1972. Parental investment and sexual selection. Biological Laboratories, Harvard University.
- Trouvilliez, J. 1997. Twenty years of hunting reserves and sanctuaries in France conclusions and recommendations. *Gibier Faune Sauvage*:227–235.

- Turner, G. F., and T. J. Pitcher. 1986. Attack abatement: a model for group protection by combined avoidance and dilution. *American Naturalist*:228–240.
- Uloth, W. 1972. To the history of the distribution, introduction and cross-breeding of the Tyrrhenis mouflon in Europe and oversea. <http://katalog.pan.pl/webpac-bin/223bzbsPL/wgbroker.exe?new+-access+top+search+open+NR+ee95400552>.
- Unterthiner, S., F. Ferretti, L. Rossi, and S. Lovari. 2012. Sexual and seasonal differences of space use in Alpine chamois. *Ethology Ecology & Evolution* 24:257–274.
- Valeix, M., S. Chamaillé-Jammes, and H. Fritz. 2007. Interference competition and temporal niche shifts: elephants and herbivore communities at waterholes. *Oecologia* 153:739–748.
- Valeix, M., A. J. Loveridge, S. Chamaillé-Jammes, Z. Davidson, F. Murindagomo, H. Fritz, and D. W. Macdonald. 2009. Behavioral adjustments of African herbivores to predation risk by lions: spatiotemporal variations influence habitat use. *Ecology* 90:23–30.
- Van Beest, F. M., P. D. McLoughlin, E. V. Wal, and R. K. Brook. 2014. Density-dependent habitat selection and partitioning between two sympatric ungulates. *Oecologia*:1–11.
- Van Noordwijk, A. J., and G. de Jong. 1986. Acquisition and allocation of resources: their influence on variation in life history tactics. *The American Naturalist* 128:137–142.
- Van Soest, P. J. 1994. *Nutritional ecology of the ruminant*. Cornell University Press.
- Vavra, M., M. J. Willis, and D. P. Sheehy. 1999. Livestock-big game relationships: conflicts and compatibilities. *Grazing behavior of livestock and wildlife. Station Bulletin* 70:130–136.
- Vesey-FitzGerald, D. F. 1960. Grazing Succession among East African Game Animals. *Journal of Mammalogy* 41:161.

- Vignon, V., and H. Barbarreau. 2008. Collisions entre véhicules et ongulés sauvages : quel coût économique ? Une tentative d'évaluation. *Faune Sauvage*:31–35.
- Vitousek, P. M., H. A. Mooney, J. Lubchenco, and J. M. Melillo. 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277:494–499.
- Walther, G. R., S. Beißner, and C. A. Burga. 2005. Trends in the upward shift of alpine plants. *Journal of Vegetation Science* 16:541–548.
- Walther, G. R., E. Post, P. Convey, A. Menzel, C. Parmesan, T. J. C. Beebee, J. M. Fromentin, O. Hoegh-Guldberg, F. Bairlein, and others. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416:389–395.
- Ward, P., and A. Zahavi. 1973. The importance of certain assemblages of birds as “information-centres” for food-finding. *Ibis* 115:517–534.
- Wardle, D. A., G. M. Barker, G. W. Yeates, K. I. Bonner, and A. Ghani. 2001. Introduced browsing mammals in New Zealand natural forests: aboveground and belowground consequences. *Ecological monographs* 71:587–614.
- Werner, E. E., J. F. Gilliam, D. J. Hall, and G. G. Mittelbach. 1983. An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish. *Ecology* 64:1540–1548.
- West-Eberhard, M. J. 1979. Sexual Selection, Social Competition, and Evolution. *Proceedings of the American Philosophical Society* 123:222–234.
- Wey, T. W., O. Spiegel, P.-O. Montiglio, and K. E. Mabry. 2015. Natal dispersal in a social landscape: Considering individual behavioral phenotypes and social environment in dispersal ecology. *Current Zoology* 61:543–556.
- White, R. G. 1981. Ungulates on arctic ranges. Pages 397–483 *Tundra Ecosystems: A Comparative Analysis*. Cambridge University Press. Cambridge.
- White, R. G. 1983. Foraging Patterns and Their Multiplier Effects on Productivity of Northern Ungulates. *Oikos* 40:377.

- White, T. C. . 1993. *The inadequate environment: nitrogen and the abundance of animals*. Springer Science & Business Media.
- Whittaker, R. H., S. A. Levin, and R. B. Root. 1973. Niche, habitat, and ecotope. *The American Naturalist* 107:321–338.
- Wilcove, D. S. 2008. *No way home: the decline of the world's great animal migrations*. Island Press.
- Wilcove, D. S., and M. Wikelski. 2008. Going, going, gone: is animal migration disappearing. *PLoS Biol* 6:e188.
- Williams, A. C., S. E. Flaherty, and S. M. Flaxman. 2013. Quantitative tests of multitrophic ideal free distribution theory. *Animal Behaviour* 86:577–586.
- Williams, B. K., J. D. Nichols, and M. J. Conroy. 2002. *Analysis and management of animal populations*. Academic Press.
- Williams, G. C. 1966. Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *The American Naturalist* 100:687–690.
- Willisch, C. S., and P. Ingold. 2007. Feeding or Resting? The Strategy of Rutting Male Alpine Chamois. *Ethology* 113:97–104.
- Wilmshurst, J. F., J. M. Fryxell, and R. J. Hudsonb. 1995. Forage quality and patch choice by wapiti (*Cervus elaphus*). *Behavioral Ecology* 6:209–217.
- Wilson, R. P., E. Grundy, R. Massy, J. Soltis, B. Tysse, M. Holton, Y. Cai, A. Parrott, L. A. Downey, L. Qasem, and others. 2014. Wild state secrets: ultra-sensitive measurement of micro-movement can reveal internal processes in animals. *Frontiers in Ecology and the Environment* 12:582–587.
- Wilson, R. P., F. Quintana, and V. J. Hobson. 2011. Construction of energy landscapes can clarify the movement and distribution of foraging animals. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 279:975–980.

- Zengeya, F. M., A. Murwira, A. Caron, D. Cornélis, P. Gandiwa, and M. de Garine-Wichatitsky. 2015. Spatial overlap between sympatric wild and domestic herbivores links to resource gradients. *Remote Sensing Applications: Society and Environment* 2:56–65.
- Zimmerman, G. S., W. S. LaHaye, and R. J. Gutiérrez. 2003. Empirical support for a despotic distribution in a California spotted owl population. *Behavioral Ecology* 14:433–437.
- Zimmermann, B., L. Nelson, P. Wabakken, H. Sand, and O. Liberg. 2014. Behavioral responses of wolves to roads: scale-dependent ambivalence. *Behavioral Ecology*:1–12.

Autres communications

Article court de colloque

- A. Duparc, A., P. Marchand, M. Garel, D. Dubray, J. M. Jullien, D. Maillard, and A. Loison. 2014. Apports des colliers GPS en écologie : comparaison des mouvements et de la sélection de l'habitat chez 2 ongulés de montagne, le chamois et le mouflon. Pages 1–6, *Actes de la conférence SAGEO*. Grenoble, France.

Articles collaboratifs

- B. Marchand, P., M. Garel, G. Bourgoïn, A. Duparc, D. Dubray, D. Maillard, and A. Loison. submitted. Combining familiarity and landscape features helps break down the barriers between movements and home ranges in a non-territorial large herbivore. *Journal of Animal Ecology*. In second revision
- C. Chanteloup, L., C. Perrin-Malterre, A. Duparc, and Loison, A. 2015. Construire l'interdisciplinarité dans les recherches sur l'environnement : la mise en œuvre du programme de recherche « sports de nature et faune sauvage ». *Sciences de la société*. 96:85–101.
- D. Chanteloup, L., C. Perrin-Malterre, A. Duparc, and Loison, A. 2016. Quel point de vue sur les espaces partagés entre humains et animaux sauvages. *Espaces et sociétés* 1:33–47.

Posters

- E. Apports des colliers GPS en écologie : Comparaison des mouvements et de la sélection de l'habitat chez deux ongulés de montagne, le chamois et le mouflon. 2014. Colloque SAGEO, Grenoble.
- F. The typology of habitat use in mountain-dwelling ungulate: Chamois (*Rupicapra rupicapra*) as a case study. 2015 Journée des doctorants, Université Grenoble Alpes.

Vulgarisation scientifique

- G. Défi Chamois : jeu de société pédagogique sur l'utilisation de l'espace du chamois

Appendice A

Apports des colliers GPS en écologie : comparaison des mouvements et de la sélection de l'habitat chez 2 ongulés de montagne, le chamois et le mouflon

**DUPARC Antoine^{1,2}, Pascal MARCHAND^{1,2}, GAREL Mathieu¹,
DUBRAY Dominique¹, JULLIEN Jean-Michel¹, MAILLARD
Daniel¹, LOISON Anne².**

1. Centre National d'Etudes et de la Recherche Appliquée sur la Faune de Montagne, Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Juvignac, France

2. Laboratoire d'Ecologie Alpine, Centre National de la Recherche Scientifique, Université de Savoie, Le Bourget-du-Lac, France

Antoine.duparc@univ-savoie.fr

RÉSUMÉ. Pendant longtemps limitées par les contraintes physiques de la montagne, les études sur l'occupation spatiale (mouvements et sélection de l'habitat) par les ongulés sauvages ont connu un nouvel essor grâce à l'avènement de la technologie GPS. Dix années de suivis par colliers GPS des femelles de chamois et de mouflon nous permettent selon les saisons (i) d'appréhender la taille de leurs domaines vitaux et leurs variations, (ii) de déterminer les variables d'habitat importantes dans la sélection de ces domaines vitaux et (iii) d'évaluer les différentes caractéristiques de leurs trajectoires (distance parcourue, dénivelé, vitesse) et leurs variations. Nos résultats montrent que les domaines vitaux saisonniers sont plus grands chez le mouflon que chez le chamois en été comme en hiver. Contrairement à l'hiver où le chamois et le mouflon sélectionnent des habitats bien distincts, respectivement les milieux ouverts d'altitude et les milieux forestiers, ces 2 espèces sélectionnent les milieux ouverts d'altitude en été, et les fortes pentes aux 2 saisons. L'étude des mouvements démontre que le mouflon parcourt plus de distance et à une vitesse ascensionnelle plus élevée que le chamois. Dans un futur proche la technologie GPS permettra de lier la dimension spatiale au comportement grâce à des capteurs physiologiques embarqués sur l'animal.

*Mots-clés : chamois, *Rupicapra rupicapra*, mouflon *Ovis gmelini musimon* x *Ovis sp.*, domaine vital, massif des Bauges, grands herbivores.*

*Keywords: chamois, *Rupicapra rupicapra*, mouflon, *Ovis gmelini musimon* x *Ovis sp.*, home range, Bauges massif, large herbivores.*

1. Introduction

De nombreuses espèces animales sauvages sont difficiles à observer du fait de leurs caractéristiques (e.g. taille réduite, mimétisme) de leur comportement (e.g. animaux nocturnes) ou simplement en raison des contraintes physiques du milieu dans lequel elles vivent (e.g. en montagne). Les études de l'occupation spatiale de ces espèces ont donc longtemps été limitées par les moyens technologiques. En montagne, le suivi des animaux a uniquement reposé jusqu'à il y a peu sur l'observation directe puis sur la technologie VHF (Very High Frequency): les animaux sont alors équipés d'un émetteur radio repérable à distance grâce à un récepteur et une fréquence propre. Cette technologie nécessite toutefois la présence sur le terrain d'un technicien pour enregistrer chaque localisation et ne peut donc être réalisée la nuit ou pendant l'hiver. De plus, elle nécessite de répéter la localisation depuis 3 points distincts (triangulation) et fournit bien souvent des données peu précises et biaisées (nombreux échos), et risque de déranger l'animal au cours de l'opération. La technologie GPS (Global Positioning System) a permis de palier une partie de ces contraintes en permettant des suivis programmables à toutes heures, en toutes saisons et dans toutes les conditions météo. D'autre part, la précision et la fréquence d'acquisition des localisations permise par ces GPS a ouvert la possibilité d'étudier les trajectoires et les mouvements des animaux (Cagnacci et al., 2010). Nous proposons d'illustrer dans notre poster les opportunités offertes par cette technologie (GPS) en écologie au travers d'un cas concret d'étude de l'occupation de l'espace par 2 ongulés de montagne.

Dans le massif des Bauges (Alpes du nord française), où le chamois (*Rupicapra rupicapra*) et le mouflon (*Ovis gmelini musimon x Ovis sp.*) vivent en sympatrie, les études de sélection d'habitat basées sur des observations visuelles suggèrent une absence de compétition entre les 2 espèces, chacune recherchant des communautés végétales différentes et répondant spécifiquement aux perturbations anthropiques (Calenge et al., 2008; Darmon et al., 2012). Par ailleurs, aucune analyse comparative des caractéristiques de leurs mouvements, unités fondamentales de leur utilisation de l'espace, n'a pour l'heure été réalisée. Les très nombreuses localisations collectées sur des animaux équipés de colliers GPS nous permettent aujourd'hui d'affiner ou de compléter les connaissances sur l'écologie spatiale de ces 2 espèces. Dans ce poster, nous comparerons, entre l'hiver (janvier-février) et l'été (juillet-août), la taille des domaines vitaux des femelles de chaque espèce, leurs choix d'habitats (habitats sélectionnés au sein des domaines vitaux par rapport au paysage disponible) et différentes caractéristiques de leurs trajectoires (distance parcourue, dénivelé, vitesse).

2. Matériel et Méthodes

2.1. *Suivi par colliers GPS dans la RNCFS des Bauges*

La Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage des Bauges (RNCFS, 5205 ha, 800-2217m), est située dans le Massif préalpin calcaire des Bauges, entre les villes de Chambéry, Aix-Les-Bains et Albertville. La végétation est composée de hêtraies-sapinières et d'aulnaies vertes aux plus basses altitudes (70% de la superficie de la RNCFS), et de pelouses alpines et de falaises dans la zone supra-forestière.

De 2003 à 2013, dans la RNCFS et plus particulièrement autour du Mont Treloz, 34 femelles de chamois et 14 femelles de mouflon ont été capturées du printemps à l'été à l'aide de 2 filets tombants appâtés avec du sel et distants d'1 km. Une partie des animaux capturés a été équipée de collier GPS (Lotek 3300S, Engineering Inc.). Ces colliers ont été programmés pour enregistrer des localisations toutes les 20min pendant 24h, 2 jours par semaines. En complément, les colliers posés depuis 2007 (sur 28 chamois et 10 mouflons) ont aussi enregistré une localisation par jour à des heures variables afin de couvrir l'ensemble de la journée sur une semaine.

2.2. *Analyses statistiques*

Les domaines vitaux ont été déterminés à partir des données journalières à l'aide de la méthode des kernels (Worton, 1989), calculés pour chaque individu de chaque espèce en été (juillet-août) et en hiver (janvier-février). Les tailles des domaines vitaux saisonniers (kernel 90%) des individus de chaque espèce ont été comparées à l'aide de modèles linéaires mixtes où l'identité de l'animal, l'année et le site de capture ont été considérés comme variables aléatoires.

La sélection des habitats est analysée à l'aide de l'analyse multivariée "K-select" (Calenge et al., 2005). Celle-ci consiste à réaliser une analyse en composante principale non-centrée sur les vecteurs de sélection de chaque animal pour chaque variable d'habitat. Dans notre analyse seront considérées les caractéristiques abiotiques (altitude, exposition, pente), de la végétation (12 types d'habitats) et les variables pouvant être liées à la perception du risque de prédation ou de dérangement par l'animal (proximité du chemin, visibilité du chemin, visibilité par pixel). Pour chaque animal, un vecteur de sélection est défini comme la différence entre le vecteur du disponible moyen et le vecteur de l'utilisé moyen. Ici, la surface couverte par le domaine vital saisonnier de chaque individu sera considérée comme utilisée. La surface considérée disponible, identique pour tous les individus pendant une saison donnée, sera définie comme la surface occupée par l'ensemble des localisations de chamois et de mouflon pendant cette saison plus une zone tampon de 2 km. La taille du vecteur individuel de sélection est proportionnelle à l'intensité de la sélection et sa direction indique quelles variables d'habitat sont sélectionnées. L'analyse K-select résume ainsi la sélection d'habitat en renvoyant une combinaison linéaire des variables d'habitat pour laquelle la sélection est maximisée.

Les mouvements saisonniers de chaque espèce seront comparés en termes de distances parcourues, vitesses linéaires et ascensionnelles et de dénivelé sur 24h à partir des programmations GPS avec une localisation toutes les 20min. Les différences interspécifiques saisonnières ont été analysées pour chacune des variables de mobilité à l'aide de modèles mixtes où l'identité de l'animal, l'année et le site de capture ont été considérés comme variables aléatoires.

3. Résultats

Le domaine vital des mouflons est en moyenne plus de 5 fois plus grand que celui des chamois en été comme hiver (respectivement 66.7 ± 23.6 ha contre 348.2 ± 42.59 ha l'été et 53.75 ± 30.28 ha contre 437 ± 70.71 ha l'hiver). Toutefois, la variabilité inter-individuelle est forte chez ces deux espèces (chamois : IC95% [11; 118] ha; mouflon IC95% [262; 433] pour l'été). En revanche, nos analyses ne révèlent aucune différence significative de taille entre les domaines vitaux d'été et d'hiver au niveau intra-spécifique.

Durant l'été, les deux premiers axes de la k-select représentent 88 % de la variabilité de la sélection des individus. Il existe un patron commun de sélection des domaines vitaux entre le chamois et le mouflon: selon le premier axe (71%), tous les animaux sélectionnent préférentiellement les pentes fortes ($>30^\circ$) et les milieux ouverts d'altitude (pelouses dominées par *S. caerulea*, par *C. ferruginea*, landes et éboulis). Au sein de ce patron commun, une forte variabilité inter-individuelle est révélée par le second axe (17%), mais sans mettre en évidence de stratégies différentes entre les 2 espèces d'ongulés. Une majorité d'individus sélectionnent les milieux ouverts alors que l'autre partie des individus sélectionnent fortement les forêts de pins et d'épicéa en exposition Est.

Durant l'hiver, les deux premiers axes de la k-select représentent 70 % de la sélection des individus. Des choix spécifiques sont clairement révélés par le premier axe (56%). Les chamois restent dans les milieux ouverts d'altitude alors que les mouflons sélectionnent les forêts de plus basses altitudes. Les pentes faibles et les habitats qui leur sont associées (fourrage des montagnes et prairies, infrastructures humaines) restent évités, comme en témoigne le second axe (14%).

Les différences observées entre les espèces dans leurs mouvements dépendent de la caractéristique étudiée. L'hiver, les mouflons parcourent en 24h de plus grandes distances que les chamois et montent plus vite (chamois: 2836 ± 194 m à 78 ± 8 m/h en montée; mouflon 4366 ± 291 m à 175 ± 12 m/h en montée). En revanche, en été, les vitesses ascensionnelles sont très similaires. Les distances parcourues, bien que plus élevées chez le mouflon, ne sont pas significativement différentes (chamois: 3493 ± 205 m ; mouflon 4439 ± 294 m). En revanche, aucune différence de dénivelé parcouru n'est apparue significative que ce soit entre les saisons ou entre les espèces.

4. Discussion

Nos résultats ont montré que les domaines vitaux saisonniers sont plus grands chez le mouflon que chez le chamois. Les analyses de sélection d'habitat ont révélées à la fois des points communs et des différences chez le chamois et le mouflon. En été, où le niveau de sympatrie est maximum, les deux espèces sélectionnent les fortes pentes et les mêmes habitats d'altitude. A contrario, en hiver les deux espèces ont une stratégie différente pour passer la mauvaise saison. Le chamois reste dans les milieux ouverts d'altitude alors que le mouflon redescend dans les forêts. Les deux espèces continuent néanmoins de sélectionner les fortes pentes. Concernant l'étude des mouvements, le mouflon parcourt plus de distance et à une vitesse ascensionnelle moyenne plus importante que le chamois en hiver.

Compte tenu du fait que le chamois et le mouflon sélectionnent des habitats aux caractéristiques communes, il est légitime de se poser la question d'une possible compétition entre ces deux espèces durant l'été. Néanmoins, il a été démontré que leurs besoins alimentaires sont différents, le mouflon ayant une niche plus large (Bertolino et al., 2009). Par ailleurs, une étude récente sur ces deux espèces sur ce même site a non seulement révélé des rythmes journaliers d'activité différents entre le mouflon et le chamois, mais aussi une absence de modification du rythme d'activité du chamois dans une sous-population en sympatrie par rapport à une population de chamois en allopatrie (Darmon et al., 2014). Tous ces indices nous laissent donc à penser que le mouflon et le chamois ne sont pas en compétition mais coexistent sur ce site grâce à de légères différences dans leurs comportements spatio-temporels.

Par ailleurs, quelles que soient la saison et l'espèce, la localisation des domaines vitaux se fait systématiquement en forte pente. Les fortes pentes sont déterminantes pour la chamois et le mouflon car elles leurs sont utiles à plus d'un titre. L'été, les éboulis et barres rocheuses servent de zone refuge vis-à-vis d'éventuels prédateurs et de zones de rumination ; les landes et les pelouses (dominées par *S. caerulea*, ou par *C. ferruginea*) sont attractives de par leurs ressources riches et diversifiées. En hiver les fortes pentes accumulent moins de neige ce qui diminue les dépenses énergétiques liées aux déplacements. C'est pour cette même raison que tous les habitats comme les prairies à fourrage et les prairies en fond de vallon semblent être évitées durant l'hiver par le chamois et le mouflon.

Les GPS nous permettent dès aujourd'hui d'appréhender les variations saisonnières de la sélection de l'habitat mais aussi d'étudier les trajectoires et les mouvements des individus. Néanmoins il reste de nombreux challenges pour cette technologie limitée par le poids des équipements et leur autonomie. La prochaine génération de GPS est combinée à des capteurs embarqués appelés bio-logger (Ropert-Coudert and Wilson, 2005) qui mesurent de nombreux paramètres physiologiques de l'animal (e.g. fréquence cardiaque, température, accélération). Les écologues pourront ainsi lier précisément la dimension spatiale à l'activité et au comportement de l'animal.

Bibliographie

- Bertolino, S., Di Montezemolo, N.C., Bassano, B., (2009). Food–niche relationships within a guild of alpine ungulates including an introduced species. *J. Zool.* 277, 63–69.
- Cagnacci, F., Boitani, L., Powell, R.A., Boyce, M.S., 2010. Animal ecology meets GPS-based radiotelemetry: a perfect storm of opportunities and challenges. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol.*
- Calenge, C., Darmon, G., Basille, M., Loison, A., Jullien, J.-M., (2008). The factorial decomposition of the Mahalanobis distances in habitat selection studies. *Ecology* 89, 555–566.
- Calenge, C., Dufour, A.B., Maillard, D., (2005). K-select analysis: a new method to analyse habitat selection in radio-tracking studies. *Ecol. Model.* 186, 143–153.
- Darmon, G., Bourgoïn, G., Marchand, P., Garel, M., Dubray, D., Jullien, J.-M., Loison, A., (2014). Do ecologically close species shift their daily activities when in sympatry? A test on chamois in the presence of mouflon. *Biol. J. Linn. Soc.* 111, 621–626.
- Darmon, G., Calenge, C., Loison, A., Jullien, J.-M., Maillard, D., Lopez, J.-F., (2012). Spatial distribution and habitat selection in coexisting species of mountain ungulates. *Ecography* 35, 44–53.
- Horne, J.S., Garton, E.O., Krone, S.M., Lewis, J.S., (2007). Analyzing animal movement using Brownian Bridges. *Ecology* 88, 2354–2363.
- Ropert-Coudert, Y., Wilson, R.P., (2005). Trends and perspectives in animal-attached remote sensing. *Front. Ecol. Environ.* 3, 437–444.
- Worton, B.J., (1989). Kernel Methods for Estimating the Utilization Distribution in Home-Range Studies. *Ecology* 70, 164–168.

Appendice B

En seconde révision

Combining familiarity and landscape features helps break down the barriers between movements and home ranges in a non-territorial large herbivore

Pascal Marchand^{*a,b,c}, Mathieu Garel^a, Gilles Bourgoïn^d, Antoine Duparc^{a,b},
Dominique Dubray^a, Daniel Maillard^a and Anne Loison^b

a. Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Unité Faune de Montagne, 147 route de Lodève, Les Portes du Soleil, F-34990 Juvignac, France.

b. Université Savoie Mont-Blanc, Centre Interdisciplinaire des Sciences de la Montagne, CNRS UMR 5553, Laboratoire d'Ecologie Alpine, Bâtiment Belledonne Ouest, F-73376 Le Bourget-du-Lac, France.

c. Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Délégation Régionale Midi-Pyrénées-Languedoc-Roussillon, 18 rue Jean Perrin, Actisud Bâtiment 12, F-31100 Toulouse, France.

d. Université de Lyon, VetAgro Sup - Campus Vétérinaire de Lyon, Laboratoire de parasitologie vétérinaire, 1 avenue Bourgelat, BP 83, F-69280 Marcy l'Etoile, France, and Université Lyon 1, CNRS UMR 5558, Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive, F-69622 Villeurbanne, France.

**Combining familiarity and landscape features helps break
down the barriers between movements and home ranges
in a non-territorial large herbivore**

Pascal Marchand^{*a,b,c}, Mathieu Garel^a, Gilles Bourgoïn^d, Antoine Duparc^{a,b},
Dominique Dubray^a, Daniel Maillard^a and Anne Loison^b

^aOffice National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Unité Faune de
Montagne, 147 route de Lodève, Les Portes du Soleil, F-34990 Juvignac,
France.

^bUniversité Savoie Mont-Blanc, Centre Interdisciplinaire des Sciences de la
Montagne, CNRS UMR 5553, Laboratoire d'Ecologie Alpine, Bâtiment
Belledonne Ouest, F-73376 Le Bourget-du-Lac, France.

^cOffice National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Délégation Régionale
Midi-Pyrénées-Languedoc-Roussillon, 18 rue Jean Perrin, Actisud Bâtiment
12, F-31100 Toulouse, France.

^dUniversité de Lyon, VetAgro Sup - Campus Vétérinaire de Lyon, Laboratoire
de parasitologie vétérinaire, 1 avenue Bourgelat, BP 83, F-69280 Marcy
l'Etoile, France, and Université Lyon 1, CNRS UMR 5558, Laboratoire de
Biométrie et Biologie Evolutive, F-69622 Villeurbanne, France.

This article has been accepted for publication and undergone full peer review but has not been through the copyediting, typesetting, pagination and proofreading process, which may lead to differences between this version and the Version of Record. Please cite this article as doi:

10.1111/1365-2656.12616

This article is protected by copyright. All rights reserved.

Summary

1. Recent advances in animal ecology have enabled identification of certain mechanisms that lead to the emergence of territories and home ranges from movements considered as unbounded. Among them, memory and familiarity have been identified as key parameters in cognitive maps driving animal navigation, but have been only recently used in empirical analyses of animal movements.
2. At the same time, the influence of landscape features on movements of numerous species and on space division in territorial animals has been highlighted. Despite their potential as exocentric information in cognitive maps and as boundaries for home ranges, a few studies have investigated their role in the design of home ranges of non-territorial species.
3. Using Step selection Analyses, we assessed the relative contribution of habitat characteristics, familiarity preferences and linear landscape features in movement step selection of 60 GPS-collared Mediterranean mouflon monitored in southern France. Then, we evaluated the influence of these movement-impeding landscape features on the design of home ranges by testing for a non random distribution of these behavioural barriers within sections of space differentially used by mouflon.
4. We reveal that familiarity and landscape features are key determinants of movements, relegating to a lower level certain habitat constraints (e.g. food/cover trade-off) that we had previously identified as important for this species. Mouflon generally avoid crossing both anthropogenic (i.e. roads, tracks and hiking trails) and natural landscape features (i.e. ridges, talwegs and forest edges) while moving in the opposite direction,

*Corresponding author: pascal.marchand@oncfs.gouv.fr

preferentially toward familiar areas. These specific behaviours largely depend on the relative position of each movement step regarding distance to the landscape features or level of familiarity in the surroundings. We also revealed cascading consequences on the design of home ranges in which most landscape features were excluded from cores and relegated to the peripheral areas.

5. These results provide crucial information on landscape connectivity in a context of marked habitat fragmentation. They also call for more research on the role of landscape features in the emergence of home ranges in non-territorial species using recent methodological developments bridging the gap between movements and space use patterns.

Keywords:

behavioural barriers, home range boundaries, cognitive maps, memory, crossing and proximity effects, landscape connectivity, Mediterranean mouflon *Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp., large herbivores.

Introduction

Animal space use, distribution patterns, and their consequences for individual performance and population dynamics have become key issues in ecology during the past decades owing to the challenging consequences of global changes on wildlife habitats (Morales *et al.*, 2010; Gaillard *et al.*, 2010). Analysing space use, resources and habitat selection is a first step in identifying the determinants of animal distribution and the multiple spatio-temporal scales at which decisions are made by individuals (Pulliam & Danielson, 1991). Studying movements allows one to spot the underlying behavioural units by which animals mediate trade-offs in life-history requirements arising from heterogeneous and dynamic habitats (Johnson *et al.*,

1992). Hence, assessing landscape connectivity, i.e. the degree to which landscape characteristics favor/impede movements among resource patches, and how they in turn influence ecological processes at broader scales, has become a major concern in movement ecology (Nathan, 2008). This is also a critical issue for management and conservation purposes and the definitions of corridors, i.e. regions of the landscape that facilitate the flow or movement of individuals, genes, and ecological processes (Chetkiewicz, St. Clair & Boyce, 2006) and barriers, i.e. areas that impede such flow (Panzacchi *et al.*, 2015), in a context of marked habitat fragmentation (Fahrig, 2003; Hilty, Lidicker Jr & Merenlender, 2006).

One puzzling question for movement ecologists concerns the mechanisms that lead to the emergence and maintenance of restricted space use patterns (home ranges and actively defended territories) from movement paths generally considered as unbounded (Börger, Dalziel & Fryxell, 2008; Powell & Mitchell, 2012; Potts & Lewis, 2014). A consensus has been reached to recognize animal capacities to gather and memorize spatially explicit information in cognitive maps on which navigation relies (Benhamou, 1997; Collett & Graham, 2004; Gautestad, 2011; Fagan *et al.*, 2013). Decisions concerning movements would rely on both short-term memory associated with recent events and spatial information collected during navigation (i.e. working memory), and on long-term memory related to experiences far in the past and regularly reinforced (reference memory; Howery, Bailey & Laca 1999; Oliveira-Santos *et al.* 2016). Research on territorial species in particular, boosted by the development of statistical methods allowing to bridge the gap between the characteristics of movements and the consequences on space use patterns (e.g. mechanistic home range analyses, Moorcroft & Lewis 2006), has revealed the major role played by the memory of scent marks and aggressive interactions between neighbouring individuals in territory formation (Briscoe, Lewis & Parrish, 2002; Moorcroft, Lewis & Crabtree, 2006; Giuggioli, Potts & Harris, 2011; Potts & Lewis, 2014). Furthermore, territorial boundaries often take the form of conspicuous features in the landscape, motivating research exploring the role of the landscape in the division of space between territorial individuals (see Heap, Byrne & Stuart-Fox 2012 for a review).

In non-territorial species, these methodological improvements and their developments (e.g. Avgar, Deardon & Fryxell 2013; Schlägel & Lewis 2014) recently confirmed that the memory of resources distribution and of encounters with predators also plays a major role in movements and in the emergence of home ranges (Van Moorter *et al.*, 2009; Gautestad, Loe & Mysterud, 2013; Merkle, Fortin & Morales, 2014; Avgar *et al.*, 2015; Bastille-Rousseau *et al.*, 2015; Polansky, Kilian & Wittemyer, 2015). Up to now, however, only a few empirical studies have accounted for memory and familiarity preferences in analyses of habitat/resources selection (Wolf *et al.*, 2009; Piper, 2011) as methods enabling incorporation of these parameters only recently started to develop (e.g. Oliveira-Santos *et al.* 2016). In addition, the format of cognitive maps, i.e. egocentric (i.e. structured relative to one's own position) and/or exocentric (i.e. structured relative to landmarks; Benhamou 1997), remains largely unknown in non-territorial species (Fagan *et al.*, 2013). Yet, a growing body of literature has highlighted that natural and anthropogenic landscape features can favor or impede animals' movements (e.g. Ehrlich 1961 in insects, Harris & Reed 2002 in non-migratory birds, Seidler *et al.* 2014 in migratory herbivores, Zimmermann *et al.* 2014 in large carnivores). Even some features that animals are physically able to cross can act as behavioural barriers (Harris & Reed, 2002; Beyer *et al.*, 2013), involving modifications of movements characteristics and space use with proximity to the features (crossing and proximity effects; Fortin *et al.* 2013; Beyer *et al.* 2016). These results stress the major influence of landscape features and habitat edges on many ecological processes at broader scales, e.g. natal dispersal (Long *et al.*, 2010), migration and invasion processes (Elton, 2000; Long *et al.*, 2010), disease spread (Sattenspiel, 2009), gene flow and genetic structure (Coulon *et al.*, 2006; Pérez-Espona *et al.*, 2008; Robinson *et al.*, 2012).

Despite the similar scheme with the adoption of landmarks for territorial boundaries (Heap, Byrne & Stuart-Fox, 2012), few studies have investigated the role of landscape features in the emergence and the design of individual home ranges in non-territorial species (e.g. Long *et al.* 2010; Bevanda *et al.* 2015). Indeed, while preferentially moving toward

Accepted Article

areas they are familiar with, animals may avoid being close to or crossing these features to reduce the costs they involve in terms of stress and/or perceived risks (Beyer *et al.*, 2016). At a broader scale, impediments to movements could be less abundant in home range cores and more abundant in their peripheries where they could represent landmarks by which animals distinguish home range boundaries. Surprisingly, examining this potential influence of natural and anthropogenic features in shaping individual home ranges remains a challenging task that has received much attention for territorial animals but little for non-territorial species (Heap, Byrne & Stuart-Fox, 2012) despite recent statistical developments making it possible to take boundaries into account in home range computation (Benhamou & Cornéilis, 2010).

Our goal here was to determine (i) whether movements of 60 GPS-collared Mediterranean mouflon in a mountainous area of southern France (Caroux-Espinouse massif) were influenced by memory and familiarity preferences, and whether landscape features (ii) acted as behavioural barriers by impeding movements and (iii) were involved in the design of individual home ranges in this non-territorial species. We first assessed the influence of natural (i.e. ridges, talwegs and forest edges) and anthropogenic (i.e. roads, tracks and hiking trails) linear landscape features on movement step selection of both sexes, while accounting for habitat characteristics (Marchand *et al.* 2014, 2015a,b for this population), and for the too often neglected memory effects and familiarity preferences (Wolf *et al.*, 2009; Piper, 2011; Oliveira-Santos *et al.*, 2016). We expected mouflon to preferentially move toward familiar areas and in the opposite direction of landscape features (e.g. in other ungulates: Coulon *et al.* 2008 in roe deer *Capreolus capreolus*, Seidler *et al.* 2014 in pronghorn *Antilocapra americana*, Thurfjell *et al.* 2015 in wild boar *Sus scrofa*). Such propensity should increase with decreasing distance to the landscape features and level of familiarity in the surroundings (Van Moorter *et al.*, 2009; Gautestad, 2011; Fagan *et al.*, 2013). Second, we evaluated the influence of these movement-impeding landscape features on the design of home ranges by testing for a non random distribution of these behavioural barriers within sections of space differentially used by mouflon (i.e. home range cores and peripheries).

Methods

Study area

We collected data in the Caroux-Espinouse study area (43°38'N, 2°58'E, 92 km², 130-1124 m a.s.l.), in southern France (Appendix S1). The topography of this low mountain area is characterized by deep valleys indenting plateaux and resulting in a network of ridges (274 km) and talwegs (130 km). Plateaux are mostly exploited for conifer forestry (*Pinus sylvestris*, *P. nigra*, and *Picea abies*) and crossed by numerous logging tracks (164 km). The bottoms of slopes have been colonized by broad-leaf trees (mainly beech *Fagus sylvatica*, chestnut trees *Castanea sativa*, and evergreen oak *Quercus ilex*). Between the forested areas on plateaux and slopes occur rocky areas and open moorlands (either grass-rich heather *Erica cinerea* and *Calluna vulgaris*, or broom *Cytisus oromediterraneus* and *C. scoparius*) delineating an important network of forest edges (255 km). This area is sparsely populated (39 inhabitants/km²) and crossed by few roads (80 km). It is very much appreciated by recreationists (> 200000 per year, Dérioiz & Grillo 2006) who can hike on numerous trails (84 km), mostly during spring and summer (Marchand *et al.*, 2014). Conversely, human activities are strictly regulated in the central National Hunting and Wildlife Reserve (1658 ha) where we collected most of the data : hunting is forbidden and recreational activities are restricted to hiking on a few main trails (see Marchand *et al.* 2014 for details). In surrounding unprotected areas, hunting occurs from 1st of September to the end of February, with around 500 mouflons harvested per year during the study period (2010-2013).

Mouflon population, GPS data, home range and familiarity

The population of Mediterranean mouflon inhabiting this area is monitored by the Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage according to the ethical conditions detailed in the specific accreditations delivered by the Préfecture de Paris (prefectorial decree n°2009-014) in agreement with the French environmental code (Art. R421-15 to 421-31 and R422-92

to 422-94-1). Mouflon are caught and marked annually between May and July using traps and drop nets baited with salt licks. Most traps and nets were located in the National Reserve, so that human disturbance for the monitored mouflon was limited (Benoist *et al.*, 2013; Marchand *et al.*, 2014).

Between 2010 and 2013, we equipped 34 adult females and 26 adult males (≥ 2 years-old) with Lotek 3300S GPS collars (revision 2; Lotek Engineering Inc., Carp, Ontario, Canada). We programmed GPS collars to record animal locations (i) on even hours (2010: 11 females and 5 males), or (ii) even hours on one day (from 0h to 22h UTC) and odd hours the following day (from 1h to 23h UTC, hence including one 3h and one 1h step in each 48h period; 2011-2012: 23 females and 21 males), for nearly one year (on average [SD] 387.5 [56.2] days, range=[307; 522] days). We screened GPS data for positional outliers ($n=1212$; 0.46% of the full data set) based on unlikely movement characteristics (Bjørneraas *et al.* 2010; $\Delta = 1500$ m, $\mu = 1000$ m, $\alpha = 80\%$ quantile of movement speeds from a focal individual, $\theta = -0.95$).

To determine the intensity of space use by each mouflon and the level of familiarity in the surroundings for each individual location, we computed individual utilization distribution using the Brownian bridge movement model (BBMM; Horne *et al.* 2007). BBMM is a continuous time stochastic model of movement that incorporates the animal's movement path and time between locations to calculate the probability density function providing likelihood of an animal occurring in each unit of a defined area during the monitoring period. The GPS location error δ from BBMM was fixed to 24.5 m (Marchand *et al.*, 2015a). The Brownian motion variance σ_m^2 was determined for each annual trajectory of an individual using the maximum likelihood approach developed by Horne *et al.* (2007). Individual utilization distribution was then scaled between 0 and 100 and used as a familiarity index within individual home ranges (0 = unfamiliar, 100 = familiar; Appendix S2). We found consistent results when we analysed the step selection of an individual within the same year as its familiarity index (results presented here; see Oliveira-Santos *et al.* 2016 for a similar

approach), or during the previous/next year of monitoring (Appendix S2), suggesting that the space use and home ranges of mouflon from this population were stable from year to year. In addition, this familiarity index was computed with data collected during nearly one year with strong seasonal variation in habitat selection of mouflon (Marchand *et al.*, 2015a). This led to low correlation coefficients ($r < 0.34$) between this index (computed for the year) and distances to each habitat type (computed for each 2h step). By contrast, this familiarity index was largely correlated with time since last visit to locations chosen by each individual mouflon ($r = 0.87$), a variable recently used to detect the effects of dynamic information collected during movements (spatial memory) and shown to shape movement processes (see Schlägel & Lewis 2014 for details). All these results suggested our familiarity index could be interpreted as an intermediate memory index integrating both short-term dynamic information gathered during daily navigation (i.e. working memory) and long-term memory related to experiences further in the past and regularly reinforced (i.e. reference memory; Howery, Bailey & Laca 1999).

Influence of habitat characteristics, familiarity and landscape features on movements

We performed sex- and season-specific analyses to account for sex-specific seasonal patterns in habitat selection (Marchand *et al.*, 2015a), which could be expected to result in divergent influences of landscape features. We distinguished spring (March–June, late gestation and lambing period for females), summer (July–September), autumn (October– 15 December, including rutting period) and winter (15 December – February; see Marchand *et al.* 2015a for details). For each individual, we also defined excursions as movement steps that started outside the area including 95% of space use computed using BBMM (on average 4.2% and 2.9% of males' and females' steps, respectively) and excluded them from analyses to focus on the landscape features included in individual home ranges or located in close proximity to them.

We assessed the influence of natural and anthropogenic landscape features on movements of mouflon on a fine scale using Step Selection Functions (SSFs, Fortin *et al.* 2005). We coupled each observed 2h movement step with 10 random steps (in black and gray, respectively, Appendix S3 panel A) according to the area used by an individual at that time. We sampled random steps from around observed locations using the observed step length and turning angle distributions from each sex, for the corresponding season and day period (± 1 hour around the hour of the focal step, to account for sex-specific daily and seasonal variations in movement characteristics while obtaining sufficient sample size; Appendix S4; Fortin *et al.* 2005; Thurfjell, Ciuti & Boyce 2014).

We then compared observed steps characteristics with control steps characteristics using conditional logistic regression models and a matched case-control design (Hosmer & Lemeshow, 2000), of the form $\hat{w}(x) = \sum_{i=1}^n \beta_i x_i$ (equation 1). β_1 to β_n are the coefficients estimated by a conditional logistic regression associated with the step characteristics x_1 to x_n , respectively. Steps with higher SSF scores $\hat{w}[x]$ have higher odds of being chosen by an animal. We developed 7 candidate SSF models testing for the influence of landscape features and of the level of familiarity within individual home ranges while accounting for other variables identified as key determinants of movements and habitat selection of large herbivores, namely foraging conditions, protection against perceived predation risk and thermal cover (see Table 1). We controlled for these 3 variables by including in SSF models the minimum distances to the same 8 habitat types previously used to study habitat selection in this population (“habitat”, Table 1; see Marchand *et al.* 2014, 2015a,b for details on these habitat characteristics and their computation).

We tested for the influence of familiarity by including in SSF models (“familiarity”, Table 1) the difference in our familiarity index between ending and starting locations of each step (hereafter called Δ familiarity; see Appendix S2). As we expected the selection of familiar areas to increase with the decreasing level of familiarity in the surroundings of each step, we also included in this model the average value of the familiarity index at the ending

locations of the 10 random steps (hereafter called familiarity_{10 random}).

Finally, we considered 6 natural or anthropogenic landscape features that could constitute impediments to movements of mouflon while being physically traversable by them. Roads, tracks and hiking trails were extracted from the © BD CARTO data set from the Institut Géographique National. Ridges and talwegs were derived from the digital elevation model previously described using the *r.param.scale* tool in GRASS GIS 6.4.4 (Neteler *et al.*, 2012). Forest edges were extracted from the © BD FORÊT data set from the Institut Géographique National. We tested for the influence of these potential impediments by including a factor in SSF models (“impediments”, Table 1) that summarizes the crossing of a feature for each observed and random step (“crossing effect” sensu Beyer *et al.* 2016, coded 1 when mouflon crossed the focal feature and 0 otherwise). Similarly, we distinguished steps when mouflon move away in the opposite direction from each landscape feature, i.e. steps with a negative difference between distances at starting and ending locations of each step from focal feature (coded 1) from steps when they did not (coded 0). As we expected the behaviour of mouflon to vary with distance to these features (“proximity effect” sensu Beyer *et al.* 2016) and with the level of familiarity in the surroundings (familiarity_{10 random}), we also included in models the interaction between each of the 2 factors along with their additive effects. Besides, as the permeability of forest edges could also depend on the origin and destination of an individual, i.e. from open habitat to forest or from forest to open habitat, we distinguished these 2 types of forest edges when considering crossing effect (hereafter called “forest edge_{of}” and “forest edge_{fo}”, respectively).

For each sex and season, we compared the 7 models fitted to investigate the influence of landscape features, familiarity and habitat characteristics on movements of mouflon (Table 1) using the Quasi-likelihood under Independence Criterion (QIC, Pan 2001). The QIC penalizes overcomplexity by adding a penalty term for the number of parameters, thus allowing for a compromise between parsimony and adjustment capacities, and hence preventing from overadjustment. It also accounts for nonindependence between autocorrelated move-

ment steps from the same individual by being calculated while also taking independent step clusters into account (Craiu, Duchesne & Fortin, 2008). These clusters were determined using the procedure proposed by Forester, Im & Rathouz (2009) and used to compute robust standard errors of the coefficients provided by the models. They contained between 1 (no autocorrelation) and 37 steps (74 hours) depending on individuals/seasons. We ranked the 7 candidate models for each sex and season using the difference in QIC between each model and the best model (hereafter called ΔQIC) and considered a focal model and the best one as different when their difference in QIC was >2 . We also computed QIC weights (w_i) that can be interpreted as the probability that a model is the best model, given the data and the set of candidate models (Burnham & Anderson, 2002). Finally, we assessed the robustness of the best models using a k -fold cross validation procedure for case-control design (Fortin *et al.*, 2009). Using a random sample representing 80% of the available strata (*i.e.* 1 observed and 10 control steps), we built a new SSF model including the same explanatory variables as the best model and used the resulting parameter estimates to predict SSF scores for the observed and control steps in the remaining 20% strata. Based on these scores, we ranked observed and control steps from 1 to 11, and tallied the ranks of observed steps into 11 potential bins. We then performed Spearman rank correlation between the bin's ranking and its associated frequency. We reported the mean and 95% confidence intervals (95% CI) of r_s derived from the 100 repetitions of this process (hereafter called r_{s-obs}).

Influence of landscape features on the design of home range

We investigated the relative densities of landscape features within 19 sections of individual home ranges, each representing 5% of space use estimated from BBMM ([0%-5%], [5%-10%],..., [90%-95%]). For each landscape feature, we then computed its relative density in each section as the density of the focal feature observed in a specific section of the home range (*i.e.* total length in the section divided by the area of the section) divided by the density observed in the whole home range (*i.e.* total length in the home range divided by

the home range area). If randomly distributed within individual home ranges, we hence expected relative densities of 1, whereas relative densities $<$ or $>$ 1 respectively indicated landscape features were included less or more than expected in the focal home range section. The variation in the relative densities of each landscape feature were modeled for both sexes according to ud values using General Additive Mixed Models (GAMMs) including individual id as a random factor to account for repeated measurements on the same individuals. We used a Tweedie family distribution with a log link to account for the large number of zeros in the response variable (Tweedie, 1984; Dunn & Smyth, 2005). We restricted the Tweedie index parameters to values between 1 and 2 and estimated them within this scale using the maximum likelihood method (Dunn & Smyth, 2005). For each sex, we then used 95% Bayesian confidence interval (95% CI; Wood 2006) of GAMMs to determine whether mouflon included each landscape feature evenly in the different sections of their home ranges (95% CI including 1), or less (95% CI $<$ 1) or more (95% CI $>$ 1) than expected with a random distribution.

Results

Influence of habitat characteristics, familiarity and landscape features on movements

For both sexes and in all seasons, the best model to explain mouflon step selection included the influence of landscape features and familiarity in addition to those from habitat types (Table 2). The strength of evidence in favor of this model over the others (QIC weight $w_i > 0.99$) and its robustness to the k -fold cross validations ($r_{s-obs} > 0.78$) were both very high (Table 2). Interestingly, while the model including the influence of habitat characteristics alone received much less support (last model in the QIC_c classification with $\Delta QIC_c > 1823$), the model accounting for familiarity and landscape features without habitat constraints systematically had the second best rank in the model selection procedure (Table 2).

The full list of SSF coefficients is given in Tables S5.1, S5.2 and S5.3 from Appendix S5.

In addition to moving toward or away from habitat characteristics already known as important in this population (Marchand *et al.* 2014, 2015a,b; Table S5.1 in Appendix S5), females consistently oriented their movements toward familiar areas (all SSF coefficients Δ familiarity were highly significant and negative) and these familiarity preferences increased with decreasing level of familiarity in the surroundings (all SSF coefficients Δ familiarity :familiarity_{10 random} were highly significant and positive; Table S5.2 in Appendix S5). Males followed the same pattern during spring and summer, but were more prone to move toward unfamiliar areas during the rutting period (i.e. autumn) and were less influenced by familiarity preferences during winter (Table S5.2 in Appendix S5).

Mouflon also systematically avoided crossing most of the landscape features tested (all significant SSF coefficients were negative; Figure 1A; Table S5.3), and this behaviour was particularly consistent over seasons and sexes for ridges. All the landscape features tested in both sexes were crossed less often than expected during at least one season, and especially in spring (females), autumn and winter (both sexes). No clear pattern was observed concerning the influence of the level of familiarity on the probability of crossing landscape features (Figure 1C). By contrast, the probability of crossing systematically increased with decreasing distance to the landscape features (all significant SSF coefficients were negative; Figure 1B) except for males and tracks during winter. This pattern was particularly consistent for ridges and talwegs in both sexes (Figure 2A), with odds ratios most often <1 except when movement steps started in their close proximity where crossing events were more probable (odds ratio around or slightly >1 for distances $< 100\text{m}$; Figure 2A). However, it must be noted that such movements steps constitute rare events due to the pervasive behavioural pattern consisting in moving away in the opposite direction from the landscape features (all significant SSF coefficients were positive; Figure 1D), especially at very short distances from them (odds ratios >1.5 for distances $< 100\text{ m}$, Figure 2B). This repulsive effect generally decreased with increasing distance to the landscape features (all significant SSF coefficients were negative;

Figure 1E; see also Figure 2B) and with increasing familiarity in the surroundings for some features and seasons (all significant SSF coefficients were negative; Figure 1F).

Influence of landscape features on home range selection

None of the landscape features, except forest edges, were randomly distributed within individual home ranges of both sexes (95% confidence intervals significantly lower or higher than 1, Figure 3). The dominant pattern consisted in lower relative densities of landscape features within the sections of home ranges highly used by mouflon ($UD < 60-80\%$) than expected under a random distribution, and conversely, higher densities than expected in the less-used sections of home ranges ($UD > 85\%$). This pattern was observed in both sexes for roads, hiking trails and talwegs, and also for tracks in females (Figure 3). Only ridges detracted from this general scheme by being included more than expected in highly-used sections of home ranges (both sexes) and less than expected in the less-used ones (females only).

Discussion

While providing a new empirical contribution highlighting the role of memory and familiarity preferences on animal movements (Merkle, Fortin & Morales, 2014; Avgar *et al.*, 2015; Bastille-Rousseau *et al.*, 2015; Polansky, Kilian & Wittemyer, 2015; Oliveira-Santos *et al.*, 2016), our analyses also revealed the overwhelming influence of landscape features on the spatial ecology of a non-territorial herbivore and relegated other habitat characteristics previously identified as important to a lower level. Whereas most previous studies focused on the influence of a restricted number of landscape features, generally anthropogenic, that we also found as important for movements of mouflon (i.e. roads, but also tracks and hiking trails in our study; Figure 1), our findings further support a pre-eminent role of natural features that mouflon can cross easily (i.e. ridges and talwegs). In general, both sexes moved toward familiar areas (Briscoe, Lewis & Parrish, 2002; Van Moorter *et al.*, 2009; Gautestad,

2011; Fagan *et al.*, 2013) but avoided crossing most of the landscape features we tested (see *e.g.* McDonald & Cassady St Clair 2004; Shepard *et al.* 2008; Seidler *et al.* 2014 for examples in other species) by moving away in the opposite direction when too close. However, landscape features not only acted as behavioural barriers for movements (Harris & Reed, 2002) but also had cascading consequences on the design of home ranges. These results provide crucial information on landscape connectivity in a context of marked habitat fragmentation and could help identify the mechanisms underlying the emergence and maintenance of home ranges in non-territorial animals (Börger, Dalziel & Fryxell, 2008; Powell & Mitchell, 2012; Potts & Lewis, 2014).

The occurrence and the intensity of these specific movements regarding landscape features and familiar areas differed slightly between sexes and seasons. These differences probably originate in the sex-specific reproductive and foraging strategies for space use related to sexual dimorphism in this species (Ruckstuhl & Neuhaus, 2006). As an example, females in this population traded thermal cover for steep refuges where lambs had a better chance to survive during lambing period (spring-summer) whereas males not constrained by the need to protect young and more affected by hot conditions seek thermal cover on unsafe plateaux (Marchand *et al.*, 2015a,b). This sex-specific use of habitats could expose both sexes differentially to each feature or involve constrating responses as a result of different needs and perceptions of risk (Marchand *et al.*, 2015a,b). Likewise, males did not move preferentially toward familiar areas during the rutting period (*i.e.* autumn), when a large proportion of them returned to the birth range they had dispersed from, moving toward areas they knew but that they did not use at all as adults (hence less familiar; Dubois *et al.* 1996). In contrast, these specific behaviours largely depended on the relative position of each movement step with regard to familiar areas or landscape features. Familiarity preferences increased with decreasing level of familiarity in the surroundings, whereas the repulsive effect of landscape features generally decreased with increasing distance to them. This latter result explicitly exemplified the crossing and proximity effects, *i.e.* the modification of the

probability of space use as a function of distance to physical or behavioural barriers that animals avoid crossing (Fortin *et al.*, 2013; Beyer *et al.*, 2016). It also challenges sampling and monitoring methods that often rely on the network of linear features for data collection, assuming that animals are homogeneously distributed within habitats (Chetkiewicz, St. Clair & Boyce, 2006; Miller *et al.*, 2013). Furthermore, it confirmed that landscape connectivity can be transient and depended on spatial contexts, motivation, internal state and the prior experiences of navigating animals (Bélisle, 2005).

Interestingly, we also revealed that these modifications of movements resulting from anthropogenic and natural features had cascading consequences on the design of home ranges. These results are consistent with observations reported in other non-territorial species (see e.g. Long *et al.* 2010 in white-tailed deer *Odocoileus virginianus*) and studies that related landscape configuration with home range size and shape (e.g. Bevanda *et al.* 2015). The results suggest that, just as territorial species use landmarks for space division (Heap, Byrne & Stuart-Fox, 2012), these easily-crossable landscape features might constitute exocentric information in cognitive maps and allow non-territorial animals to distinguish between inside/outside their home ranges (Benhamou, 1997; Powell & Mitchell, 2012; Spencer, 2012). This would challenge the notion widespread in the community of movement ecologists that movements of non-territorial species are unbounded paths, calling into question the relevance of defining and measuring unbounded home ranges (e.g. Powell & Mitchell 2012: “*We expect that non-territorial animals [...] do not envision distinct boundaries to their home ranges, making home-range area undefined and a nonentity. [...] Calculating an area for a home range that, in reality, has no biological boundary is irrelevant and misleading.*”).

However, some landscape features, i.e. ridges, detracted from this general pattern by being largely included in home range cores yet crossed by mouflon less frequently than expected. This result showed that the influence of landscape features on movements did not necessarily involved spill-over effects on the home range scale. Further research is hence needed to firmly conclude on the influence of landscape features in the emergence and maintenance of home

Accepted Article

ranges and their role as home range boundaries in non-territorial species. This task could be achieved by comparing observed home ranges with those generated by mechanistic movement models built using the outcome of our movement step selection analyses (Moorcroft & Lewis, 2006; Potts, Mokross & Lewis, 2014; Van Moorter *et al.*, 2016). Indeed, this approach could provide a unifying framework for incorporating barrier effects (Beyer *et al.*, 2016) in models accounting for the distributions of resources, conspecifics and predators (Potts, Mokross & Lewis, 2014; Bastille-Rousseau *et al.*, 2015), for memory (Merkle, Fortin & Morales, 2014; Avgar *et al.*, 2015; Polansky, Kilian & Wittemyer, 2015) and for their temporal dynamics (Spencer, 2012; Schlägel & Lewis, 2014). However, an essential preliminary step consists in better characterizing memory, evaluating its temporal decrease, and determining the relationship between its short- and long-term components. Although the familiarity index we used was proposed by others as an indicator of long-term memory (Oliveira-Santos *et al.*, 2016), we showed that it was also correlated to variables that integrate shorter term spatial memory (e.g. time since last visit to animal locations; Schlägel & Lewis 2014). Focusing on mechanistic movement models that rely on other memory indicators such as those gained from correlation present in animals' tracks (e.g. return delays, movement characteristics such as recursions and low navigational variance; see Fagan *et al.* 2013 for a review) and enabling comparison between observed and simulated paths may once again constitute a promising approach.

Finally, reporting the consequences of landscape configuration on several scales of the spatial ecology of a non-territorial herbivore provides crucial information for research, management and conservation purposes in a context of marked habitat fragmentation. In addition to the availability of habitat resources that received most conservation efforts, connectivity among resource patches has been more recently recognized as a key parameter in controlling fitness, dynamics and distributional patterns in metapopulation biology (Hanski, 1998; Fahrig, 2003; Moilanen & Hanski, 2006; Cattarino, McAlpine & Rhodes, 2015). As movements and home ranges constitute the cornerstone connecting fundamental spatial processes

Accepted Article

in animal ecology (e.g. habitat selection, Van Moorter *et al.* 2016; dispersal and migration processes, Elton 2000; Long *et al.* 2010) but also gene flow, genetic structure and diversity in populations (Coulon *et al.*, 2006; Pérez-Espona *et al.*, 2008; Robinson *et al.*, 2012), the relative position of landscape features could be of prime importance in modeling habitat suitability maps, planning reintroduction programs and predicting adaptive potential and population viability in the long term (Fahrig, 2003; Crooks & Sanjayan, 2006; Hilty, Lidicker Jr & Merenlender, 2006).

Acknowledgements

We warmly thank all the professionals from the Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (Service Départemental 34, J. Duhayer and C. Itty) and numerous trainees for their technical support in trapping, tagging, and monitoring GPS-collared mouflon. We gratefully acknowledge Denise Mirat for correcting the grammar, and Dr Luca Börger, Dr Jonathan R. Potts and two anonymous reviewers for their very helpful comments on previous drafts of this paper.

Authors' contributions

PM, MG, DD, DM and AL conceived the ideas and designed methodology; PM, MG, GB, DD, and DM collected the data; PM, MG, GB, AD and AL analysed the data; PM and MG led the writing of the manuscript. All authors contributed critically to the drafts and gave final approval for publication.

Data Accessibility

Most of the data we used in this manuscript were collected in a protected area where strict restrictions on human activities made it possible to control for human disturbance on mou-

flon behaviour. Many of our ongoing analyses of human disturbance and its consequences for mouflon (behaviour, physiology, reproduction, survival) rely on the persistence of a spatial contrast between this protected reference area and surrounding areas characterized by intense human activities. If all mouflon locations are made fully-accessible, we are concerned that human activities may be encouraged, creating disturbance in the protected area and consequently menacing the integrity of our ongoing research. In addition, these locations could be used by people locally involved in various recreational activities (e.g. hunting, hiking, photography) to determine the preferential routes used by mouflon to move out of this protected area. Hence, a minimum sample of data required for a third-party to be able to reasonably interpret those data correctly, and to allow each result in the published paper to be re-created, are available from the Dryad Digital Repository: <http://dx.doi.org/10.5061/dryad.q3670> (Marchand *et al.*, 2016). They are also available upon request to anyone who wishes to collaborate with us or repeat our analyses.

References

- Avgar, T., Deardon, R. & Fryxell, J.M. (2013) An empirically parameterized individual based model of animal movement, perception, and memory. *Ecological Modelling*, **251**, 158–172.
- Avgar, T., Baker, J.A., Brown, G.S., Hagens, J.S., Kittle, A.M., Mallon, E.E., McGreer, M.T., Mosser, A., Newmaster, S.G., Patterson, B.R. *et al.* (2015) Space-use behaviour of woodland caribou based on a cognitive movement model. *Journal of Animal Ecology*, **84**, 1059–1070.
- Bastille-Rousseau, G. and Potts, J.R., Schaefer, J.A., Lewis, M.A., Ellington, E.H., Rayl, N.D., Mahoney, S.P. & Murray, D.L. (2015) Unveiling trade-offs in resource selection of migratory caribou using a mechanistic movement model of availability. *Ecography*, **38**, 1049–1059.
- Bélisle, M. (2005) Measuring landscape connectivity: the challenge of behavioral landscape

ecology. *Ecology*, **86**, 1988–1995.

Benhamou, S. (1997) On systems of reference involved in spatial memory. *Behavioural Processes*, **40**, 149–163.

Benhamou, S. & Cornéilis, D. (2010) Incorporating movement behavior and barriers to improve kernel home range space use estimates. *The Journal of Wildlife Management*, **74**, 1353–1360.

Benoist, S., Garel, M., Cugnasse, J.M. & Blanchard, P. (2013) Human Disturbances, Habitat Characteristics and Social Environment Generate Sex-Specific Responses in Vigilance of Mediterranean Mouflon. *PloS One*, **8**, e82960.

Bevanda, M., Fronhofer, E.A., Heurich, M., Müller, J. & Reineking, B. (2015) Landscape configuration is a major determinant of home range size variation. *Ecosphere*, **6**, art195.

Beyer, H.L., Gurarie, E., Börger, L., Panzacchi, M., Basille, M., Herfindal, I., Van Moorter, B., Lele, S.R. & Matthiopoulos, J. (2016) ‘You shall not pass!’: quantifying barrier permeability and proximity avoidance by animals. *Journal of Animal Ecology*, **85**, 43–53.

Beyer, H.L., Ung, R., Murray, D.L. & Fortin, M.J. (2013) Functional responses, seasonal variation and thresholds in behavioural responses of moose to road density. *Journal of Applied Ecology*, **50**, 286–294.

Bjørneraas, K., Van Moorter, B., Rolandsen, C.M. & Herfindal, I. (2010) Screening global positioning system location data for errors using animal movement characteristics. *The Journal of Wildlife Management*, **74**, 1361–1366.

Börger, L., Dalziel, B.D. & Fryxell, J.M. (2008) Are there general mechanisms of animal home range behaviour? A review and prospects for future research. *Ecology Letters*, **11**, 637–650.

Briscoe, B.K., Lewis, M.A. & Parrish, S.E. (2002) Home range formation in wolves due to scent marking. *Bulletin of Mathematical Biology*, **64**, 261–284.

Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002) *Model selection and multimodel inference - A practical information-theoretic approach - Second edition*. Springer Verlag, New York,

USA.

- Cattarino, L., McAlpine, C.A. & Rhodes, J.R. (2015) Spatial scale and movement behaviour traits control the impacts of habitat fragmentation on individual fitness. *Journal of Animal Ecology*, **85**, 168–177.
- Chetkiewicz, C.L.B., St. Clair, C.C. & Boyce, M.S. (2006) Corridors for conservation: integrating pattern and process. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, pp. 317–342.
- Collett, T.S. & Graham, P. (2004) Animal navigation: path integration, visual landmarks and cognitive maps. *Current Biology*, **14**, R475–R477.
- Coulon, A., Guillot, G., Cosson, J.F., Angibault, J.M.A., Aulagnier, S., Cargnelutti, B., Galan, M. & Hewison, A.J.M. (2006) Genetic structure is influenced by landscape features: empirical evidence from a roe deer population. *Molecular Ecology*, **15**, 1669–1679.
- Coulon, A., Morellet, N., Goulard, M., Cargnelutti, B., Angibault, J.M. & Hewison, A.J.M. (2008) Inferring the effects of landscape structure on roe deer (*Capreolus capreolus*) movements using a step selection function. *Landscape Ecology*, **23**, 603–614.
- Craiu, R.V., Duchesne, T. & Fortin, D. (2008) Inference methods for the conditional logistic regression model with longitudinal data. *Biometrical Journal*, **50**, 97–109.
- Crooks, K.R. & Sanjayan, M., eds. (2006) *Connectivity Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- Dério, P. & Grillo, X. (2006) The 50th anniversary of the introduction of the mouflon to the Caroux (Hérault) massif: from naturalistic experiment to land management and the development of a resource. *Revue de Géographie Alpine*, **94**, 36–45.
- Dubois, M., Khazraie, K., Guilhem, C., Maublanc, M.L. & Le Pendu, Y. (1996) Philopatry in mouflon rams during the rutting season: Psycho-ethological determinism and functional consequences. *Behavioural Processes*, **35**, 93–100.
- Dunn, P. & Smyth, G. (2005) Series evaluation of Tweedie exponential dispersion model densities. *Statistics and Computing*, **15**, 267–280.

- Ehrlich, P.R. (1961) Intrinsic barriers to dispersal in checkerspot butterfly. *Science*, **134**, 108–109.
- Elton, C.S. (2000) *The ecology of invasions by animals and plants*. University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Fagan, W.F., Lewis, M.A., Auger-Méthé, M., Avgar, T., Benhamou, S., Breed, G., LaDage, L., Schlägel, U.E., Tang, W.W., Papastamatiou, Y.P., Forester, J.D. & Mueller, T. (2013) Spatial memory and animal movement. *Ecology Letters*, **16**, 1316–1329.
- Fahrig, L. (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **34**, 487–515.
- Forester, J.D., Im, H.K. & Rathouz, P.J. (2009) Accounting for animal movement in estimation of resource selection functions: sampling and data analysis. *Ecology*, **90**, 3554–3565.
- Fortin, D., Beyer, H.L., Boyce, M.S., Smith, D.W., Duchesne, T. & Mao, J.S. (2005) Wolves influence elk movements: behavior shapes a trophic cascade in Yellowstone National Park. *Ecology*, **86**, 1320–1330.
- Fortin, D., Buono, P.L., Fortin, A., Courbin, N., Gingras, C.T., Moorcroft, P.R., Courtois, R. & Dussault, C. (2013) Movement responses of caribou to human-induced habitat edges lead to their aggregation near anthropogenic features. *The American Naturalist*, **181**, 827–836.
- Fortin, D., Fortin, M.E., Beyer, H.L., Duchesne, T., Courant, S. & Dancose, K. (2009) Group-size-mediated habitat selection and group fusion-fission dynamics of bison under predation risk. *Ecology*, **90**, 2480–2490.
- Gaillard, J.M., Hebblewhite, M., Loison, A., Fuller, M., Powell, R., Basille, M. & Van Moorter, B. (2010) Habitat-performance relationships: finding the right metric at a given spatial scale. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **365**, 2255–2265.
- Gautestad, A.O. (2011) Memory matters: influence from a cognitive map on animal space use. *Journal of Theoretical Biology*, **287**, 26–36.

- Gautestad, A., Loe, L.E. & Mysterud, A. (2013) Inferring spatial memory and spatiotemporal scaling from GPS data: comparing red deer *Cervus elaphus* movements with simulation models. *Journal of Animal Ecology*, **82**, 572–586.
- Giuggioli, L., Potts, J.R. & Harris, S. (2011) Animal interactions and the emergence of territoriality. *PLoS Computational Biology*, **7**, e1002008.
- Hanski, I. (1998) Metapopulation dynamics. *Nature*, **396**, 41–49.
- Harris, R.J. & Reed, J.M. (2002) Behavioral barriers to non-migratory movements of birds. *Annales Zoologici Fennici*, **39**, 275–290.
- Heap, S., Byrne, P. & Stuart-Fox, D. (2012) The adoption of landmarks for territorial boundaries. *Animal Behaviour*, **83**, 871–878.
- Hilty, J.A., Lidicker Jr, W.Z. & Merenlender, A. (2006) *Corridor ecology: the science and practice of linking landscapes for biodiversity conservation*. Island Press, Washington, USA.
- Horne, J.S., Garton, E.O., Krone, M. & Lewis, J. (2007) Analyzing animal movements using brownian bridges. *Ecology*, **88**, 2354–2363.
- Hosmer, D.W. & Lemeshow, S. (2000) *Applied Logistic Regression*. Wiley-Interscience, John Wiley & Sons, Inc., New York, USA.
- Howery, L.D., Bailey, D.W. & Laca, E.A. (1999) Impact of Spatial Memory on Habitat Use. *Grazing Behavior of Livestock and Wildlife* (eds. K.L. Launchbaugh, J.C. Mosley & K.D. Sanders), pp. 91–100.
- Johnson, A.R., Wiens, J.A., Milne, B.T. & Crist, T.O. (1992) Animal movements and population dynamics in heterogeneous landscapes. *Landscape Ecology*, **7**, 63–75.
- Long, E.S., Diefenbach, D.R., Wallingford, B.D. & Rosenberry, C.S. (2010) Influence of Roads, Rivers, and Mountains on Natal Dispersal of White-Tailed Deer. *The Journal of Wildlife Management*, **74**, 1242–1249.
- Marchand, P., Garel, M., Bourgoïn, G., Duparc, A., Dubray, D., Maillard, D. & Loison, A. (2016) Data from: Combining familiarity and landscape features helps break down the

barriers between movements and home ranges in a non-territorial large herbivore. *Dryad Digital Repository*, <http://dx.doi.org/10.5061/dryad.q3670>.

Marchand, P., Garel, M., Bourgoïn, G., Dubray, D., Maillard, D. & Loison, A. (2014) Impacts of tourism and hunting on a large herbivore's spatio-temporal behavior in and around a French protected area. *Biological Conservation*, **177**, 1–11.

Marchand, P., Garel, M., Bourgoïn, G., Dubray, D., Maillard, D. & Loison, A. (2015a) Coupling scale-specific habitat selection and activity reveals sex-specific food/cover trade-offs in a large herbivore. *Animal Behaviour*, **102**, 169–187.

Marchand, P., Garel, M., Bourgoïn, G., Dubray, D., Maillard, D. & Loison, A. (2015b) Sex-specific adjustments in habitat selection contribute to buffer mouflon against summer conditions. *Behavioural Ecology*, **26**, 472–482.

McDonald, R.W. & Cassady St Clair, C. (2004) The effects of artificial and natural barriers on the movement of small mammals in Banff National Park, Canada. *Oikos*, **105**, 397–407.

Merkle, J., Fortin, D. & Morales, J. (2014) A memory-based foraging tactic reveals an adaptive mechanism for restricted space use. *Ecology Letters*, **17**, 924–931.

Miller, D., Burt, M.L., Rexstadt, E.A. & Thomas, L. (2013) Spatial models for distance sampling data: recent developments and future directions. *Methods in Ecology and Evolution*, **4**, 1001–1010.

Moilanen, A. & Hanski, I. (2006) Connectivity and metapopulation dynamics in highly fragmented landscapes. *Connectivity Conservation*, pp. 44–70. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Moorcroft, P.R. & Lewis, M.A. (2006) *Mechanistic home range analysis*. Princeton University Press, Princeton, USA.

Moorcroft, P.R., Lewis, M.A. & Crabtree, R.L. (2006) Mechanistic home range models capture spatial patterns and dynamics of coyote territories in Yellowstone. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **273**, 1651–1659.

Morales, J.M., Moorcroft, P.R., Matthiopoulos, J., Frair, J.L., Kie, J.G., Powell, R.A., Mer-

- rill, E.H. & Haydon, D.T. (2010) Building the bridge between animal movement and population dynamics. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **365**, 2289–2301.
- Nathan, R. (2008) An emerging movement ecology paradigm. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **105**, 19050–19051.
- Neteler, M., Bowman, M., Landa, M. & Metz, M. (2012) GRASS GIS: a multi-purpose Open Source GIS. *Environmental Modelling & Software*, **31**, 124–130.
- Oliveira-Santos, L.G.R., Forester, J.D., Piovezan, U., Tomas, W.M. & Fernandez, F.A.S. (2016) Incorporating animal spatial memory in step selection functions. *Journal of Animal Ecology*, **85**, 516–524.
- Pan, W. (2001) Akaike’s information criterion in generalized estimating equations. *Biometrics*, **57**, 120–125.
- Panzacchi, M., Van Moorter, B., Strand, O., Saerens, M., Kivimäki, I., St Clair, C.C., Herfindal, I. & Boitani, L. (2015) Predicting the continuum between corridors and barriers to animal movements using Step Selection Functions and Randomized Shortest Paths. *Journal of Animal Ecology*, **85**, 32–42.
- Pérez-Espona, S., Pérez-Barbería, F., McLeod, J., Jiggins, C., Gordon, I. & Pemberton, J. (2008) Landscape features affect gene flow of Scottish Highland red deer (*Cervus elaphus*). *Molecular Ecology*, **17**, 981–996.
- Piper, W. (2011) Making habitat selection more “familiar”: a review. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **65**, 1329–1351.
- Polansky, L., Kilian, W. & Wittemyer, G. (2015) Elucidating the significance of spatial memory on movement decisions by African savannah elephants using state–space models. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **282**, 20143042.
- Potts, J.R., Mokross, K. & Lewis, M.A. (2014) A unifying framework for quantifying the nature of animal interactions. *Journal of The Royal Society Interface*, **11**, 20140333.
- Potts, J.R. & Lewis, M.A. (2014) How do animal territories form and change? Lessons

from 20 years of mechanistic modelling. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **281**, 20140231.

Powell, R.A. & Mitchell, M.S. (2012) What is a home range ? *Journal of Mammalogy*, **93**, 948–958.

Pulliam, H.R. & Danielson, B.J. (1991) Sources, sinks, and habitat selection: a landscape perspective on population dynamics. *The American Naturalist*, **137**, 50–66.

Robinson, S.J., Samuel, M.D., Lopez, D.L. & Shelton, P. (2012) The walk is never random: subtle landscape effects shape gene flow in a continuous white-tailed deer population in the Midwestern United States. *Molecular Ecology*, **21**, 4190–4205.

Ruckstuhl, K.E. & Neuhaus, P., eds. (2006) *Sexual segregation in vertebrates - Ecology of the two sexes*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Sattenspiel, L. (2009) *The geographic spread of infectious diseases: models and applications*. Princeton University Press, Princeton, USA.

Schlägel, U.E. & Lewis, M.A. (2014) Detecting effects of spatial memory and dynamic information on animal movement decisions. *Methods in Ecology and Evolution*, **5**, 1236–1246.

Seidler, R.G., Long, R.A., Berger, J., Bergen, S. & Beckmann, J.P. (2014) Identifying Impediments to Long-Distance Mammal Migrations. *Conservation Biology*, **29**, 99–109.

Shepard, D.B., Kuhns, A.R., Dreslik, M.J. & Phillips, C.A. (2008) Roads as barriers to animal movement in fragmented landscapes. *Animal Conservation*, **11**, 288–296.

Spencer, W.D. (2012) Home ranges and the value of spatial information. *Journal of Mammalogy*, **93**, 929–947.

Thurfjell, H., Ciuti, S. & Boyce, M.S. (2014) Applications of step-selection functions in ecology and conservation. *Movement Ecology*, **2**, 4.

Thurfjell, H., Spong, G., Olsson, M. & Ericsson, G. (2015) Avoidance of high traffic levels results in lower risk of wild boar-vehicle accidents. *Landscape and Urban Planning*, **133**, 98–104.

Tweedie, M.C.K. (1984) An index which distinguishes between some important exponential

families. *Statistics: Applications and New Directions - Proceedings of the Indian Statistical Institute Golden Jubilee International Conference* (eds. J.K. Ghosh & J. Roy), pp. 579–604.

Van Moorter, B., Rolandsen, C.M., Basille, M. & Gaillard, J.M. (2016) Movement is the glue connecting home ranges and habitat selection. *Journal of Animal Ecology*, **85**, 21–31.

Van Moorter, B., Visscher, D., Benhamou, S., Börger, L., Boyce, M.S. & Gaillard, J.M. (2009) Memory keeps you at home: a mechanistic model for home range emergence. *Oikos*, **118**, 641–652.

Wolf, M., Frair, J., Merrill, E. & Turchin, P. (2009) The attraction of the known: the importance of spatial familiarity in habitat selection in wapiti *Cervus elaphus*. *Ecography*, **32**, 401–410.

Wood, S.N. (2006) *Generalized Additive Models: An Introduction with R*. Chapman & Hall / CRC Press, Boca Raton, USA.

Zimmermann, B., Nelson, L., Wabakken, P., Sand, H. & Liberg, O. (2014) Behavioral responses of wolves to roads: scale-dependent ambivalence. *Behavioral Ecology*, **25**, 1353–1364.

Table 1: Set of models fitted to investigate the respective influences of landscape features, familiarity and habitat types on movements of Mediterranean mouflon *Ovis gmelini musimon* \times *Ovis* sp. during 2010-2013 period in the Caroux-Espinouse massif (southern France). “+” corresponds to additive effects and “ \times ” to the interaction between two variables.

Model	Name	Description	Step characteristics included in the model (x_i in equation 1)
1	habitat	Minimum distance to each of the 8 habitat types	$\text{distance}_{conif} + \text{distance}_{grass.p} + \text{distance}_{grass} + \text{distance}_{rock} + \text{distance}_{rock.sl} + \text{distance}_{broom} + \text{distance}_{decid} + \text{distance}_{other}$
2	familiarity	Difference in the level of familiarity between ending and starting locations, average level of familiarity in the surroundings	$\Delta\text{familiarity} + \Delta\text{familiarity} \times \text{familiarity}_{10\ random}$
3	impediments	crossing (crossing=1; no crossing=0), opposite direction (opposite=1; neither opposite nor crossing=0), distance to each potential impediment, average level of familiarity in the surroundings	$\text{crossing} + \text{opposite} + \text{crossing} \times \text{distance}_{impediment} + \text{crossing} \times \text{familiarity}_{10\ random} + \text{opposite} \times \text{distance}_{impediment} + \text{opposite} \times \text{familiarity}_{10\ random}$
			impediment = roads, tracks, hiking trails, ridges, talwegs, forest edges
4	habitat + familiarity		1 + 2
5	habitat + impediments		1 + 3
6	familiarity + impediments		2 + 3
7	habitat + familiarity + impediments		1 + 2 + 3

Table 2: Model selection table summarizing the respective influences of landscape features, habitat types and familiarity (see Table 1 for variable description) on movement step selection in Mediterranean mouflon *Ovis gmelini musimon* \times *Ovis* sp. during 2010-2013 period in the Caroux-Espinouse massif (southern France). The selected models (lowest Quasi-likelihood under Independence Criterion = QIC) are in bold type. Δ QIC is the difference in QIC between the focal model and the selected one, w_i is the QIC weight. r_{s-obs} and 95% CI are the means and 95% confidence intervals of the Spearman rank correlation coefficients derived from the k -fold cross validations of the best models (100 iterations).

Sex	Season	Models	k	QIC	Δ QIC	w_i	r_{s-obs}	95% CI
M	Spring	habitat+familiarity+impediments	49	43933.1	0.0	1	0.853	[0.804; 0.900]
		familiarity+impediments	41	43988.2	55.1	0		
		habitat+familiarity	10	45325.1	1392.0	0		
		familiarity	2	45410.2	1477.1	0		
		habitat+impediments	47	45596.9	1663.8	0		
		impediments	39	45787.1	1854.0	0		
		habitat	8	47763.1	3829.9	0		
		habitat+familiarity+impediments	49	27727.3	0.0	0.99	0.874	[0.827; 0.918]
	familiarity+impediments	41	27735.8	8.5	0.01			
	habitat+familiarity	10	28381.5	654.1	0			
	familiarity	2	28392.3	665.0	0			
	habitat+impediments	47	29340.0	1612.7	0			
	impediments	39	29399.0	1671.7	0			
	habitat	8	30735.9	3008.6	0			
	Autumn	habitat+familiarity+impediments	49	27359.5	0.0	1	0.802	[0.735; 0.862]
		familiarity+impediments	41	27405.5	46.0	0		
		habitat+impediments	47	27946.0	586.4	0		
		impediments	39	27980.1	620.5	0		
		habitat+familiarity	10	28271.6	912.0	0		
		familiarity	2	28382.5	1023.0	0		
		habitat	8	29183.0	1823.4	0		
		habitat+familiarity+impediments	49	33524.6	0.0	1	0.815	[0.755; 0.851]
	familiarity+impediments	41	33560.1	35.5	0			
	habitat+familiarity	10	34477.5	952.9	0			
habitat+impediments	47	34485.7	961.1	0				
impediments	39	34535.7	1011.1	0				
familiarity	2	34545.5	1020.9	0				
habitat	8	36007.0	2482.4	0				
Spring	habitat+familiarity+impediments	49	54436.8	0.0	1	0.816	[0.777; 0.878]	
	familiarity+impediments	41	54528.6	91.7	0			
	habitat+impediments	47	55879.1	1442.2	0			
	habitat+familiarity	10	55912.2	1475.4	0			
	familiarity	2	56030.2	1593.4	0			
	impediments	39	56147.6	1710.8	0			
	habitat	8	58107.4	3670.6	0			
	habitat+familiarity+impediments	49	31623.0	0.0	1	0.852	[0.790; 0.904]	
familiarity+impediments	41	31644.6	21.6	0				
habitat+familiarity	10	32530.7	907.7	0				
familiarity	2	32607.3	984.3	0				
habitat+impediments	47	33034.2	1411.3	0				
impediments	39	33077.1	1454.2	0				
habitat	8	34590.8	2967.8	0				
Autumn	habitat+familiarity+impediments	49	33861.1	0.0	1	0.789	[0.745; 0.841]	
	familiarity+impediments	41	33887.2	26.1	0			
	habitat+impediments	47	34729.2	868.1	0			
	impediments	39	34768.8	907.7	0			
	habitat+familiarity	10	34829.5	968.4	0			
	familiarity	2	34868.2	1007.1	0			
	habitat	8	36239.3	2378.2	0			
	habitat+familiarity+impediments	49	43767.9	0.0	1	0.802	[0.745; 0.851]	
familiarity+impediments	41	43783.1	15.2	0				
habitat+impediments	47	44916.8	1148.9	0				
impediments	39	45004.2	1236.3	0				
habitat+familiarity	10	45014.0	1246.1	0				
familiarity	2	45033.4	1265.5	0				
habitat	8	46747.7	2979.7	0				

Figure 1: Coefficients from the sex- and season-specific Step Selection Function best models (see Tables 1 and 2 for details) representing the influence of landscape features on movements of Mediterranean mouflon *Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp. from the Caroux-Espinouse massif (southern France). These log(odds ratios) represent the logarithm of the increase (positive values: red cells) or decrease (negative values: blue cells) in the probability of observing a step with the corresponding characteristics compared to control steps: (A) probability that a movement step crossed the focal impediment, (B) variations in this probability to cross with distance to the impediment and (C) with the level of familiarity in the surroundings; (D) probability that a movement step is in the direction opposite the focal impediment, and (E) variations in this probability of moving away in the opposite direction with distance to the impediment and (F) with the level of familiarity in the surroundings. Non significant log(odds ratios) (95% confidence intervals including 0) were given a value of 0 (white cells). For complete results of SSF best models, see Appendix S5.

Figure 2: Sex- and season-specific variation in odds ratios (OR) representing the variation in the relative probability that a mouflon *Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp. from the Caroux-Espinouse massif (southern France) (A) crossed or (B) moved away in the direction opposite the focal landscape feature depending on the distance to this feature. OR <1 or >1 indicated that observed steps crossing or going in the direction opposite a focal feature were, respectively, less or more probable than steps that do not, with the percentage of decrease (OR<1) or increase (OR>1) determined by the value of the odds ratio, e.g. OR=0.6 indicating a decrease of 40%. These variations in OR were estimated for each landscape feature separately while maintaining the other variables included in the best SSF model at their mean observed value. The dotted line indicated OR = 1, i.e. when movement steps that crossed the focal landscape feature or went in the opposite direction were as probable as those that did neither. For clarity, only significant relationships were represented, without 95% CI around predictions.

Figure 3: Variations in the relative densities of landscape features in sections of space

differentially used by Mediterranean mouflon *Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp. from the Caroux-Espinouse massif (southern France). Dotted lines indicate 95% confidence intervals (95% CIs). A focal landscape feature was considered included/rejected in the corresponding home range section of males (blue-shaded 95% CI) or females (red-shaded 95% CI) if it was more/less present than expected with respect to a random distribution of the focal feature within the home range (dashed black line representing this reference value) when the 95% CI did not include 0.

Figure 1:

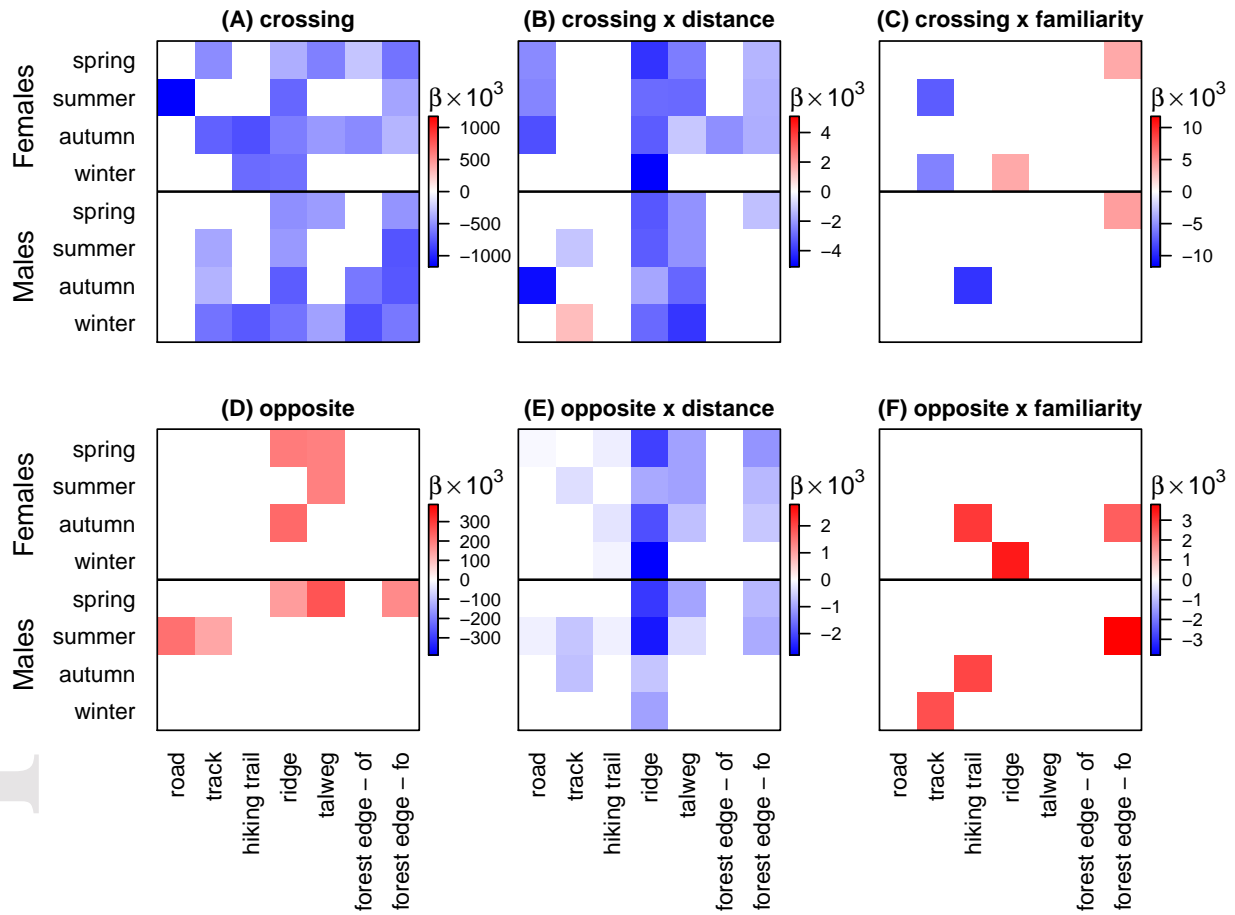


Figure 2:

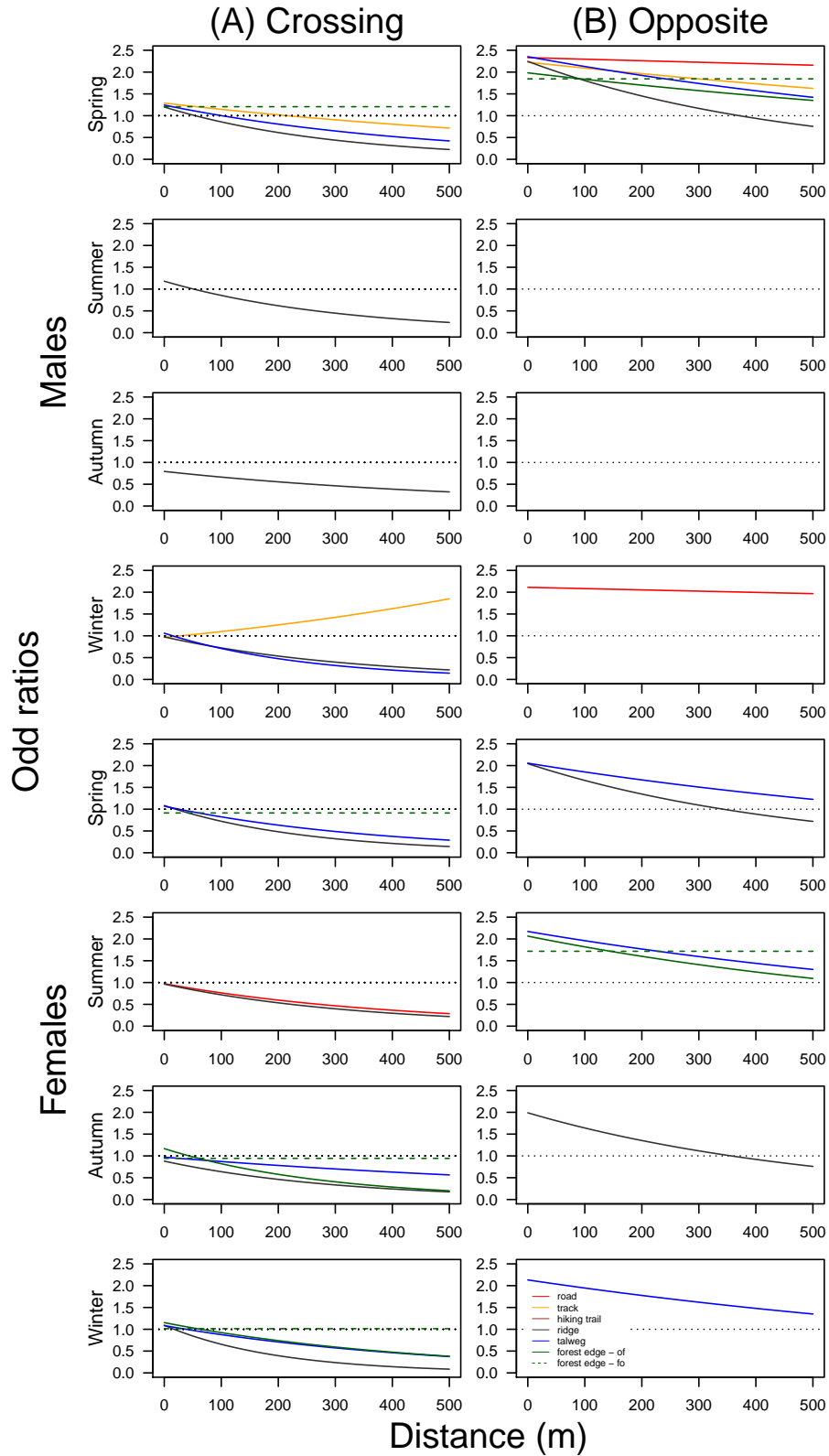
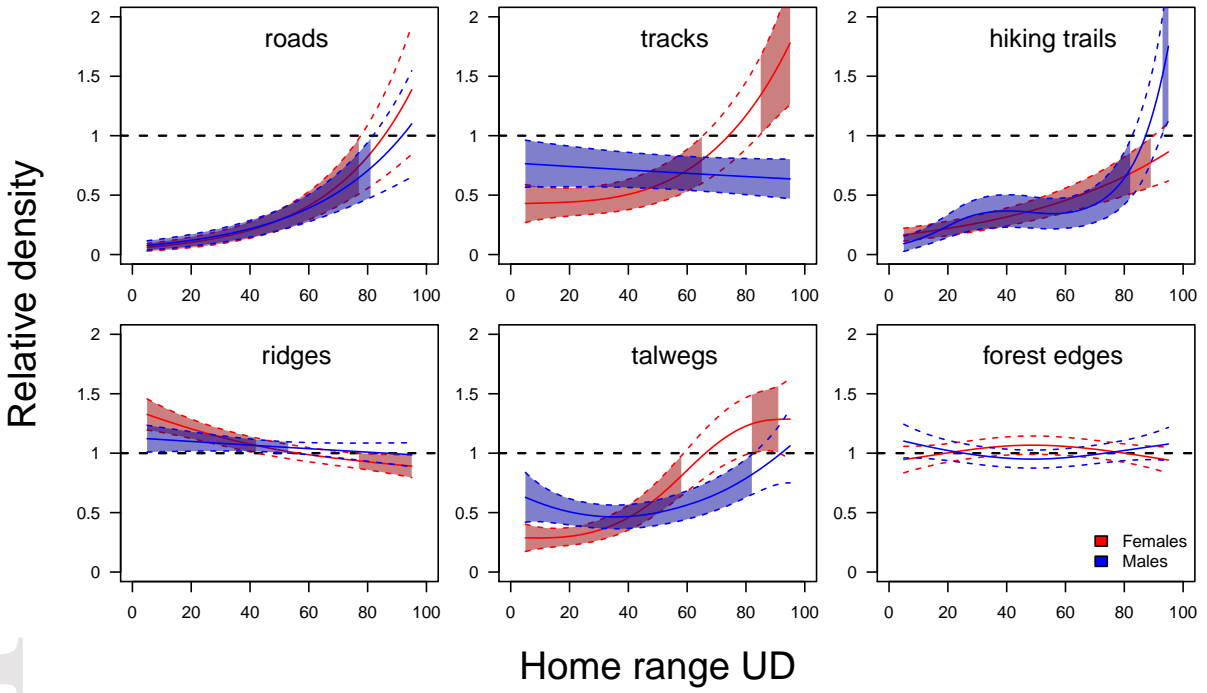
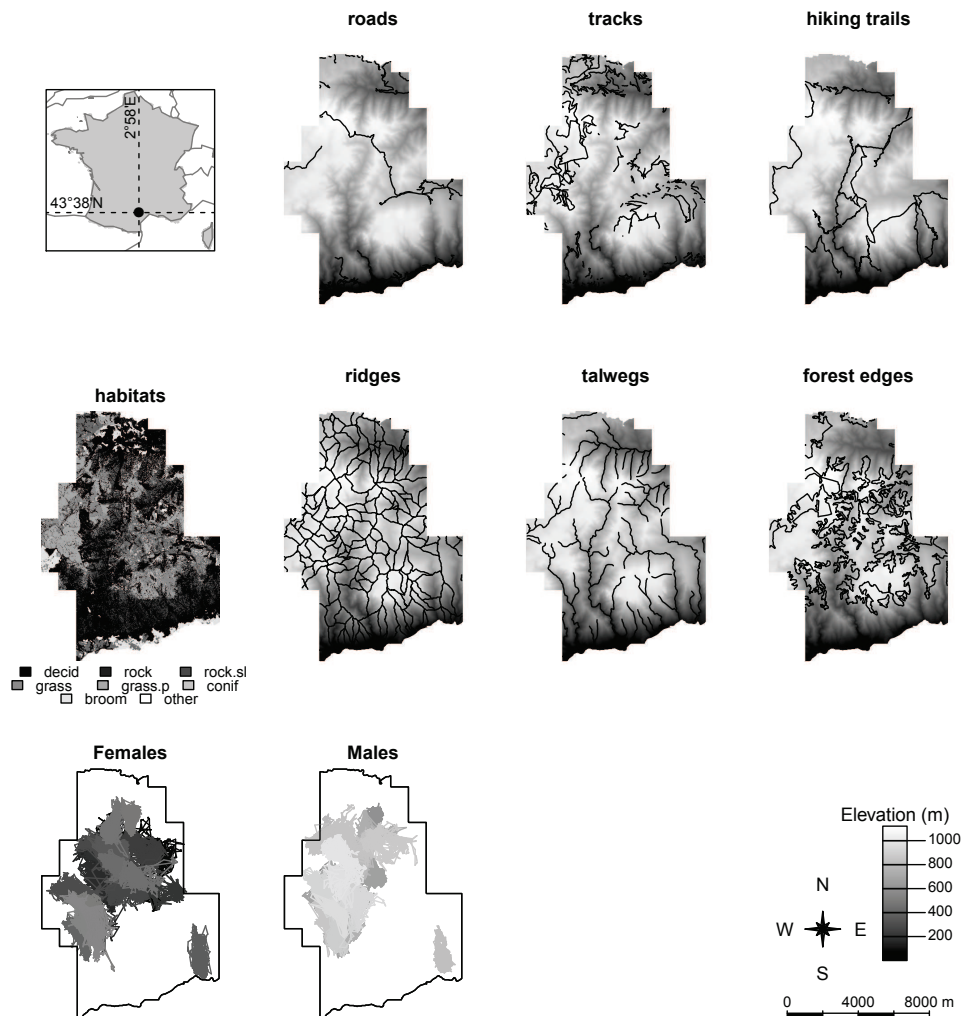


Figure 3:



676 Appendices

677 Appendix S1



Location of the Caroux-Espinouse massif (southern France, topleft panel) and its habitats (center left panel), where the influence of anthropogenic and natural landscape features (3 top right and 3 center right panels) on movements and home range selection of Mediterranean mouflon *Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp. (bottom panels) was the object of investigations between 2010 and 2013.

678 **Appendix S2** Could the Utilization Distribution of a mou-
679 flon within its home range be used in Step
680 Selection Function analyses as reliable in-
681 formation on the level of familiarity?

682 **Methods**

683 To answer this question, we first assessed the extent to which the space use of 10 individuals
684 monitored over several years (on average 122 days [SD=19] per year) was repeatable from year
685 to year. For each individual and each year, we computed the utilization distribution (UD)
686 during the focus period using the Brownian Bridge Movement Model. We then relied on the
687 overlaps in surface (minimum proportion of the 95% home range of one period-year covered
688 by the 95% home range of the other period-year) and in volume (volume of the intersection
689 between the two UDs) to evaluate the stability of individual space use from year to year.
690 We defined this index as $|100-ud|$ where ud are the UD values scaled between 0 and 100, so
691 that familiarity ranged from 0 in unfamiliar/rarely used areas to 100 in familiar/highly used
692 areas.

693 Second, using the same data set, we estimated the individual UD during one year, used
694 it as a measure of familiarity and tested its influence on movements during the previous or
695 the following year. We compared the model selection (3 SSF models: habitat, familiarity,
696 and habitat + familiarity, see Table 1) obtained with these 2 datasets with those provided
697 by the approach used in the manuscript where we computed familiarity and step selection
698 analyses with all the data available for a given individual. For models including familiarity
699 effect, we also compared the coefficients representing the influence of familiarity (if included
700 in the selected model) obtained for each data set.

701 **Results**

702 Both indices of overlap were high (Table S2.1) suggesting that home ranges were stable from
 703 year to year (see Figure S2.1 for an example).

704 Depending on data sets, the models selected only marginally differed for habitat effects
 705 and consistently included familiarity effects for all individuals (Table S2.2). In addition, the
 706 coefficients provided by the selected models for familiarity effect were also highly consistent
 707 for all the individuals and for the 3 data sets (Figure S2.2).

708 These results revealed that space use and home ranges of mouflon from this population
 709 were stable from year to year, so that the UD value could provide reliable information on
 710 familiarity levels within home ranges.

Table S2.1: Overlap in the individual space use of 10 Mediterranean mouflon in the Caroux-Espinouse massif (southern France) monitored using GPS collars during a common period (≥ 99 days) over several years.

	n	mean	Surface			Volume			
			SD	min	max	mean	SD	min	max
all	10	0.775	0.092	0.581	0.896	0.725	0.077	0.573	0.846
females	3	0.818	0.071	0.758	0.896	0.795	0.047	0.752	0.846
males	7	0.757	0.099	0.581	0.84	0.696	0.068	0.573	0.761

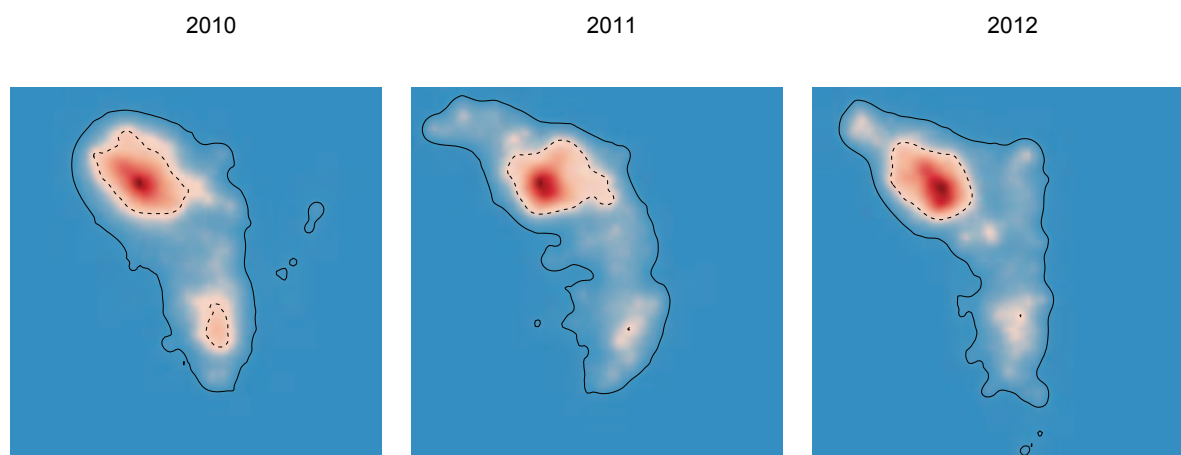


Figure S2.1: Utilization Distribution (UD) of an adult male monitored using GPS collars during 173 days (from 27 June to 17 December) in 2010, 2011 and 2012 in the Caroux-Espinouse massif (southern France). The dashed and solid lines represented the areas including 50 and 95% of the space use estimated by the Brownian Bridge Movement Model, respectively (see text for details). High and low UD values are in dark red and light blue, respectively.

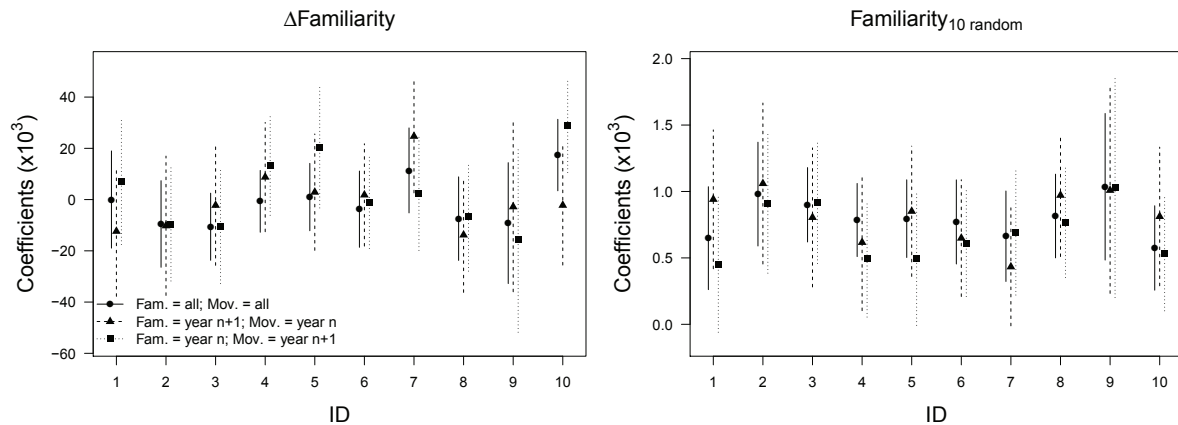


Figure S2.2: Coefficients from the individual Step Selection Function best models (see Tables 1 and S2.2 for details) representing the influence of familiarity on movements of Mediterranean mouflon *Ovis gmelini musimon* \times *Ovis* sp. from the Caroux-Espinouse massif (southern France). For each individual, analyses were performed (i) on movements collected during year n (Mov. = year n) and with a familiarity index computed with data collected during year $n+1$ (Fam. = year $n+1$), (ii) on movements collected during year $n+1$ (Mov. = year $n+1$) and with a familiarity index computed with data collected during year n (Fam. = year n), (iii) with movements and familiarity index computed with all the data available (Fam. = all; Mov. = all).

Table S2.2: Model selection table summarizing the influences of habitat types and familiarity (see Table 1 for variable description) on the individual movement step selection in 10 Mediterranean mouflon *Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp. monitored during successive years between 2010 and 2013 in the Caroux-Espinouse massif (southern France). For each individual, the model selection procedure was performed (i) on movements collected during year n (Mov. = year n) and with a familiarity index computed with data collected during year n+1 (Fam. = year n+1), (ii) on movements collected during year n+1 (Mov. = year n+1) and with a familiarity index computed with data collected during year n (Fam. = year n), (iii) with movements and familiarity index computed with all the data available (Fam. = all; Mov. = all). The selected models (lowest Quasi-likelihood under Independence Criterion = QIC) are in bold type. Δ QIC is the difference in QIC between the focal model and the selected one, w_i is the QIC weight.

ID	Data	Models	k	QIC	Δ QIC	w_i
	Fam. = all; Mov. = all	habitat+familiarity	10	2788.1	0	0.6
		familiarity	2	2789.1	0.98	0.4
		habitat	8	2910.2	122.09	0.0
1	Fam. = year n+1; Mov. = year n	familiarity	2	1439.7	0	0.6
		habitat+familiarity	10	1440.8	1.1	0.4
		habitat	8	1513.5	73.83	0.0
	Fam. = year n; Mov. = year n+1	familiarity	2	1349.3	0	0.8
		habitat+familiarity	10	1352.5	3.23	0.2
		habitat	8	1400.7	51.48	0.0
	Fam. = all; Mov. = all	habitat+familiarity	10	2077.3	0	1.0
		familiarity	2	2088.7	11.45	0.0
		habitat	8	2222.8	145.56	0.0
2	Fam. = year n+1; Mov. = year n	habitat+familiarity	10	1073.0	0	1.0
		familiarity	2	1082.7	9.74	0.0
		habitat	8	1160.0	87.02	0.0
	Fam. = year n; Mov. = year n+1	habitat+familiarity	10	1004.0	0	0.8
		familiarity	2	1007.1	3.11	0.2
		habitat	8	1059.3	55.35	0.0
	Fam. = all; Mov. = all	habitat+familiarity	10	6230.6	0	1.0
		familiarity	2	6242.4	11.88	0.0
		habitat	8	6464.8	234.25	0.0
3	Fam. = year n+1; Mov. = year n	habitat+familiarity	10	1985.3	0	1.0
		familiarity	2	1991.7	6.37	0.0
		habitat	8	2061.2	75.86	0.0
	Fam. = year n; Mov. = year n+1	habitat+familiarity	10	2484.8	0	1.0
		familiarity	2	2491.4	6.53	0.0
		habitat	8	2577.8	92.99	0.0
	Fam. = all; Mov. = all	habitat+familiarity	10	5587.2	0	1.0
		familiarity	2	5608.5	21.3	0.0
		habitat	8	5801.5	214.23	0.0
4	Fam. = year n+1; Mov. = year n	habitat+familiarity	10	1755.2	0	0.9
		familiarity	2	1760.6	5.39	0.1
		habitat	8	1814.8	59.58	0.0
	Fam. = year n; Mov. = year n+1	familiarity	2	1699.1	0	0.8
		habitat+familiarity	10	1701.3	2.18	0.2
		habitat	8	1770.3	71.18	0.0
	Fam. = all; Mov. = all	habitat+familiarity	10	5734.2	0	1.0
		familiarity	2	5755.2	21.01	0.0
		habitat	8	5976.6	242.33	0.0
5	Fam. = year n+1; Mov. = year n	habitat+familiarity	10	2193.4	0	1.0
		familiarity	2	2210.7	17.31	0.0
		habitat	8	2301.6	108.23	0.0
	Fam. = year n; Mov. = year n+1	habitat+familiarity	10	1763.1	0	0.9
		familiarity	2	1767.6	4.47	0.1
		habitat	8	1860.3	97.19	0.0
	Fam. = all; Mov. = all	habitat+familiarity	10	4329.1	0	1.0
		familiarity	2	4339.6	10.54	0.0
		habitat	8	4465.0	135.93	0.0
6	Fam. = year n+1; Mov. = year n	habitat+familiarity	10	2078.7	0	0.6
		familiarity	2	2079.6	0.93	0.4
		habitat	8	2154.4	75.72	0.0
	Fam. = year n; Mov. = year n+1	habitat+familiarity	10	2259.3	0	0.7
		familiarity	2	2260.8	1.58	0.3
		habitat	8	2319.3	60.01	0.0
	Fam. = all; Mov. = all	habitat+familiarity	10	4626.9	0	0.9
		familiarity	2	4631.8	4.87	0.1
		habitat	8	4916.9	290.05	0.0
7	Fam. = year n+1; Mov. = year n	habitat+familiarity	10	2371.1	0	0.6
		habitat	8	2537.6	166.45	0.0
		habitat+familiarity	10	2251.8	0	1.0
	Fam. = year n; Mov. = year n+1	familiarity	2	2257.8	6.09	0.0
		habitat	8	2380.5	128.76	0.0
		habitat+familiarity	10	4613.1	0	1.0
	Fam. = all; Mov. = all	familiarity	2	4622.3	9.23	0.0
		habitat	8	4794.2	181.13	0.0
		familiarity	2	2184.1	0	0.9
8	Fam. = year n+1; Mov. = year n	habitat+familiarity	10	2189.0	4.91	0.1
		habitat	8	2278.3	94.22	0.0
		habitat+familiarity	10	2429.4	0	1.0
	Fam. = year n; Mov. = year n+1	familiarity	2	2437.9	8.5	0.0
		habitat	8	2521.6	92.19	0.0
		habitat+familiarity	10	1470.5	0	1.0
	Fam. = all; Mov. = all	familiarity	2	1479.8	9.31	0.0
		habitat	8	1555.7	85.15	0.0
		habitat+familiarity	10	728.4	0	0.7
9	Fam. = year n+1; Mov. = year n	familiarity	2	730.4	2.05	0.3
		habitat	8	782.4	54.01	0.0
		habitat+familiarity	10	746.9	0	0.9
	Fam. = year n; Mov. = year n+1	familiarity	2	750.9	3.95	0.1
		habitat	8	773.0	26.09	0.0
		habitat+familiarity	10	4876.9	0	0.9
	Fam. = all; Mov. = all	familiarity	2	4880.5	3.68	0.1
		habitat	8	5125.1	248.23	0.0
		habitat+familiarity	10	2419.8	0	0.8
10	Fam. = year n+1; Mov. = year n	familiarity	2	2423.0	3.28	0.2
		habitat	8	2500.4	80.63	0.0
		habitat+familiarity	10	2445.7	0	0.7
	Fam. = year n; Mov. = year n+1	familiarity	2	2447.2	1.51	0.3
		habitat	8	2619.7	174.05	0.0

711 Appendix S3 Approaches used to study the influence of
 712 landscape features on movements and home
 713 range selection in Mediterranean mouflon
 714 *Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp. from
 715 the Caroux-Espinouse massif (southern France).
 716

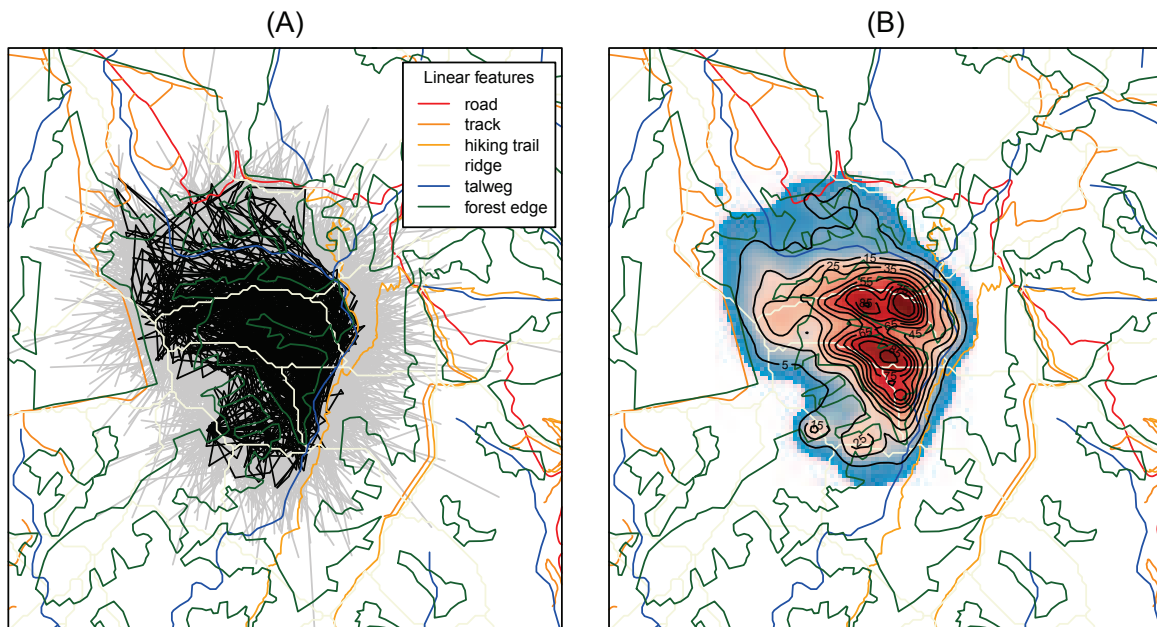
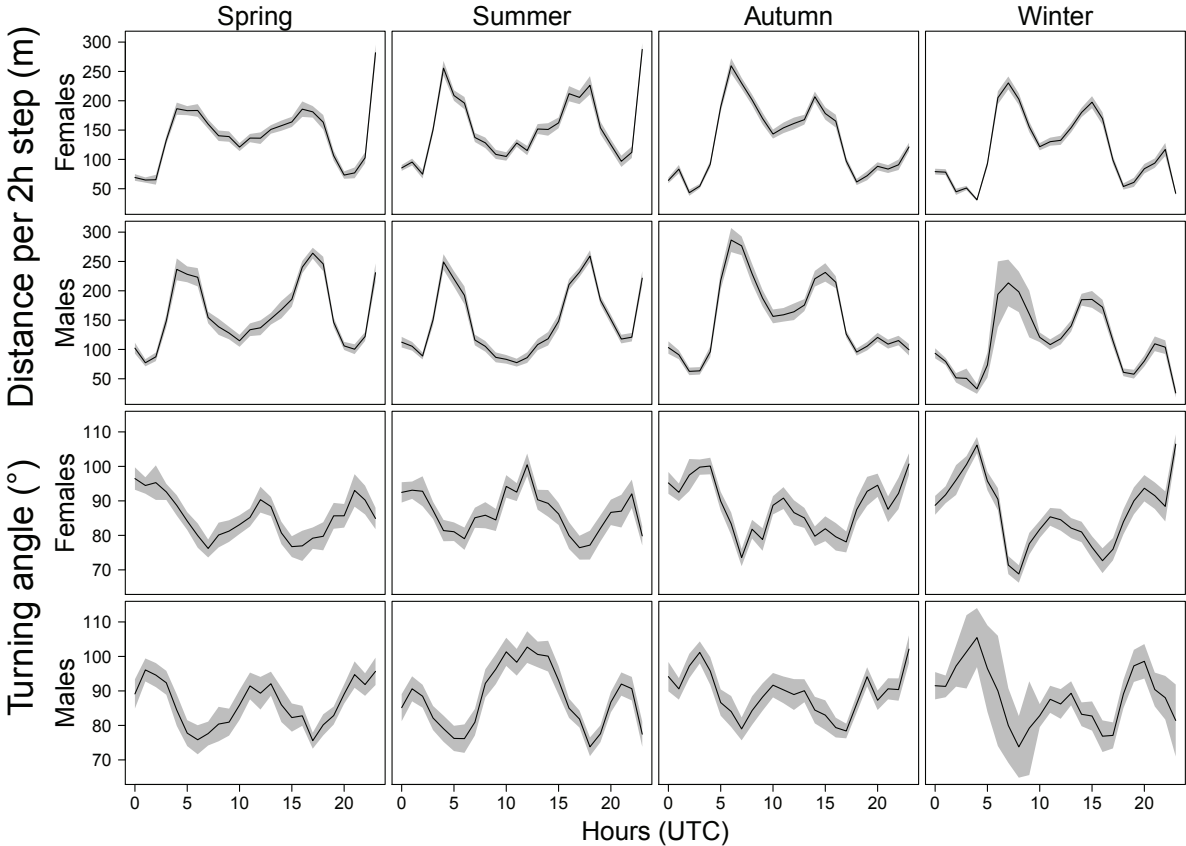


Figure S3.1: (A) Movement step selection: each observed movement step (black) is coupled with 10 random steps (light gray) and both are compared in a conditional logistic regression (Step Selection Function). (B) Home range selection: each individual home range is divided in 19 5 UD-unit sections (in black) differentially used in which the relative density of each linear feature is assessed and compared with the density expected under a random distribution of linear features within home ranges.

717 Appendix S4 Sex-specific variation in the movement char-
718 acteristics of mouflon on both seasonal and
719 daily scales

Figure S4.1:



720 **Appendix S5** Coefficients ($\times 10^3$) of the best candidate
721 SSF models explaining the sex- and season-
722 specific variation in movement step selec-
723 tion by Mediterranean mouflon *Ovis gmelini*
724 *musimon* \times *Ovis* sp. in the Caroux-Espinouse
725 massif (southern France).

726 These coefficients are the logarithm of odds ratios (OR) representing the increase (posi-
727 tive values) or decrease (negative values) in the probability of observing a step with the
728 corresponding characteristics compared to control steps. For clarity, these coefficients have
729 been separated in three tables corresponding to the respective influences of habitat types
730 (Table S5.1), familiarity (Table S5.2), and landscape features (Table S5.3).

Table S5.1: Coefficients ($\times 10^3$) representing the influence of the distance to each habitat type on movement step selection. See Table 1 for details on the parameters.

Sex	Season	Parameter	OR [95% CI]	pvalue
M	Spring	distance _{decid}	-0.36 [-1.01; 0.30]	ns
		distance _{rock}	-1.12 [-1.71; -0.54]	***
		distance _{rock.sl}	0.55 [0.34; 0.76]	***
		distance _{grass}	-1.11 [-1.52; -0.70]	***
		distance _{grass.p}	-0.86 [-1.22; -0.51]	***
		distance _{conif}	0.35 [0.05; 0.65]	*
		distance _{broom}	-0.49 [-0.87; -0.11]	*
		distance _{other}	0.12 [-0.05; 0.28]	ns
	Summer	distance _{decid}	1.38 [0.49; 2.27]	**
		distance _{rock}	0.12 [-0.65; 0.88]	ns
		distance _{rock.sl}	-0.10 [-0.40; 0.20]	ns
		distance _{grass}	0.46 [-0.15; 1.08]	ns
		distance _{grass.p}	-0.04 [-0.48; 0.41]	ns
		distance _{conif}	0.13 [-0.25; 0.52]	ns
		distance _{broom}	-0.26 [-0.70; 0.18]	ns
		distance _{other}	-0.31 [-0.53; -0.09]	**
	Autumn	distance _{decid}	1.03 [-0.10; 2.15]	ns
		distance _{rock}	-0.34 [-1.13; 0.44]	ns
		distance _{rock.sl}	-1.09 [-1.51; -0.68]	***
		distance _{grass}	-0.92 [-1.69; -0.14]	*
		distance _{grass.p}	0.48 [0.21; 0.75]	***
		distance _{conif}	0.01 [-0.24; 0.26]	ns
		distance _{broom}	0.65 [0.22; 1.08]	**
		distance _{other}	0.42 [0.26; 0.59]	***
	Winter	distance _{decid}	2.10 [1.26; 2.94]	***
		distance _{rock}	0.31 [-0.46; 1.08]	ns
		distance _{rock.sl}	-0.73 [-1.12; -0.34]	***
		distance _{grass}	-1.14 [-1.75; -0.52]	***
distance _{grass.p}		0.66 [0.32; 1.01]	***	
distance _{conif}		-0.11 [-0.42; 0.20]	ns	
distance _{broom}		-0.10 [-0.52; 0.32]	ns	
distance _{other}		0.42 [0.23; 0.61]	***	
F	Spring	distance _{decid}	-0.72 [-1.39; -0.05]	*
		distance _{rock}	-1.89 [-2.54; -1.24]	***
		distance _{rock.sl}	-0.82 [-1.13; -0.51]	***
		distance _{grass}	-1.59 [-2.20; -0.97]	***
		distance _{grass.p}	-0.06 [-0.27; 0.16]	ns
		distance _{conif}	0.27 [0.05; 0.49]	*
		distance _{broom}	-0.86 [-1.27; -0.45]	***
		distance _{other}	-0.03 [-0.17; 0.10]	ns
	Summer	distance _{decid}	-2.05 [-2.89; -1.22]	***
		distance _{rock}	0.70 [0.01; 1.40]	*
		distance _{rock.sl}	0.13 [-0.18; 0.44]	ns
		distance _{grass}	0.08 [-0.48; 0.63]	ns
		distance _{grass.p}	-0.41 [-0.76; -0.06]	*
		distance _{conif}	-0.59 [-0.88; -0.29]	***
		distance _{broom}	0.09 [-0.37; 0.54]	ns
		distance _{other}	0.00 [-0.19; 0.20]	ns
Autumn	distance _{decid}	-0.28 [-1.37; 0.81]	ns	
	distance _{rock}	-0.03 [-0.71; 0.65]	ns	
	distance _{rock.sl}	-0.17 [-0.63; 0.29]	ns	
	distance _{grass}	-1.35 [-2.07; -0.63]	***	
	distance _{grass.p}	0.75 [0.51; 0.99]	***	
	distance _{conif}	-0.05 [-0.29; 0.19]	ns	
	distance _{broom}	0.82 [0.38; 1.26]	***	
	distance _{other}	0.10 [-0.05; 0.26]	ns	
Winter	distance _{decid}	0.56 [-0.35; 1.48]	ns	
	distance _{rock}	-1.03 [-1.68; -0.37]	**	
	distance _{rock.sl}	-0.02 [-0.36; 0.32]	ns	
	distance _{grass}	-1.07 [-1.69; -0.45]	***	
	distance _{grass.p}	0.53 [0.25; 0.80]	***	
	distance _{conif}	-0.03 [-0.26; 0.21]	ns	
	distance _{broom}	-0.17 [-0.58; 0.24]	ns	
	distance _{other}	0.13 [-0.03; 0.29]	ns	

Table S5.2: Coefficients ($\times 10^3$) representing the influence of familiarity on movement step selection of Mediterranean mouflon. See Table 1 for details on the parameters.

Sex	Season	Parameter	$10^3\beta$ [95% CI]	pvalue
M	Spring	Δ familiarity	-12.29 [-15.76; -8.81]	***
		Δ familiarity \times familiarity _{10 random}	0.85 [0.78; 0.93]	***
	Summer	Δ familiarity	-18.44 [-22.85; -14.03]	***
		Δ familiarity \times familiarity _{10 random}	1.07 [0.99; 1.16]	***
	Autumn	Δ familiarity	9.32 [4.37; 14.27]	***
		Δ familiarity \times familiarity _{10 random}	0.46 [0.35; 0.56]	***
	Winter	Δ familiarity	-1.23 [-5.89; 3.43]	ns
		Δ familiarity \times familiarity _{10 random}	0.66 [0.57; 0.75]	***
F	Spring	Δ familiarity	-11.24 [-14.01; -8.48]	***
		Δ familiarity \times familiarity _{10 random}	0.73 [0.68; 0.79]	***
	Summer	Δ familiarity	-13.49 [-16.60; -10.37]	***
		Δ familiarity \times familiarity _{10 random}	0.88 [0.81; 0.95]	***
	Autumn	Δ familiarity	-6.16 [-9.84; -2.48]	**
		Δ familiarity \times familiarity _{10 random}	0.67 [0.59; 0.75]	***
	Winter	Δ familiarity	-9.74 [-12.79; -6.68]	***
		Δ familiarity \times familiarity _{10 random}	0.76 [0.69; 0.82]	***

Table S5.3: Coefficients ($\times 10^3$) representing the influence of the natural and anthropogenic landscape features on movement step selection of Mediterranean mouflon. See Table 1 for details on the parameters.

Sex Season	Parameter	Roads		Tracks		Hiking trails		Ridges		Talwegs		Forest edge - OF		Forest edge - FO	
		$10^3\beta$ [95% CI]	pvalue	$10^3\beta$ [95% CI]	pvalue	$10^3\beta$ [95% CI]	pvalue	$10^3\beta$ [95% CI]	pvalue	$10^3\beta$ [95% CI]	pvalue	$10^3\beta$ [95% CI]	pvalue	$10^3\beta$ [95% CI]	pvalue
Spring	crossing	-844.3 [-1434.1; -254.5]	**	-305.4 [-520.4; -90.5]	**	-594.9 [-958.0; -231.7]	**	-346.5 [-493.7; -199.3]	***	-330.0 [-575.9; -84.2]	**	-616.7 [-863.3; -370.2]	***	-43.1 [-251.8; 165.6]	ns
	crossing×distance	-2.0 [-4.4; 0.4]	ns	-1.2 [-2.2; -0.2]	*	-1.2 [-2.9; 0.4]	ns	-3.4 [-4.3; -2.4]	***	-2.2 [-3.0; -1.3]	***	-0.5 [-2.3; 1.4]	ns	-1.3 [-2.4; -0.1]	*
	crossing×familiarity	6.0 [-12.5; 24.6]	ns	-1.1 [-4.6; 2.5]	ns	7.6 [-0.8; 16.0]	ns	-1.7 [-4.2; 0.8]	ns	-1.3 [-5.7; 3.2]	ns	3.8 [-0.4; 7.9]	ns	-4.4 [-8.1; -0.7]	*
	opposite	250.6 [115.4; 385.7]	***	241.7 [96.8; 386.5]	**	168.0 [29.0; 307.1]	*	243.1 [93.1; 393.0]	**	228.9 [87.2; 370.7]	**			-35.9 [-163.8; 92.0]	ns
	opposite×distance	-0.2 [-0.2; 0.1]	***	-0.6 [-0.9; -0.4]	***	-0.1 [-0.2; 0.0]	**	-2.2 [-2.7; -1.6]	***	-1.0 [-1.3; -0.7]	***			-0.8 [-1.1; -0.4]	***
	opposite×familiarity	-0.3 [-2.4; 1.8]	ns	-1.1 [-3.3; 1.2]	ns	-1.7 [-3.8; 0.3]	ns	-0.9 [-3.3; 1.4]	ns	0.3 [-1.9; 2.5]	ns			2.2 [0.0; 4.4]	ns
Summer	crossing	638.5 [-777.3; 2054.2]	ns	-274.6 [-593.9; 44.7]	ns	14.7 [-529.7; 559.2]	ns	-501.2 [-729.6; -272.7]	***	-319.8 [-692.7; 53.1]	ns	-153.9 [-486.1; 178.3]	ns	-617.1 [-943.6; -290.6]	***
	crossing×distance	-4.9 [-8.8; -0.9]	*	-0.6 [-1.9; 0.7]	ns	-0.9 [-3.4; 1.6]	ns	-3.2 [-4.4; -2.1]	***	-2.2 [-3.3; -1.1]	***	-2.2 [-4.6; 0.1]	ns	1.5 [0.0; 2.9]	ns
	crossing×familiarity	-30.2 [-68.2; 7.7]	ns	-0.8 [-6.0; 4.4]	ns	2.8 [-7.1; 12.7]	ns	0.4 [-3.7; 4.5]	ns	0.7 [-4.4; 5.9]	ns	0.3 [-4.7; 5.2]	ns	-1.7 [-6.7; 3.4]	ns
	opposite	49.3 [-152.5; 251.2]	ns	304.0 [96.0; 512.0]	**	0.5 [-253.1; 254.0]	ns	330.3 [135.6; 524.9]	***	61.8 [-152.7; 276.2]	ns			273.6 [74.8; 472.3]	**
	opposite×distance	0.0 [-0.1; 0.1]	ns	-0.7 [-1.1; -0.3]	**	0.0 [-0.2; 0.2]	ns	-2.5 [-3.3; -1.8]	***	-0.4 [-0.7; -0.1]	*			-0.9 [-1.3; -0.5]	***
	opposite×familiarity	-1.0 [-3.9; 1.8]	ns	-2.4 [-5.3; 0.5]	ns	-1.6 [-4.5; 1.2]	ns	-1.7 [-4.5; 1.2]	ns	0.9 [-2.0; 3.8]	ns			-3.8 [-6.8; -0.7]	*
Autumn	crossing	-530.8 [-1288.8; 227.3]	ns	-443.9 [-788.7; -99.0]	*	-719.1 [-1006.2; -432.0]	***	-630.1 [-793.4; -466.8]	***	-481.7 [-761.3; -202.1]	***	-405.1 [-646.3; -163.8]	***	-329.3 [-559.4; -99.2]	**
	crossing×distance	-1.6 [-4.4; 1.2]	ns	-0.7 [-1.9; 0.6]	ns	0.6 [-0.7; 1.9]	ns	-1.8 [-2.9; -0.6]	**	-3.0 [-4.5; -1.6]	***	-0.7 [-3.4; 1.9]	ns	-1.4 [-3.3; 0.4]	ns
	crossing×familiarity	-0.7 [-14.3; 13.0]	ns	0.5 [-5.3; 6.3]	ns	9.4 [2.7; 16.0]	**	-1.2 [-4.8; 2.4]	ns	0.4 [-6.5; 7.4]	ns	-2.1 [-6.9; 2.6]	ns	-4.5 [-9.1; 0.2]	ns
	opposite	94.8 [-60.3; 249.9]	ns	68.1 [-97.7; 233.9]	ns	206.4 [77.4; 335.5]	**	128.2 [-9.9; 266.2]	ns	86.9 [-50.9; 224.6]	ns			36.3 [-94.3; 166.8]	ns
	opposite×distance	0.0 [-0.1; 0.1]	ns	-0.2 [-0.3; 0.0]	ns	0.0 [-0.2; 0.2]	ns	-0.6 [-1.2; -0.1]	*	-0.3 [-0.6; 0.0]	ns			0.4 [-0.1; 0.9]	ns
	opposite×familiarity	-0.1 [-2.8; 2.6]	ns	-0.8 [-3.7; 2.1]	ns	-2.8 [-5.2; -0.4]	*	-1.4 [-4.3; 1.5]	ns	-0.8 [-3.3; 1.7]	ns			-0.3 [-2.9; 2.3]	ns
Winter	crossing	-1190.4 [-1784.1; -596.8]	***	-474.4 [-789.7; -159.0]	**	-640.5 [-1025.7; -255.3]	**	-441.5 [-624.6; -258.3]	***	-490.5 [-791.8; -189.2]	**	-539.8 [-803.2; -276.5]	***	-204.8 [-469.3; 59.6]	ns
	crossing×distance	0.6 [-1.3; 2.4]	ns	1.3 [0.2; 2.4]	*	0.9 [-0.3; 2.2]	ns	-3.0 [-4.1; -1.9]	***	-4.0 [-5.5; -2.5]	***	-0.6 [-3.5; 2.3]	ns	0.1 [-1.5; 1.6]	ns
	crossing×familiarity	11.7 [1.6; 21.9]	*	-1.6 [-6.4; 3.1]	ns	-1.2 [-9.1; 6.6]	ns	-2.0 [-5.2; 1.2]	ns	0.6 [-5.8; 7.0]	ns	-2.7 [-7.1; 1.8]	ns	-4.2 [-8.5; 0.2]	ns
	opposite	69.9 [8.2; 221.9]	ns	182.9 [16.1; 349.7]	*	42.7 [-97.3; 182.7]	ns	168.7 [2.5; 334.9]	*	48.0 [-85.0; 181.1]	ns			141.4 [-4.8; 287.5]	ns
	opposite×distance	-0.1 [-0.2; -0.1]	***	-0.2 [-0.4; 0.0]	ns	-0.1 [-0.2; 0.1]	ns	-1.0 [-1.6; -0.5]	**	-0.2 [-0.5; 0.2]	ns			-0.1 [-0.6; 0.4]	ns
	opposite×familiarity	3.2 [0.8; 5.6]	**	-2.6 [-5.0; -0.2]	*	-0.3 [-2.6; 1.9]	ns	-0.9 [-3.4; 1.6]	ns	-1.6 [-3.8; 0.6]	ns			-1.9 [-4.4; 0.6]	ns
Spring	crossing	-364.6 [-810.1; 80.8]	ns	-171.0 [-405.8; 63.9]	ns	-389.5 [-623.3; -155.8]	**	-459.0 [-602.0; -316.0]	**	-272.1 [-475.1; -69.1]	**	-343.7 [-526.5; -161.0]	***	-250.7 [-449.3; -52.1]	*
	crossing×distance	-2.3 [-4.2; -0.4]	*	-0.4 [-1.6; 0.8]	ns	0.2 [-0.7; 1.2]	ns	-4.0 [-5.0; -3.1]	**	-2.6 [-3.7; -1.5]	**	-1.4 [-3.1; 0.2]	ns	-1.5 [-2.7; -0.2]	*
	crossing×familiarity	-2.4 [-12.4; 7.5]	ns	-3.5 [-8.3; 1.2]	ns	1.2 [-3.3; 5.8]	ns	0.8 [-1.5; 3.2]	ns	-3.2 [-7.5; 1.1]	ns	0.8 [-2.9; 4.5]	ns	-4.0 [-7.5; -0.4]	*
	opposite	88.1 [-19.4; 195.5]	ns	127.1 [3.7; 250.4]	*	168.6 [58.7; 278.5]	**	233.3 [108.8; 357.7]	***	253.9 [125.9; 381.9]	***			178.7 [73.7; 283.6]	***
	opposite×distance	-0.1 [-0.1; 0.0]	*	-0.2 [-0.4; 0.0]	ns	-0.2 [-0.3; -0.1]	**	-2.1 [-2.7; -1.5]	***	-1.0 [-1.3; -0.7]	***			-1.2 [-1.6; -0.7]	***
	opposite×familiarity	0.5 [-1.4; 2.3]	ns	-1.2 [-3.0; 0.7]	ns	-1.0 [-2.8; 0.8]	ns	-3.0 [-2.2; 1.6]	ns	-0.6 [-2.6; 1.4]	ns			-0.7 [-2.6; 1.3]	ns
Summer	crossing	41.4 [-624.0; 706.8]	ns	-648.4 [-945.1; -351.6]	***	-629.5 [-962.0; -297.0]	***	-450.5 [-647.4; -253.5]	***	-264.8 [-566.0; 36.4]	ns	-97.2 [-347.5; 153.0]	ns	-346.8 [-569.5; -124.1]	**
	crossing×distance	-2.5 [-4.6; -0.3]	*	-0.6 [-1.7; 0.6]	ns	-1.0 [-2.3; 0.4]	ns	-3.0 [-4.1; -1.8]	**	-3.0 [-4.5; -1.5]	***	-2.2 [-4.6; 0.2]	ns	-0.3 [-1.7; 1.0]	ns
	crossing×familiarity	-12.2 [-27.7; 3.4]	ns	7.5 [1.8; 13.3]	*	5.7 [-0.7; 12.1]	ns	-2.5 [-5.9; 0.8]	ns	-0.2 [-5.8; 5.5]	ns	1.0 [-3.4; 5.4]	ns	-3.8 [-7.6; 0.0]	ns
	opposite	242.6 [103.7; 381.4]	***	126.0 [-65.4; 317.5]	ns	99.5 [-85.6; 284.6]	ns	147.9 [-28.2; 323.9]	ns	275.1 [109.3; 441.0]	**			106.5 [-23.5; 236.5]	ns
	opposite×distance	-0.1 [-0.2; 0.0]	ns	-0.4 [-0.6; -0.1]	**	-0.1 [-0.3; 0.1]	ns	-1.0 [-1.5; -0.4]	**	-1.0 [-1.4; -0.7]	***			-1.3 [-1.7; -0.8]	***
	opposite×familiarity	-2.1 [-4.2; 0.0]	ns	-1.2 [-3.9; 1.6]	ns	-0.3 [-3.1; 2.4]	ns	-1.6 [-4.5; 1.3]	ns	-0.8 [-3.5; 1.9]	ns			1.6 [-0.8; 3.9]	ns
Autumn	crossing	49.1 [-638.5; 736.7]	ns	-378.1 [-854.5; 98.4]	ns	-316.6 [-584.4; -48.8]	*	-528.5 [-707.3; -349.6]	**	-468.6 [-690.8; -246.4]	***	163.3 [-79.7; 406.2]	ns	-260.2 [-480.6; -39.9]	*
	crossing×distance	-3.5 [-6.2; -0.9]	**	-0.2 [-1.7; 1.4]	ns	0.1 [-1.0; 1.3]	ns	-3.2 [-4.4; -2.1]	***	-1.1 [-2.1; 0.0]	*			-1.6 [-3.0; -0.1]	*
	crossing×familiarity	-4.2 [-17.9; 9.5]	ns	-3.5 [-11.8; 4.7]	ns	-5.0 [-11.1; 1.2]	ns	-0.7 [-3.9; 2.5]	ns	0.1 [-5.3; 5.4]	ns	-8.9 [-13.4; -4.4]	***	-1.5 [-5.7; 2.6]	ns
	opposite	101.0 [-48.0; 250.0]	ns	127.9 [-27.7; 283.4]	ns	303.9 [174.3; 433.4]	***	275.5 [113.4; 437.5]	***	178.6 [18.0; 339.2]	**			121.8 [-11.0; 254.6]	ns
	opposite×distance	0.0 [-0.1; 0.1]	ns	-0.1 [-0.3; 0.0]	ns	-0.3 [-0.5; -0.1]	**	-1.9 [-2.7; -1.1]	***	-0.7 [-1.1; -0.2]	**			-0.8 [-1.3; -0.3]	**
	opposite×familiarity	-0.6 [-2.9; 1.7]	ns	-1.5 [-4.0; 0.9]	ns	-2.9 [-5.1; -0.8]	**	-0.5 [-3.0; 2.0]	ns	-1.0 [-3.2; 1.2]	ns			-0.4 [-2.7; 1.8]	ns
Winter	crossing	-1155.4 [-1769.9; -541.0]	***	-722.9 [-1026.5; -419.4]	***	-481.6 [-763.1; -200.1]	***	-253.4 [-415.4; -91.4]	**	-348.8 [-564.5; -133.0]	**	-253.2 [-477.3; -29.0]	*	-374.5 [-596.0; -153.1]	***
	crossing×distance	0.4 [-1.6; 2.3]	ns	0.1 [-1.2; 1.4]	ns	-0.3 [-1.3; 0.7]	ns	-5.1 [-6.2; -3.9]	**	-2.1 [-3.2; -1.1]	**	-2.2 [-4.4; 0.0]	*	-1.6 [-3.1; -0.1]	*
	crossing×familiarity	6.8 [-7.0; 20.5]	ns	5.8 [0.1; 11.4]	*	-1.9 [-7.5; 3.7]	ns	-4.0 [-6.6; -1.4]	**	-2.2 [-7.2; 2.9]	ns	-2.9 [-7.1; 1.3]	ns	0.3 [-3.9; 4.5]	ns
	opposite	130.5 [12.1; 248.9]	*	60.2 [-64.8; 185.3]	ns	-35.8 [-144.5; 72.8]	ns	449.3 [308.1; 590.4]	**	161.9 [44.3; 279.5]	**			157.9 [43.2; 272.6]	**
	opposite×distance	0.0 [-0.1; 0.0]	ns	0.0 [-0.2; 0.1]	ns	-0.1 [-0.3; 0.0]	*	-2.8 [-3.4; -2.2]	**	-0.9 [-1.2; -0.6]	**			-0.6 [-1.0; -0.2]	**
	opposite×familiarity	-1.8 [-3.6; 0.0]	ns	-1.4 [-3.2; 0.4]	ns	1.7 [-0.2; 3.5]	ns	-3.4 [-5.5; -1.3]	**	1.1 [-0.9; 3.1]	ns			-2.4 [-4.4; -0.4]	*

Appendice C

Science de la société

Construire l'interdisciplinarité dans les recherches sur l'environnement : la mise en œuvre du programme de recherche « sports de nature et faune sauvage »

Laine Chanteloup, Post-doctorante du Labex Driihm, Laboratoire Edytem- UMR 5204, Université de Savoie Edytem Bâtiment « Pôle Montagne » 73376 Le Bourget du Lac Cedex ; laine.chanteloup@gmail.com

Clémence Perrin-Malterre, Maitre de Conférences à l'Université de Savoie, Laboratoire Edytem- UMR 5204 ; Université de Savoie Edytem Bâtiment « Pôle Montagne » 73376 Le Bourget du Lac Cedex ; clemence.perrin-malterre@univ-savoie.fr

Antoine Duparc, Doctorant à l'Université de Savoie, Laboratoire LECA- UMR 5553 ; Université de Savoie, LECA, Campus Scientifique 73376 Le Bourget du Lac Cedex ; antoine.duparc@univ-savoie.fr

Anne Loison, Directrice de recherche, Laboratoire LECA – UMR 5553 ; Université de Savoie, LECA, Campus Scientifique 73376 Le Bourget du Lac Cedex ; anne.loison@univ-savoie.fr

Comme le montrent Charles et Kalaora (2003), « le projet des sciences sociales est originellement marqué par un constructivisme englobant qui consiste à penser que tout ce qui touche à l'humain relève d'une construction sociale ». De là découle l'affirmation d'une frontière entre la sphère de l'humain et celle du non-humain ; les sciences sociales s'attachant à étudier les liens inter-humains aux dépens de toute autre relation, laissant les savoirs liés à l'environnement aux sciences de la vie et de la terre. La géographie, discipline au premier abord naturaliste avant de se constituer comme une science de l'homme aurait pu s'imposer comme discipline à l'interface entre la sphère de l'humain et du non-humain, comme l'y invitait les écrits d'E. Reclus et plus tard ceux de V. de la Blache. Cependant, l'évolution de la discipline a plutôt marqué la séparation entre géographie physique et géographie humaine, maintenant cette frontière entre différentes sphères des savoirs¹ (Grataloup, 1978).

L'interdisciplinarité se développe peu à peu dans les universités après la seconde guerre mondiale (Lenoir, 1995) et c'est avec l'émergence dans les années 1970 du « champ de l'environnement [regroupant] un ensemble de questions et de méthodes articulant les approches naturalistes et sociales » (Tissier, 1992 : 202) qu'elle s'institutionnalise. En parallèle, de nouvelles spécialités au sein même des disciplines apparaissent. En sociologie par exemple la prise en compte du milieu naturel fait émerger une sociologie de l'environnement. En 1979, les travaux de Dunlap et Catton ouvrent la voie. Ces derniers proposent de remplacer la sociologie anthropocentrée dominante à l'époque par une sociologie inscrite dans les préoccupations écologiques, à partir de la prise en compte de l'inscription de l'homme et de la société dans un monde biophysique. Ils affirment que les phénomènes humains sont influencés non seulement par des facteurs sociaux et culturels, mais aussi des relations complexes de cause, d'effet et de rétroaction dans le tissu de la nature. La géographie de l'environnement se développe également avec le premier *Que sais-je ?* consacré à l'Environnement rédigé par Pierre George en 1971 (Goeldner- Gianella, 2010). Ces travaux seront suivis par les écrits de G. Bertrand (2002) qui appellent à développer une « géographie traversière » autour des notions de géosystèmes, paysages et territoires. Il s'agit là d'une des premières tentatives lancées pour traiter dans un cadre conceptuel global des questions se rapportant à la fois aux systèmes sociaux et naturels. C'est cette prise en compte des codéterminations entre systèmes sociaux et naturels qui permet de développer une approche holiste des questions environnementales. Elle incite au dialogue entre les disciplines (Boudes, 2008).

La prise en charge d'un questionnement global de l'environnement soulève cependant d'importantes difficultés, notamment en raison des structures d'enseignement qui restent encore majoritairement disciplinaires (Vergnolle Mainar, 2008). Des tentatives pour la création de départements et de programmes universitaires croisant différentes disciplines commencent toutefois à voir le jour, notamment dans les pays anglo-saxons. Les « animal studies » sont par exemple aujourd'hui un domaine de recherche en pleine expansion. Ce champ de recherche mobilise différentes disciplines des « humanités » pour une meilleure appréhension des interactions hommes – animaux (DeMello, 2010). Il a toutefois encore du mal à intégrer le domaine disciplinaire des sciences de la vie pourtant indispensable à l'étude des relations anthropozoologiques (Shapiro et DeMello, 2010).

Au regard de l'enjeu interdisciplinaire, un programme de recherche autour des interactions entre les sports de nature et la faune sauvage a été monté. Ce programme de recherche repose sur la conjonction de questionnements soulevés à la fois par les chercheurs et les gestionnaires d'espaces naturels autour du dérangement de la faune sauvage. La recherche croise le regard des sciences humaines et sociales (SHS) qui vont s'intéresser à l'humain et aux pratiques

¹ Pour un détail plus complet de l'évolution de la discipline géographique se reporter à Robic (1992).

sources de dérangement et celui des sciences de la vie qui s'intéressent à l'animal et aux effets du dérangement sur la dynamique des populations.

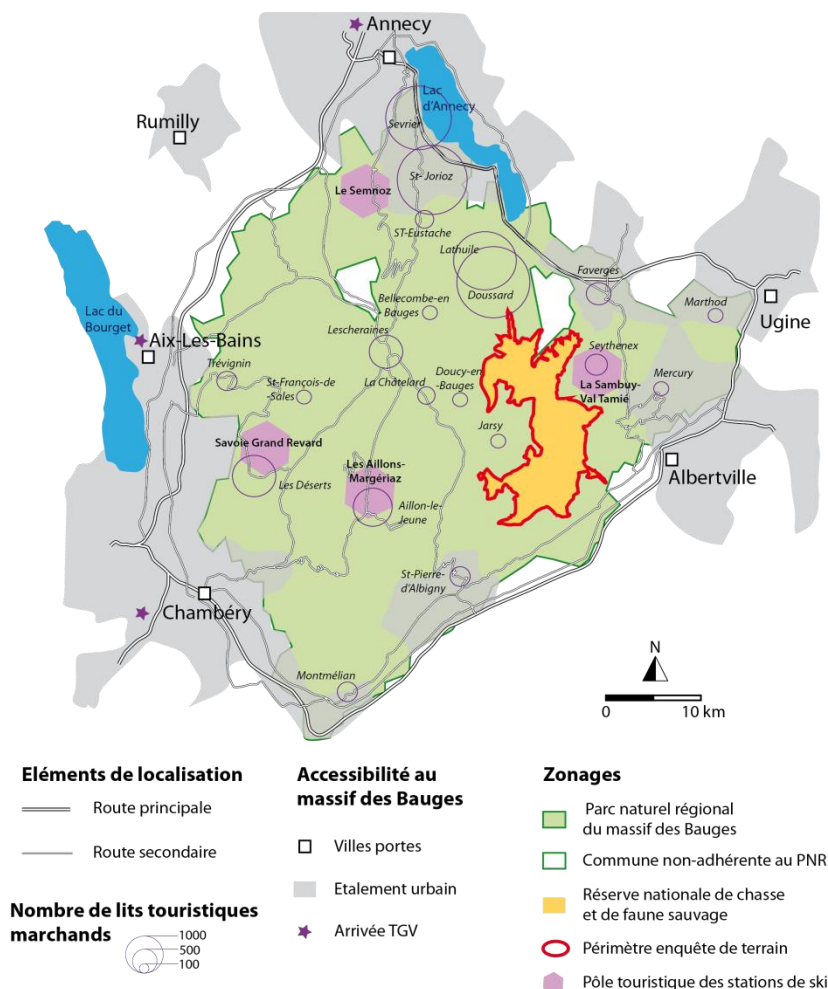
L'objectif de cet article est de porter un regard réflexif sur cette recherche en train de se faire. Il permet de comprendre comment, à partir de disciplines différentes et d'une rencontre de multiples partenaires, un dialogue se crée autour d'un questionnement commun. Une première partie revient sur la genèse de ce programme qui s'inscrit sur un territoire et dans un contexte institutionnel qui ont encouragé la mise en œuvre de cette recherche. Puis, le système partenarial mis en œuvre est discuté. Les enjeux et les limites du travail en interdisciplinarité sont alors présentés.

1. Genèse d'une recherche interdisciplinaire

Le développement du programme interdisciplinaire « sports de nature et faune sauvage » a été encouragé par un contexte territorial et académique propice.

1.1. Un espace protégé confronté au développement des sports de nature

Le massif des Bauges est situé au cœur d'une région marquée par un continuum urbanisé s'étendant de Grenoble à Genève. Ce massif à la topographie marquée est un espace rural au cœur d'une zone rassemblant plusieurs grands pôles urbains particulièrement dynamiques (PNR, 2004) (cf. figure 1).



Figures 1 : Le massif des Bauges au cœur d'un réseau économique dynamique favorable au tourisme (d'après PNR, 2004)

L'enquête de terrain réalisée s'est concentrée sur les hautes-Bauges, zone géographique composée des plus hauts sommets des Bauges formant un continuum montagneux. L'offre touristique offerte dans cette zone est principalement de la randonnée pédestre en période estivale et du ski de randonnée ou de la raquette à neige en hiver. Les visiteurs sont essentiellement des visiteurs à la journée en provenance des villes portes du massif.

Les Hautes Bauges, situé au cœur du massif, offrent un paysage d'altitude permettant le développement d'activités de nature. Cet espace naturel a été protégé dès le milieu du XX^{ème} siècle : il est alors présenté comme un lieu où « *la nature, grandiose et riche, se présente dans des conditions exceptionnelles pour la constitution d'un parc national* » (RNC, 1949). A l'époque, aucun parc national n'a encore été créé en France, mais plusieurs projets font allusion à une telle classification². C'est finalement une Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage (RNCFS) qui est créée le 30 mars 1955 par un arrêté du ministère de l'Agriculture. Tout acte de chasse est alors strictement interdit et des opérations d'introduction et de réintroduction d'animaux sont entreprises. En 1966, la réserve est reconnue officiellement comme « une réserve de production » pour « produire » du gibier et repeupler les massifs voisins en populations de chamois. Les années 1980 voient le début de recherches scientifiques sur l'écologie des animaux. Si ces derniers faisaient l'objet de surveillance, puis de capture, les chamois sont dorénavant marqués et comptés et sont suivis annuellement.

En parallèle, la Réserve voit le développement d'activités récréatives sur son territoire en lien avec la mise en loisir du sport (Bessy, 2008) et une « écologisation des pratiques » (Pociello, 1995). Celle-ci renvoie à un engouement pour des activités qui dépassent les simples cadres institutionnels pour s'inscrire, sous des formes auto-organisées, dans des lieux multiples, spécialement dans des environnements naturels (Niel et Sirost, 2008). On assiste alors à une conquête sportive des espaces naturels (Augustin, 2011). Cependant, ce développement des sports de nature pose le problème de leur insertion dans la société locale rurale et dans le milieu naturel qui leur sert de support (Mounet, 2007).

Cette problématique est au cœur des préoccupations des gestionnaires de la RNCFS, notamment lorsque les pratiques récréatives s'intensifient avec la création en 1995 du Parc Naturel Régional du Massif des Bauges (PNRMB). Cette structure est associée à la co-gestion de la Réserve en 2003 au côté des deux autres gestionnaires : l'Office Nationale des Forêts (ONF) et l'Office Nationale de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS). Si un des objectifs du PNRMB est de promouvoir le tourisme sur l'ensemble du territoire, il reconnaît toutefois que les fonctions de protection du gibier et de recherches scientifiques développées autour des animaux doivent primer sur l'activité touristique. La nouvelle charte du parc prévoit d'encadrer particulièrement la fréquentation au sein de la RNCFS « *afin de respecter la vocation première de cet espace lié à la gestion de la faune sauvage* » (PNRMB, 2006 : 43). Ainsi avec l'augmentation de la fréquentation de la réserve, les gestionnaires sont aujourd'hui intéressés à mieux connaître les pratiques touristiques et leurs impacts sur la faune.

En parallèle, le monde de la recherche tente de décroiser les disciplines en favorisant le développement de projet interdisciplinaire.

1.2. Un contexte académique favorable

La concrétisation du programme « sports de nature et faune sauvage » est également liée à un contexte académique qui se montre de plus en plus favorable au développement de

² Par exemple, en 1943 dans la revue de Géographie Alpine, le chasseur Marcel Couturier propose un projet de parc national en Vanoise pour la protection du bouquetin en France.

l'interdisciplinarité. Des structures de recherche dédiées au suivi et à la résolution des questions environnementales tels que les zones ateliers ou les observatoires hommes – milieux encouragent le croisement des disciplines (Lévêque et *al.*, 2008 ; Chenorkian et Robert, 2014). En 2013 le massif des Bauges, en raison du suivi de long terme développé sur les populations de chamois et de l'intérêt des gestionnaires à l'égard de la recherche scientifique est intégré à la Zone Atelier Alpes³ (ZAA) lors de son renouvellement. Le laboratoire EDYTEM, laboratoire interdisciplinaire travaillant sur l'environnement et les dynamiques des territoires de montagne est également intégré au réseau. Cette intégration a permis d'ouvrir le dialogue entre sociologues et géographes d'EDYTEM et des écologues du Laboratoire d'Ecologie Alpine (LECA), laboratoire déjà membre de la ZAA. C'est notamment lors d'une réunion du Conseil scientifique du PNRMB que des rapprochements entre SHS et écologie commencent à être envisagés. Les écologues ont alors exprimé leur volonté de ne plus seulement concentrer leurs travaux sur la définition des habitats et la connaissance des mobilités animales en fonction de la nourriture disponible et des interactions avec les autres espèces animales. Ils souhaitent également intégrer les interactions avec les humains. Ils sont alors demandeurs de données sur les pratiques et les mobilités de ces derniers. De plus, une thèse de géographie portant sur les activités d'observation de la faune sauvage et de chasse sur le massif des Bauges vient d'être soutenue. Une des ouvertures proposées à ce travail est l'étude des interactions entre les pratiques sportives hivernales et la faune sauvage (Chanteloup, 2013). Ainsi, lorsque la ZAA lance un appel à projet de recherche, une proposition conjointe entre chercheurs des SHS et écologie est engagée sur la thématique « sports de nature et faune sauvage ».

Ce programme va par la suite bénéficier de moyens permettant le développement des coopérations interdisciplinaires. Le programme bénéficiera d'un appel à projet exploratoire premier soutien pour l'interdisciplinarité puis du Dispositif de Partenariat en Ecologie et Environnement (DiPEE). Ce dispositif mis en place par l'Institut écologie et environnement (INEE) du CNRS vise à soutenir et développer la recherche dans son champ de compétence qui concerne l'écologie globale (écologie, environnement, biodiversité et interactions Hommes-milieux) et promouvoir le champ scientifique intégré des sciences de l'environnement.

C'est dans ce contexte territorial et académique favorable au montage d'un programme de recherche interdisciplinaire que s'est construit le partenariat entre chercheurs et praticiens.

II- Construire une recherche partenariale interdisciplinaire

La construction d'un partenariat de recherche répond à un objectif de complémentarité et de réciprocité entre acteurs aux rôles et fonctions différents. Ces acteurs s'allient pour collaborer en vue d'un objectif commun. Les relations partenariales se construisent, se négocient et évoluent tout au long du projet commun (Audoux et Gillet, 2011).

En recherche, les démarches de partenariat se réalisent généralement :

- entre chercheurs et praticiens de terrains et entrent dans la cadre de la recherche action (Peyrache-Gadeau, 2013 ; Mounet, 2015);
- entre chercheurs de différentes disciplines faisant émerger des réflexions sur la mise en œuvre de l'interdisciplinarité (Petts et *al.*, 2008 ; Miller et *al.*, 2008. ; Turner et *al.*, 2015).

³ Cette zone atelier fait partie d'un réseau de 13 zones ateliers mis en place par l'INEE du CNRS. Il s'agit d'un « réseau interorganismes de recherches interdisciplinaires cordonnées et organisées territorialement, en prise directe avec les questionnements émanant du monde gestionnaire, associatif et politique au niveau régional » (Lagadeux et chenorkian 2009).

La construction de ces deux types de recherches partenariales recoupe des enjeux communs en ce qui concerne le niveau d'intégration des différents partenaires dans le projet et le « référentiel épistémique » de chacun (Audoux et Gillet, 2011).

Afin d'avoir une meilleure compréhension du programme « Sports de nature et faune sauvage », nous décrivons dans un premier temps le système partenarial mis en place. Ce système croise à la fois un partenariat entre chercheurs et praticiens et un partenariat entre chercheurs des SHS et des sciences de la vie (cf. figure 2).

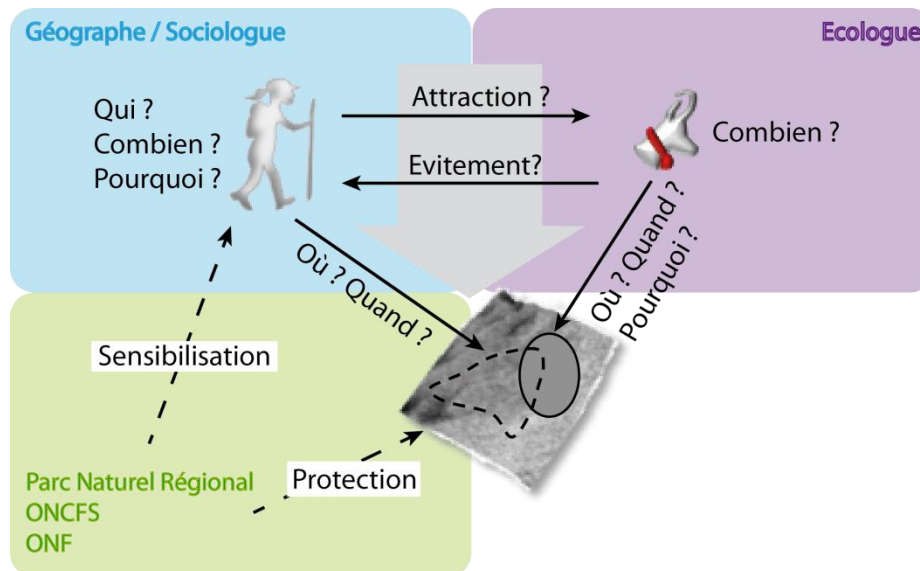


Figure 2 – Le programme de recherche « sports de nature et faune sauvage » : une rencontre entre sciences humaines et sociales, écologie et acteurs du territoire

2.1. Une recherche action au service d'une analyse systémique du dérangement et d'une adaptation de la gestion

Au croisement entre problématiques de terrain et travail de recherche, cette étude s'inscrit dans une démarche scientifique de recherche-action : les acteurs de terrain font face à un problème et souhaitent y consacrer des ressources pour trouver des solutions alors que les chercheurs voient dans cette problématique des questionnements scientifiques contribuant à la recherche fondamentale (Liu, 1992). Cette démarche connaît de multiples déclinaisons telles que la recherche participative, collaborative, intervention, faisant référence aux divers protocoles existant et à l'implication plus ou moins active des praticiens au processus de recherche⁴.

Dans le programme « Sports de nature et faune sauvage », la participation des gestionnaires du territoire a été variable : le montage du programme de recherche s'est effectué principalement avec le PNR et l'ONCFS. L'intégration du PNR s'est inscrit dans « un dispositif classique » de recherche-action (Peyrache-Gadeau, 2013) où l'engagement des acteurs de terrain a été important dans la phase de construction du dispositif de recherche (problématisation et définition de la méthodologie) et s'est réduit pendant la phase de collecte de données et pour l'analyse des résultats. Le PNR a ainsi principalement apporté une expertise technique sur les actions d'informations et de sensibilisations développées dans la

⁴ Se référer à l'état de l'art effectué par Gonzalez-Laporte, 2014

réserve à l'égard de la faune sauvage. Contribuant aux diverses discussions pour la mise en œuvre des enquêtes de terrain, il a également financé l'achat de matériel. En retour, il est intéressé par les résultats notamment en ce qui a trait au diagnostic territorial concernant le comportement des visiteurs à l'égard de la faune mais aussi sur leurs connaissances et respect des campagnes de sensibilisation menées. Pour ce faire, les chercheurs ont présenté les premiers résultats de recherches à la maison du parc.

En ce qui concerne l'ONCFS, cette structure collabore depuis de nombreuses années avec les chercheurs du LECA participant aux différentes étapes du processus de recherche. Cette collaboration repose sur le partage d'une « culture » commune (Narcy, 1998 ; Kagan, 2009) autour de l'écologie des populations animales entre chercheurs et praticiens. Dans le cadre du programme « sports de nature et faune sauvage », l'ONCFS a donc eu une implication plus importante sur le volet lié directement à l'écologie des populations animales que sur le volet SHS. Toutefois, la définition du protocole d'enquête et la construction des questionnaires a bénéficié de nombreux échanges chercheurs – ONCFS, et les techniciens de l'office impliqués depuis longtemps sur le terrain ont facilité le déroulement des enquêtes.

Notons enfin, que si l'ONF n'a pas pris part au montage de ce programme de recherche, les agents de terrain ont accepté de participer à la collecte des données. Ils ont offert un accès facilité aux chasseurs pour les enquêtes menées à l'égard de cette pratique récréative.

Du point de vue de la recherche, le principal avantage de ce partenariat entre chercheurs et praticiens est une préparation située du travail de recherche. Celui-ci est adapté au contexte local et dispose du soutien technique d'agents de terrain pour une collecte de données plus efficace. En contre partie, les recherches s'inscrivent dans les préoccupations des gestionnaires et apportent des éléments de discussions d'aide à la décision. Une des limites du travail partenarial pour l'instant rencontrée concerne les différentes temporalités des acteurs investis dans le programme. Le temps de la recherche n'est pas celui des gestionnaires : il y a souvent un décalage entre la formalisation de la pensée scientifique et les retours qu'attendent les gestionnaires de terrain. Ce décalage a pour l'instant été compensé par des présentations orales des premiers résultats bruts avant même que l'ensemble de l'analyse ne soit terminée.

2.2. Interdisciplinarité entre sciences humaines et sociales et écologie : amorce d'une approche

Le programme « sports de nature et faune sauvage » a avant tout été monté dans une démarche pluridisciplinaire. Celle-ci est définie par l'AERES (2013 : 18) comme « une juxtaposition de perspectives disciplinaires qui élargit le champ de la connaissance, en accroissant le nombre des données, des outils et des méthodes disponibles. Les composantes disciplinaires, dans ce cas, gardent leur identité ». Ainsi, les chercheurs du programme se sont fixés comme objectif la connaissance des interactions entre les hommes et les animaux afin de pouvoir mieux gérer le dérangement de la faune sauvage. Tout en répondant à cet objectif commun, chaque chercheur développe ses questionnements de recherche propre. La sociologue s'intéresse particulièrement à la sociologie des pratiquants de sports de nature, leurs motivations et les aménagements développés autour de leurs pratiques. La géographe dont les questionnements de recherche s'inscrivent dans ce que les anglo-saxons appellent la nouvelle géographie culturelle animale (cf. Wolch et Emel, 1998 ; Philo et Wilbert, 2000 ; Urbanik, 2012) développe ses recherches sur les rapports que les pratiquants entretiennent avec la faune sauvage : en quoi la présence ou l'absence d'animaux influence leurs pratiques et leurs relations au territoire ? Les écologues quant à eux, visent à mieux comprendre les réactions des animaux et les possibles redéfinitions d'habitat face à la présence touristique. Pour ce faire, le suivi des animaux se fait par suivi GPS avec des capteurs d'activité. Les approches de la problématique sont donc différentes mais complémentaires entre les

disciplines et contribuent, par l'adoption d'une approche holiste, à répondre aux problèmes du dérangement de la faune sauvage.

Il faut toutefois noter que dès la phase de mise en œuvre de l'enquête auprès des pratiquants, si les intérêts initiaux de recherche se différencient entre sociologue et géographe, les chercheuses des SHS ont mutualisé leurs réflexions. Elles ont mis en commun leurs approches disciplinaires pour coordonner l'ensemble du travail d'enquête mené auprès des pratiquants de sports de nature (cf. encart). Cette coopération s'explique par les méthodes de travail communes, l'approche analogue de la recherche, et par le rattachement à un même laboratoire qui a facilité les échanges. Il s'agit ici d'une interdisciplinarité de proximité (Jollivet et Legay, 2005). « Cette pratique consiste à utiliser des concepts, des théories et des méthodes de disciplines proches de la sienne, donc de profiter du voisinage disciplinaire. L'objectif est de pouvoir proposer des interprétations plus riches, originales, du processus étudié » (Bülher et *al.*, 2006 : 395).

Le dispositif d'enquête auprès des pratiquants de sports de nature couple une enquête quantitative par questionnaires et une enquête qualitative par entretiens. Les questionnaires ont été administrés aux parkings d'accès à la Réserve. Au total, 558 questionnaires ont été collectés lors des saisons hivernales 2014 et 2015 et concernaient deux types d'activités : la raquette à neige et le ski de randonnée. 26 entretiens ont été réalisés avec ces pratiquants. 505 questionnaires ont été collectés lors de la saison estivale 2015 et 8 entretiens ont été réalisés avec des randonneurs. . Enfin, 68 questionnaires ont été complétés par des chasseurs à l'automne 2014. Aucun entretien n'a pour le moment été réalisé.

Des rapprochements méthodologiques et conceptuelles ont également été mis en place avec les écologues dépassant la pluridisciplinarité pour inscrire le programme « sports de nature et faune sauvage » dans une démarche interdisciplinaire globale (et non simplement de proximité). Elle consiste en une mise en commun des travaux qui « associent des données, des méthodes, des outils, des théories et des concepts issus de disciplines différentes en une synthèse dans laquelle le rôle des composantes disciplinaires va bien au-delà de la simple juxtaposition » (Aeres, 2013 : 18). Ainsi, les échanges entre SHS et écologie ont été principalement de deux ordres : sur les méthodes de travail avec l'utilisation de l'outil GPS pour le suivi des mobilités humaines et animales, puis sur les concepts et notions mobilisées par chaque domaines disciplinaires.

III. Pratiques sportives et faune sauvage : l'interdisciplinarité en action

3.1. Une rencontre autour des méthodes

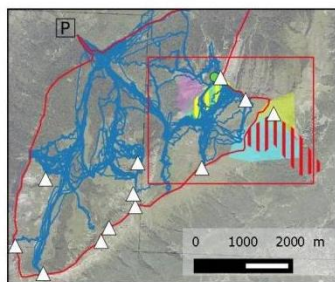
Le partenariat entre chercheurs et entre chercheurs et gestionnaires s'est principalement construit autour des méthodes employées et de la réalisation du travail de terrain⁵.

Que ce soit pour la construction du questionnaire ou pour la programmation des enregistrements GPS des mobilités animales, l'ensemble des acteurs investis dans le projet participait aux réunions et au processus de décision. Ces temps de rencontre et d'échange sont reconnus comme essentiels à la construction de partenariats interdisciplinaires (Petts et *al.*, 2008 ; Thompson, 2009). Le questionnaire pour les pratiquants de sports de nature a par exemple intégré des questions portant sur l'efficacité des campagnes de sensibilisation lancées par le PNRMB. Des modalités de réponse sur la perception du dérangement de la

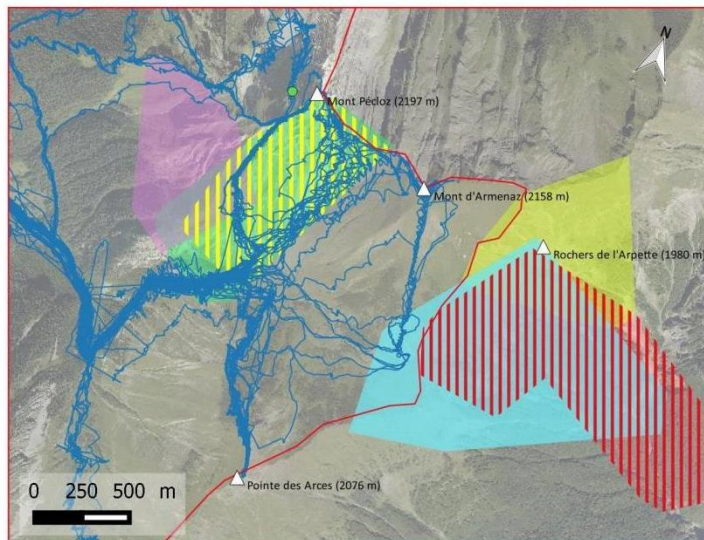
⁵ Se référer à l'article de Chanteloup et *al.* (2016) pour une analyse critique de l'ensemble de la méthodologie du programme

faune par les pratiquants ont également été affinées grâce à la participation des écologues à la construction du questionnaire. Celui-ci a facilité le dialogue entre les différents partenaires, leur permettant d'explicitier leurs attentes et leurs intérêts. La passation des questionnaires pour la période estivale a donné lieu à une réunion de travail afin de coordonner le travail de terrain avec les activités du territoire.

Les échanges avec les écologues ont également enrichi le type de données collectées sur les pratiquants. La pose de GPS sur les animaux a inspiré une collecte de données similaires pour les pratiquants de sports de nature. L'outil GPS a été utilisé afin d'observer les espaces de pratiques et les comparer aux spatialités animales (cf. figure 3). Une méthode utilisée en écologie animale appelé le « scan sampling » (Altmann, 1974) et qui consiste à effectuer des observations toutes les heures sur le nombre, la position et l'activité des animaux est également mobilisée pour caractériser l'activité touristique. Des relevés à partir d'un point d'observation couvrant un large territoire ont ainsi été effectués sur le nombre de touristes, leur position par rapport aux sentiers et leurs actions au moment de l'observation. Ces données permettront la construction de cartes dynamiques par rapport à l'activité touristique sur le territoire⁶. Ces cartes pourront être croisées avec celles actuellement réalisées en écologie animale. Notons que cette symétrie du travail de recherche entre SHS et écologie permis par l'outil GPS reste limitée en ce qui concerne le protocole de recherche. En effet, l'individu peut exprimer son refus de porter un GPS, contrairement à l'animal qui est capturé pour son suivi.



Interactions randonneurs/zones de vie Chamois



- Traces GPS Randonneurs
 - Périmètre randonneurs
- Zone de vie chamois**
- Chamois 1
 - Chamois 2
 - Chamois 3
 - Chamois 4
 - Chamois 5
 - Chamois 6
- Point d'intérêt**
- Parking/Départ Randonnées
 - △ Destination randonnée

L. Gruas, 2015 (EDYTEM)
Sources : Orthophotographie IGN 2009, A. Duparc, L. Gruas

Figure 3 – Carte couplant les espaces de pratique et les zones de vie des chamois

⁶ Ce croisement des données de la spatialisation des touristes avec la spatialisation des animaux fait l'objet d'une thèse de doctorat qui vient de débiter

En termes opérationnels, une partie du travail de terrain a également été réalisé en commun. Ainsi, les chercheurs en SHS sont allés effectuer des observations sur les animaux en compagnie des écologues et les écologues ont participé à la passation de questionnaires. Ces échanges participent à une meilleure compréhension des autres disciplines, des difficultés rencontrées par chacun et sont source d'innovations et de nouvelles idées pour le travail de recherche. Par exemple, le travail réalisé avec les GPS posés sur les animaux et distribués aux pratiquants permet de mesurer la distance métrique séparant les animaux des humains, tout en procurant des données sur leurs mobilités respectives. Utilisé en écologie spatiale, ces données fournissent des renseignements à l'échelle d'une espèce concernant l'habitat mobilisé par celle-ci en fonction de la saisonnalité mais sont aussi utiles pour mieux connaître les variations individuelles de comportement. Combiné aux observations in situ, ces données permettent d'étudier les différentes personnalités des animaux face à une situation de dérangement. Du côté des SHS, la typologie des pratiquants de sports de nature était initialement réalisée à partir du questionnaire distribué et s'établissait en fonction de données socio-démographiques et des modalités de pratique des activités. En s'inspirant des traitements effectués en écologie spatiale, il est désormais prévu d'affiner cette typologie à partir des données GPS en analysant la distance – temps des itinéraires parcourus, la topographie de l'itinéraire choisis et les zones et temps de repos des pratiquants.

3.2. Discuter autour du langage de chacun : quand « le paysage » est un passeur de frontière

Travailler en partenariat implique de reconnaître l'intégrité et l'identité des différentes disciplines en présence, chacune ayant une culture et un langage qui lui est propre (Schoenberger, 2001). Cette question autour de la langue est souvent mise en avant comme étant une des limites du travail interdisciplinaire dans la mesure où chaque acteur rencontre des difficultés à comprendre et à concevoir ce que l'autre entend. Ainsi Schoenberger (2001 : 366) souligne que « we can each study the other's language, we can learn many of the rules and customs, and yet meanings will still elude us ». Cependant, discuter autour des notions et des concepts de chacun est également un moyen de faire avancer la recherche dans la mesure où l'interdisciplinarité invite à croiser, voire à dépasser les épistémologies. Dans le cadre du programme « sports de nature et faune sauvage », des discussions ont eu lieu autour de la notion de « paysage ». Les chercheurs en SHS s'intéressent à l'animal comme un élément paysager pouvant être identifié et plus ou moins apprécié par les pratiquants de sports de nature. Pour les écologues la notion de paysage s'accompagne d'un qualificatif permettant de préciser le type de paysage étudié autour des animaux : ils analysent le « paysage de la peur », le « paysage énergétique » ou encore le « paysage nourricier » de l'animal. Le sens donné au mot paysage par chaque discipline est donc distinct et amène, si ce n'est pour le moment à adopter un concept commun, au moins à ouvrir le débat sur cette notion. Le mot paysage est défini par le Robert (1977) comme une « partie d'un pays que la nature présente à un observateur ». En écologie, l'observateur est l'animal. Cette notion englobe à la fois une analyse de l'environnement physique et le vécu de l'animal par rapport à son milieu de vie. La notion de paysage de la peur (Laundré et *al.*, 2010 ; Altendorf et *al.*, 2001) fait par exemple référence à l'habitat différemment utilisé par une espèce lorsque celle-ci a peur. L'animal va alors adapter ses comportements afin de réduire sa vulnérabilité. La notion de paysage est donc bien un système englobant à la fois le ressenti de l'animal et les caractéristiques de l'environnement physique constitutif de son habitat. L'emploi de cette notion en écologie recouvre en partie le sens donné au mot paysage en géographie. En effet, le paysage est défini dans le dictionnaire de Lévy et Lussault (2003) comme « un agencement matériel d'espace – naturel et social - en tant qu'il est appréhendé visuellement de manière horizontale ou oblique

par un observateur. Représentation située, le paysage articule plusieurs plans permettant l'identification des objets contenus et comprend une dimension esthétique ». Cette dimension esthétique est fondamentale dans l'appréhension du paysage pour les SHS : elle marque le passage de civilisations non paysagères à une civilisation paysagère (Berque, 1994). Or en l'état actuel des savoirs, elle ne peut pas être appréhendée pour la faune sauvage. A l'inverse, la notion de paysage de la peur telle qu'elle s'applique à l'écologie ouvre un champ d'études possible en SHS. A l'exception des travaux de Yi Fu Tuan (1979) qui analyse les peurs des sociétés humaines à travers les mythes, les modes de vie, les croyances selon différentes cultures, cette notion n'a encore que peu été travaillée en géographie humaine. Elle pourrait s'avérer pertinente pour approfondir l'analyse des perceptions des zoonoses ou des zones de conflits entre hommes et grands prédateurs par exemple.

Cette discussion autour des méthodes et des concepts montre la richesse académique de la démarche interdisciplinaire, même si celle-ci présente de nombreuses difficultés qu'il reste encore à dépasser.

3.3. Sortir du cadre : difficultés du partenariat entre disciplines

Tout d'abord, la mise en place de l'interdisciplinarité est un processus long. En effet, l'interdisciplinarité ne doit pas se résumer à une simple juxtaposition de contributions disciplinaires. Elle est un moyen de faire progresser la façon d'assembler, voire d'intégrer des apports disciplinaires. Pour ce faire elle nécessite l'instauration d'un dialogue entre les disciplines (Jollivet et Legay, 2005) et cela prend du temps. Il s'agit de trouver des moments et des lieux pour cela, en rassemblant non seulement les chercheurs de disciplines différentes, mais également les gestionnaires du territoire. Dans notre cas d'étude, ce dialogue a débuté par la mise en place du protocole d'enquête et l'élaboration de la méthodologie. Il s'est poursuivi par une confrontation de points de vue disciplinaires, notamment sur le vocabulaire employé.

D'un point de vue méthodologique, une confrontation a eu lieu entre méthodes quantitatives utilisées par les écologues et méthodes qualitatives privilégiées par les chercheurs en SHS engagés dans le programme. Le dialogue a porté sur la complémentarité des méthodes sans que leur légitimité ne soit contestée. Ainsi, les chercheurs des SHS envisageaient d'utiliser uniquement l'entretien semi-directif comme moyen de récolte de données auprès des pratiquants de sports de nature. Or une récolte de données quantifiées était privilégiée par les écologues, ces derniers souhaitaient donc ajouter ce volet à la recherche en SHS. Après les premières discussions, la mise en œuvre d'un questionnaire a été décidée afin d'établir un diagnostic représentatif des pratiques sportives de nature sur le massif. La méthodologie de l'enquête a donc été repensée pour intégrer une partie quantitative. La partie qualitative de l'étude a gardé toute sa place dans la mesure où c'est elle qui est plus à même d'apporter des informations sur la part subjective des pratiques et des représentations.

Enfin, en France, les institutions de recherche et d'enseignement supérieur restent structurées autour des disciplines (Faure, 1992), et les systèmes d'évaluation des chercheurs fonctionnent sur des bases disciplinaires. « Pour la plupart des institutions, l'interdisciplinarité n'est concevable que si elle ne remet pas en cause les fondements des disciplines ; mieux, si elle conforte les disciplines en place » (Bülher *et al.*, 2006 : 396). Si l'interdisciplinarité est encouragée en amont du processus de recherche, elle est souvent vilipendée en aval, au moment de la valorisation de la recherche (Deffontaines et Hubert, 2004). Ainsi, chaque chercheur impliqué dans le programme « Sports de nature et faune sauvage » doit répondre aux exigences de sa discipline en termes de valorisation de la recherche. Les revues interdisciplinaires étant peu nombreuses, chacun est amené à « revenir » vers son domaine de recherche pour la rédaction d'articles scientifiques. Des efforts sont toutefois en cours afin de

publier des articles rédigés ensemble, mais davantage sur des aspects méthodologiques ou épistémologiques (cf. Chanteloup et *al.*, 2016).

Conclusion

Les questionnaires d'espaces naturels se trouvent face à des enjeux où systèmes naturels et sociaux sont interdépendants, appelant le développement de recherches interdisciplinaires tels que le programme « sports de nature et faune sauvage ». Le développement des savoirs pour une appréhension holiste du dérangement de la faune sauvage fait en effet appel à plusieurs champs de recherche relevant des SHS et de l'écologie. Ce croisement disciplinaire permet de mieux connaître les sources du dérangement, savoir où et quand celui-ci a lieu, et qualifier ses effets sur la faune sauvage et les humains. Si chaque champ d'études amène ses compétences et questionnements, la démarche engagée par ce programme de recherche permet tout d'abord de travailler avec un objectif commun répondant aux besoins du territoire. Pour ce faire, la coopération entre différentes disciplines a associé les recherches dans un même espace / temps. Par exemple, les enquêtes menées auprès des pratiquants de la RNCFS ont ciblées les sites de pratique où les animaux faisaient l'objet d'un suivi, permettant ainsi de croiser les données récoltées sur humains et animaux et donc de comprendre les liens de cause à effets entre systèmes naturels et sociaux. En outre de l'organisation concertée des recherches, la démarche interdisciplinaire repose sur une réflexion collective autour des méthodes et des concepts qui se sont peu à peu construits. Cela a favorisé l'innovation méthodologique, l'émergence de nouveaux questionnements et un renouvellement dans l'analyse critique des données collectées. Réussir ce challenge de l'interdisciplinarité n'est cependant pas aisé. Au delà des questions de financements et de temps, l'expérience acquise par le programme « sports de nature et faune sauvage » montre que plusieurs conditions sont nécessaires pour une co-construction du travail de recherche entre SHS et Sciences de la Vie. L'interdisciplinarité nécessite (i) de la curiosité à l'égard des autres disciplines, (ii) l'acceptation de différentes « cultures » scientifiques (Kagan, 2009) qui passe notamment par la reconnaissance des atouts et limites de différentes postures de recherche qu'elles soient qualitatives ou quantitatives. (iii) Une communication continue sur les enjeux et objectifs de chacun est nécessaire ainsi (iv) qu'un ajustement constant des temporalités de chaque chercheur. C'est la conjonction de ces différents éléments qui permet à ce programme de recherche de relever le défi de la difficile intégration entre disciplines afin de mieux appréhender l'environnement complexe des interactions entre humains et animaux.

Bibliographie

Altendorf, K.B., Laundré, J.W., López González, C.A., Brown J.S., 2001. Assessing effects of prédation risk on the foraging behavior of mule deer. *Journal of Mammalogy*, n°82, p. 430-439.

Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods, *Behaviour*, p. 227-267.

AERES, 2013. Critères d'évaluation des entités de recherche : le référentiel de l'AERES, 38 p.

- Audoux C. et Gillet A., 2011. Recherche partenariale et co-construction de savoirs entre chercheurs et acteurs : l'épreuve de la traduction, *Revue interventions économiques*, 43, [En ligne], URL : <http://interventionseconomiques.revues.org/1347>.
- Augustin, J.P., 2011. Qu'est-ce que le sport ? Cultures sportives et géographie, *Annales de géographie*, n° 680, p. 361-382.
- Bertrand C. et B., 2002. *Une géographie traversière : l'environnement à travers territoires et temporalités*, Arguments, 330 p.
- Berque A., 1994. *Cinq propositions pour une théorie du paysage*, Champ Vallon, 122 p.
- Bessy, O. 2008. La mise en loisir du sport. L'ambiguïté des pratiques, in Ferreol G., Vieille-Marchiset G. (eds.) *Loisirs, sports et sociétés. Regards croisés*, Presses universitaires de Franche-Comté, p. 43-54.
- Boudes, P. 2008. *L'environnement, domaine sociologique. La sociologie française au risque de l'environnement*. Thèse de doctorat en sociologie. Université Victor Segalen, Bordeaux 2.
- Bülher, E. A., Cavalli, F. et Gambino M. 2006. Le jeune chercheur et l'interdisciplinarité en sciences sociales. *Natures, Sciences, Sociétés*, vol. 14, p. 392-398
- Chanteloup, L. 2013. *A la rencontre de l'animal sauvage : dynamiques, usages et enjeux du récréotourisme faunique – une mise en perspective franco-canadienne de trois territoires : Bauges, Gaspésie, Nunavut*. Thèse de doctorat de géographie de l'Université de Savoie.
- Chanteloup L., Perrin Malterre C., Duparc A., Loison A., 2016. Quels points de vue sur es espaces partagés entre humains et animaux sauvages ?, *Espaces et sociétés*, n°164-165 (1-2), pagination en cours
- Charles, L. et Kalaora, C. 2003. Sociologie et environnement en France : l'environnement introuvable ?, *Écologie et Politique*, n°27, p.31-57
- Chenorkian R. et Robert S., 2014. *Les interactions hommes – milieux : questions et pratiques de la recherche en environnement*, Quae, 180 p.
- Deffontaines, J.-P., Hubert, B., 2004. Un regard sur l'interdisciplinarité à l'Inra. Point de vue de deux chercheurs du département Sciences pour l'action et le développement (SAD), *Natures Sciences Sociétés*, vol. 12, n°2, p.186-190
- DeMello (eds), 2010. *Teaching the animal : Human-animal studies across the disciplines*, Lantern books, 442 p.
- Dunlap, R. E. et William R. Catton W. R. 1979. Environmental Sociology, *Annual Review of Sociology*, n°5, p. 243-273
- Faure, G.O., 1992. La mise en œuvre de l'interdisciplinarité : barrières institutionnelles et intellectuelles, in Portella, E. (Ed.), *Entre savoirs. L'interdisciplinarité en acte : enjeux, obstacles, perspectives*, Toulouse, Erès, pp. 109-116.
- Goeldner-Gianella Lydie, 2010. Quelle place pour la géographie dans les études environnementales ?, *L'Espace géographique* vol. 39, n°4, p. 289-294

Gonzalez-Laporte C. 2014. Recherche-action participative, collaborative, intervention... Quelles explicitations?. [Research Report] Labex ITEM.

Grataloup, 1978. Géographie physique, écologie, espace social. Les enfants du divorce, *Espaces Temps*, vol. 9, n°9, pp. 113-123

Gruas L., 2015. Enquête sur les mobilités hivernales touristiques et sportives en territoire à forte densité animale : perceptions du dérangement, mémoire de stage de master 2 écologie humaine, Université Bordeaux Montaigne, stage réalisé au sein du laboratoire EDYTEM, encadré par C. Perrin Malterre et L. Chanteloup, 78 p.

Johnston, C., 2008. Beyond the clearing: towards a dwelt animal geography. *Progress in Human Geography* vol. 32, n°5, p.633–649.

Jollivet M. et Legay J.-M. 2005. Canevas pour une réflexion sur une interdisciplinarité entre sciences de la nature et sciences sociales. *Natures, Sciences, Sociétés*, vol. 13, p. 184-188.

Kagan J., 2009. *The three cultures : Natural sciences, social sciences and the humanities in the 21st century*, Cambridge University press

Kalaora, B. 1998. *Au-delà de la nature : l'environnement. L'observation sociale de la nature*, Paris, L'Harmattan.

Klein, J. 2004. Interdisciplinarity and complexity : an evolving relationship. *E:CO*, n°6, p. 2-10.

Lagadeuc Y. et Chenorkian R., 2009. Les systèmes socio-écologiques : vers une approche spatiale et temporelle, *Natures Sciences Sociétés*, vol. 17, n°2, p. 194-196

Laundré, J.W., Hernández, L., Ripple, W.J., 2010. The Landscape of Fear: Ecological Implications of Being Afraid. *The open ecology journal*, n°3, p.1–7.

Lenoir Y., 1995. L'interdisciplinarité : aperçu historique de la genèse d'un concept, *Nouveaux cahiers de la recherche en éducation*, 2 (2), 227- 265

Lévêque C., Muxart T., Van der Leeuw S., Weill A. et Abbadie L. 2008. L'anthroposystème et la zone atelier : nouveaux concepts territorialisés de l'étude des interactions société/milieux in Frédéric A. et Génin A., *Continu et discontinu dans l'espace géographique*. Presses Universitaires François Rabelais, pp. 279-292.

Lévy, J. et Lussault, M. 2003. *Dictionnaire de la géographie et de l'espace des sociétés*. Belin.

Liu M. 1992. Représentation de la recherche-action : définition, déroulement et résultats, *Revue Internationale de Systémique*, VI (4), p. 293-311.

Miller T.R., Baird, T.D., Littlefield C. M., Kofinas G., Chapin F.S., C.L. Redman, 2008. Epistemological pluralism : reorganizing interdisciplinary research, *Ecology and Society*, 13(2) : 46

- Mounet, J.P. 2007. Sports de nature, développement durable et controverse environnementale, *Natures, Sciences, Sociétés*, n°2, p.162-166.
- Mounet, J-P., Cosson A, Bézannier F., 2015. Concertation en tourisme dans les Vosges : recherche sur l'accompagnement par la recherche. *Loisir et Société*, 38, 2
- Narcy J P., 1998. La problématique action research/recherche-action et le travail coopératif, *ASp*, n° 19-22, p. 229-238
- Niel, A. Sirost, O. 2008. Pratiques sportives et mises en paysage (Alpes, Calanques marseillaises), *Etudes rurales*, n° 181, p. 181-202.
- Petts, J., Owens S.? Bulkeley H., 2008. Crossing boundaries: Interdisciplinarity in the context of urban environments, *Geoforum*, 39, p. 593-601
- Peyrache Gadeau, 2013. Les modalités attendues de la recherche action collaborative dans les territoires de montagne : expériences de partenariat Espace Belledonne / labex Item, *Communication au colloque international Aifris-prefas " Les recherches actions collaboratives : une revolution silencieuse de la connaissance*, 27-29 mai 2013 Dijon
- Philo, C., Wilbert, C., 2000. *Animal spaces, beastly places new geographies of human-animal relations*. London; New York : Routledge
- PNR, 2004. Le massif des Bauges ... Un territoire en mouvement, Atlas diagnostic réalisé dans le cadre de la révision de la charte.
- PNR du massif des Bauges, 2006. *Charte du Parc naturel régional du massif des bauges – nouvelle charte 2007-2019-Rapport d'orientations stratégiques*
- Pociello, C. 1995. *Les cultures sportives*, Paris, PUF.
- RNC. 1949. *Rapport du président de la région cynégétique de Lyon – vice président du Conseil supérieur de la Chasse*, non publié
- RNC. 1955- 1977. *Rapports annuels des gardes de la RNC des Bauges*, non publié
- Robic M-C (dir). 1992. *Du milieu à l'environnement*, Economica, 343 p.
- Sih A., Cote J, Evans M., Fogarty S. et Pruitt J. 2012. "Ecological implications of behavioural syndromes". *Ecology Letters*, vol. 15, n°3, p. 278-289.
- Shapiro et DeMello (2010). The state of human-animal studies. *Society and animal*, n°18, p. 307-318
- Schoenberger E., 2001. Interdisciplinarity and social power, *Progress in human geography*, 25 (3), p. 365 - 382
- Tissier J-L, 1992. La géographie dans le prisme de l'environnement (1970-1990), in Robic M-C (dir) *Du milieu à l'environnement*, Economica, 201-236

Thompson J. L., 2009. Building collective communication competence in interdisciplinary research teams, *Journal of applied communication research*, 37 (3), p. 278 - 297

Tuan Yi Fu, 1979. *Landscapes of fear*, Minneapolis : University of Minnesota Press, 262 p.

Turner V.K., Benessaiah K., Warren S., Iwaniec D., 2015. Essential tensions in interdisciplinarity scholarship: navigating challenges in affect, epistemologies, and structure in environment-society research centers, *High Education*, 70, p. 649-665

Urbanik, J., 2012. *Placing animals an introduction to the geography of human-animal relations*. Lanham, Md.: Rowman & Littlefield Publishers.

Vergnolle Mainar C., 2008. Environnement et disciplines scolaires, *Natures Sciences Sociétés* vol.16, n°1, p. 60-66.

Wolch, J.R., Emel, J., 1998. *Animal geographies: place, politics, and identity in the nature-culture borderlands*. London; New York: Verso.

Appendice D



Quel point de vue sur les espaces partagés entre humains et animaux sauvages

Laine Chanteloup¹, Clémence Perrin-Malterre¹, Antoine Duparc², Anne Loison²

1. Laboratoire Edytem- UMR 5204, Université de Savoie Edytem Bâtiment « Pôle Montagne » 73376 Le Bourget du Lac Cedex
2. Laboratoire LECA- UMR 5553 ; Université de Savoie, LECA, Campus Scientifique 73376 Le Bourget du Lac Cedex



Quels points de vue sur les espaces partagés entre humains et animaux sauvages ?

Laine Chanteloup
Clémence Perrin-Malterre
Antoine Duparc
Anne Loison

« Je suis monté ce matin et il y avait un chamois devant moi. Il m'a regardé, on s'est regardés. C'est difficile à expliquer ce qu'on ressent quand on s'observe mutuellement »¹.

Le regard des humains sur l'animal et celui que l'animal porte en retour sur l'humain est au cœur des études sur les relations anthropozoologiques

*Laine Chanteloup, post-doctorante du Labex Driihm, Laboratoire Edytem (UMR 5204),
Université de Savoie
laine.chanteloup@gmail.com*

*Clémence Perrin-Malterre, maître de conférences à l'Université de Savoie, Laboratoire Edytem
(UMR 5204)
clemence.perrin-malterre@univ-savoie.fr*

*Antoine Duparc, doctorant à l'Université de Savoie, Laboratoire LECA (UMR 5553)
antoine.duparc@univ-savoie.fr*

*Anne Loison, directrice de recherche, Laboratoire LECA (UMR 5553), Université de Savoie
anne.loison@univ-savoie.fr*

1. Entretien avec un randonneur au sein de la Réserve nationale de chasse et de faune sauvage (RNCFS), août 2011.

(Estebanez et *al.*, 2013 ; Urbanik, 2012). Si ce champ d'études n'est pas nouveau, les entrées choisies et *in fine* les méthodes de recherche pour l'aborder se renouvellent. Suivant l'empreinte du dualisme Nature/Culture qui a institutionnalisé un partage des savoirs entre sciences de la vie et sciences humaines en occident, l'étude des hommes et des animaux donne généralement la priorité à l'un ou l'autre des protagonistes. « Chaque discipline définit ce qui peut – ou non – constituer pour elle un terrain d'investigation et dispose d'un ensemble de méthodes qui déterminent très souvent ce qu'il est possible d'y observer » (Jankowski, 2011). Les sciences du vivant s'intéressent à l'animal, aux relations intra et inter-espèces, à son milieu de vie, l'homme n'est alors qu'une variable de ce milieu. Les sciences humaines quant à elles traitent principalement de la question de l'animal au regard des représentations et des pratiques développées, les animaux étant principalement une entrée de recherche pour étudier les sociétés humaines. Chaque champ de recherche mobilise ainsi ses propres méthodes, et travaille généralement séparément des autres.

Cette séparation des savoirs ne correspond cependant pas aux réalités de terrain. Par exemple, depuis plusieurs années, la Réserve nationale de chasse et de faune sauvage (RNCFS) du massif des Bauges², située dans les Alpes du Nord, est confrontée à une intensification des pratiques sportives de nature qui augmente les risques de dérangement de la faune au sein de cet espace protégé. Cela conduit les gestionnaires de ce territoire, l'Office national de la chasse et de la faune sauvage (ONCFS), l'Office national des forêts (ONF) et le Parc naturel régional du massif des Bauges (PNRMB), à s'intéresser aux espaces partagés entre humains et animaux, amenant à renouveler les approches de recherche.

Les premiers travaux réalisés sur ce terrain autour de cette problématique se sont inscrits dans la dichotomie traditionnelle des savoirs scientifiques, plusieurs recherches étant menées de manière indépendante en écologie autour des animaux présents dans la réserve (Loison et *al.*, 1996, 1999) et en géographie sur les pratiques humaines mises en œuvre au sein de cet espace (Chanteloup, 2013). Puis un programme interdisciplinaire croisant des questionnements des sciences humaines et sociales portant sur les pratiquants de sports de nature et leur rapport au territoire et à la faune d'une part et des questions sur l'écologie des populations animales d'autre part a été monté³, permettant de mieux appréhender ces espaces partagés entre humains et animaux. La mise en place de ce programme a fait évoluer les dispositifs de recherche initiaux, notamment pour ce qui a trait à l'observation. Ainsi, partant du travail d'observation développé initialement lors d'un doctorat de géographie centré sur l'étude des pratiques des humains à l'égard de la faune sauvage (Chanteloup, *op. cit.*), cet article

2. La RNCFS des Bauges a été initialement créée pour le rétablissement des ongulés en montagne (la réserve est connue pour ses populations de chamois et de mouflons).

3. Avec le soutien financier de la Zone atelier Alpes, membre de LTER France.

montre qu'un dialogue entre géographie et écologie amène à repenser le dispositif méthodologique autour de l'observation pour mieux appréhender les espaces partagés entre humains et animaux sauvages.

Dans la mesure où l'observation recoupe sous un même vocable une diversité de pratiques, que ce soit en sciences humaines et sociales ou en écologie comportementale de la faune sauvage, l'objectif est de présenter une analyse critique de différentes techniques d'observation mobilisées sur le massif des Bauges pour l'étude de ces espaces partagés. Comment et pourquoi différentes observations sont-elles mises en œuvre pour comprendre ces espaces ? Quelles sont les complémentarités de ces méthodes, quelles sont leurs limites ? Quelles données sont alors collectées ? S'appuyant sur la proposition énoncée par Calbérac « d'observer l'observation » (2010, p. 67), nous discutons de quatre méthodes d'observation mobilisées ces dernières années au sein de protocoles de recherche développés sur la RNCFS du massif des Bauges : l'observation directe, l'observation directe systématique, l'observation indirecte et l'observation participante. Ainsi, nous reviendrons dans un premier temps sur les observations ayant permis l'identification de ces espaces, avant de présenter l'observation participante mobilisée pour mieux comprendre les liens aux lieux (Berque et *al.*, 2014) des humains et des animaux, puis terminerons par une synthèse relative à la complémentarité de ces différentes techniques d'observation.

L'OBSERVATION COMME MÉTHODE POUR IDENTIFIER LES ESPACES PARTAGÉS ENTRE HUMAINS ET FAUNE SAUVAGE

Au cours des recherches, différentes méthodes ont été pensées pour identifier et travailler sur les espaces partagés entre humains et animaux sauvages : l'observation directe, l'observation directe systématique et l'observation indirecte.

L'observation directe, complément utile de l'entretien

Lors du doctorat de géographie (Chanteloup, *op. cit.*), les premières observations directes effectuées sur le terrain visaient à s'appropriier l'espace de la recherche (*cf.* tableau p. 42), soit la Réserve nationale de chasse et de faune sauvage du massif des Bauges. Elles consistaient à se familiariser avec le territoire afin de repérer la géographie des lieux (topographie, motifs de paysages) et les aménagements développés (chemins de randonnée, panneaux d'informations, présence de chalets, de pâturages...). Ces observations étaient réalisées lors de randonnées pédestres estivales. Pendant ces randonnées, les comportements sociaux des autres randonneurs étaient observés. La collecte de données était alors mobile, fragmentée en fonction de l'heure de la journée et du chemin emprunté par l'observateur au sein de la réserve. Les données récoltées étaient « textuelles », dans le sens où elles l'étaient sous forme de

récits portant sur la journée écoulée, récits qui étaient rédigés le soir au sein d'un journal de bord sur la base des notes prises sur le terrain.

L'observation n'était alors pas considérée comme la principale méthode de recueil de données, mais plutôt comme un complément aux entretiens réalisés avec les randonneurs. Elle a ainsi permis de préciser les modalités du « dérangement » de la faune (chamois, mouflons) par les touristes. Par exemple, lors des entretiens, plusieurs randonneurs abordaient les problèmes de fréquentation du site pour la tranquillité animale. Cependant aucun entretien ne restituait en détail les sources de dérangement, transposant à l'animal ce qui perturbait leurs propres pratiques (déchets, bruit des randonneurs en groupe). L'observation directe réalisée sur le terrain a en outre apporté des éléments nouveaux par rapport aux perceptions des randonneurs. Elle a notamment permis de découvrir qu'un randonneur seul, au demeurant silencieux, pouvait faire fuir plusieurs dizaines de chamois avant même de rentrer dans leur champs de visions. La fuite s'expliquait par l'écho du bruit des bâtons de randonnée lorsque ceux-ci tapaient au rythme de la marche sur les rochers. L'observation visuelle a été ici complétée par une observation auditive, avec une mise en correspondance de ce qui était observé *de visu* – la fuite des chamois, avec ce qui était entendu – le bruit de l'écho des bâtons de marche. L'observation auditive, qui consiste à être attentif, recueillir puis retranscrire l'environnement sonore, a ainsi permis de repérer des éléments non identifiés lors des entretiens.

Le deuxième avantage des observations directes alors réalisées reposait sur le fait que le chercheur pouvait comparer ce qui était dit en entretien avec ce qui se passait dans les faits. L'entretien relève en effet de la construction d'un discours où chaque acteur choisit ce qu'il dit, contrôlant l'information transmise. Or certaines pratiques, non assumées ou tout simplement inconscientes, peuvent se donner à voir sur le terrain alors qu'elles n'ont pas été mentionnées par les enquêtés. À plusieurs reprises, il est ainsi arrivé d'observer des randonneurs adopter un comportement contraire à ce qu'ils avaient énoncé quelques minutes auparavant lors d'entretiens, approchant des animaux hors sentiers afin de les photographier par exemple. Selon nous, une telle observation n'invalide pas l'entretien mais en indique les limites et les biais. L'observation, dès lors, permet de rétablir dans les faits ce qui a pu être transformé par les mots ou la pression sociale et de prendre de la distance par rapport au contenu des entretiens.

Afin de densifier le travail engagé par ces premières observations de terrain et d'obtenir des données sur le comportement des randonneurs en situation d'interactions avec la faune sauvage, le protocole de recherche autour de l'observation directe a été complété lors de la mise en œuvre du programme interdisciplinaire avec les écologues. L'observation directe systématique (*cf.* tableau p. 42) a alors permis de constituer une base de données spatialisées des observations des comportements des humains et des animaux.

L'observation directe systématique, une approche quantifiée

Un protocole de recherche a ensuite été établi afin d'obtenir des données quantitatives et non plus seulement qualitatives sur les zones et les temporalités déterminant les interactions humains-animaux. Pour ce faire, les modalités d'observation de la faune et des humains se sont nourries mutuellement. Des observations directes, effectuées selon la méthode de l'observation par balayage (« *scan sampling* », Altman 1974), ont été mises en œuvre afin d'analyser la localisation des visiteurs et aboutir à l'élaboration d'une carte dynamique dans le temps de l'utilisation du milieu naturel par les humains.

Contrairement aux observations ponctuelles réalisées jusque-là, l'observation n'a plus été effectuée au gré des pérégrinations, mais à partir d'un point de vue choisi pour la visibilité offerte sur les chemins de randonnée. Ainsi, ce choix opère une réduction de l'espace observé au profit de la précision des données collectées à une échelle plus fine. Une grille d'observation a été construite afin de collecter avant tout des informations sur les humains (nombre de groupes présents sur les chemins, constitution de ces groupes, localisation à un instant *t* et comportement). Cette grille a également permis d'obtenir des données sur les animaux (espèces visibles, localisation des groupes d'animaux à un instant *t* et comportement), observés de façon secondaire car le point d'observation ne permettait pas de localiser de façon fiable l'ensemble des animaux, plus petits et plus dispersés que les humains. Cette grille d'observation a été appliquée de 8 heures du matin à 18 heures pendant dix-sept journées entre la mi-juillet et la mi-août 2014, sous différentes conditions climatiques, par deux observateurs principaux et trois observateurs ponctuels.

Ce protocole de recherche présentait plusieurs avantages. Il apportait des informations quantifiées sur la mobilité humaine, sur les comportements des différents groupes (par exemple individu seul, en groupe familial, en sortie sportive) et permettait d'identifier certains endroits « sensibles » dans le paysage en termes de sortie de sentiers, pause, croisement de groupes, ou probabilité d'interactions entre humains et animaux. Les observations effectuées constituent une base de données réutilisable dans le cadre de comparaisons futures sur la fréquentation du site. Ce protocole présente toutefois quelques limites pour l'étude directe des interactions humains-animaux. L'objectif initial de mesurer en direct le dérangement des randonneurs à l'égard de la faune sauvage n'a pas été réaliste au vu de la difficulté d'observer et de localiser les animaux avant l'arrivée des touristes, pendant leur période de présence et après leur départ. Les objectifs se sont donc limités à une évaluation de la mobilité humaine et à des observations plus anecdotiques des interactions humain-animal. Le deuxième biais est lié à l'effet observateur, qui provient des différentes capacités des observateurs à repérer les humains et les animaux dans le paysage, et à reporter certains de leurs comportements (bruyants ou non par exemple). Les résultats ne sont fiables que si cet effet

observateur est pris en compte dans l'analyse des données, ce qui nécessite que les observateurs ne soient pas trop nombreux afin que les données collectées soient homogènes.

En complément à cette méthode d'observation directe de la mobilité humaine et des interactions humains-animaux, une troisième forme d'observation a été pensée dans le cadre du programme interdisciplinaire. Elle vise à compléter les données par une cartographie des mobilités humaines et animales au sein de la réserve issue de l'observation indirecte des pratiquants et de la faune et ce, afin d'avoir une appréhension plus large des possibles interactions (cf. tableau p. 44). En effet, la méthode d'observation systématique, en choisissant un point d'observation fixe, ne permet pas d'identifier la multiplicité des mobilités et lieux d'interactions entre humains et animaux sauvages au sein de la réserve. Contrairement aux études menées sur les espaces d'interactions entre humains et animaux sauvages dans des environnements de proximité clos tels que le zoo (Picard, 2013), où l'observation systématique peut être suffisante pour l'analyse des interactions humains-animaux, le travail sur les espaces partagés en milieux naturels ouverts soulève plusieurs enjeux liés à la visibilité, l'observation étant affectée par la topographie du terrain, le couvert végétal ou encore la distance de fuite des animaux.

Une cartographie des mobilités : vers l'observation indirecte

La cartographie des mobilités humaines au sein de la réserve a été testée au travers de deux protocoles de recherche différents. Un premier protocole a été lancé à l'hiver 2014 pour mesurer la mobilité des skieurs de randonnée au sein de la RNCFS, travail qui a ensuite été reproduit à l'été 2014 avec les randonneurs. L'enquête mise en œuvre consiste à administrer des questionnaires aux skieurs ou randonneurs à leur retour de course afin de collecter des données sur les rapports qu'ils entretiennent avec la faune sauvage. À la fin du questionnaire, il est demandé aux pratiquants de tracer sur une carte topographique au 25 000^{ème} l'itinéraire suivi pendant la randonnée en indiquant les lieux de pause de plus de 10 minutes. La cartographie établie est une observation indirecte des mobilités touristiques, elle s'inspire de la méthode du carnet de terrain où les touristes sont amenés à localiser les différents endroits visités (Gimblett et al., 2003). Les données recueillies restituent les mobilités touristiques couvrant l'ensemble des zones visitées de la RNCFS au départ de chaque *parking* choisi. L'échelle d'observation est donc plus importante que pour l'observation directe explicitée ci-dessus, où le regard du chercheur ne peut embrasser qu'une zone géographique limitée, celle qui lui est donnée à voir. Cependant, on retrouve ici certains biais évoqués pour l'entretien. Les personnes interrogées peuvent, volontairement ou non, donner de fausses informations. Ce problème est particulièrement présent pour le ski de randonnée, où les chemins ne sont pas visibles en raison de la neige. À l'hiver

2013-2014, les pratiquants ont ainsi rencontré des difficultés pour retrouver sur la carte l'itinéraire emprunté. Afin de pallier ce problème et d'améliorer la précision spatio-temporelle des données obtenues, l'outil GPS a été testé en période estivale pour l'hiver 2014-2015.

Aujourd'hui, avec les avancées technologiques et la baisse de son coût, l'utilisation du GPS est de plus en plus fréquente pour comprendre les mobilités touristiques en nature (Hallo et *al.*, 2012). Dans le cadre de l'étude interdisciplinaire, des GPS ont été distribués à des groupes de randonneurs sur un *parking* situé au départ de randonnées, en ciblant des groupes de caractéristiques diverses (nombre de participants, âge). En raison du nombre limité de GPS dont nous disposions (20 GPS), un seul était distribué par groupe de randonneurs. Le GPS était récupéré en fin de journée au même *parking* où était alors administré le questionnaire couplé de la carte.

Les informations sur les mobilités humaines obtenues par ce protocole de recherche viennent compléter les données sur les mobilités animales, et ce afin de pouvoir mesurer leurs interrelations. Dans la RNCFS, les chamois sont en effet marqués depuis 1985 par des colliers disposant d'un code couleur et par des colliers GPS depuis 2003. Ces colliers enregistrent non seulement la localisation, mais également des mouvements fins indiquant si l'animal est actif ou non. Ce suivi de la faune permet de mieux connaître la répartition des chamois au sein du site même dans les endroits non observables directement, et d'obtenir des informations comportementales indirectes (Cagnacci et *al.*, 2010). Dans le cadre du projet interdisciplinaire, des colliers GPS-GSM ont été posés sur quelques chamois à l'été 2014. L'idée était de comparer les traces GPS des humains avec celles collectées les mêmes jours sur les animaux, les conditions environnementales étant alors identiques. Ce type d'observations indirectes rend compte des comportements spatiaux des animaux quand les pratiquants de sports de nature sont présents et permet d'analyser leurs réponses différées (telles que la compensation, pendant la nuit, du temps qui n'a pas pu être consacré à l'alimentation en journée (Marchand et *al.*, 2014)). Ainsi, la localisation et l'activité des animaux qui étaient hors du champ d'observation directe du chercheur peuvent maintenant être évaluées dans l'ensemble de l'espace disponible à l'animal, tout au long de la journée. En retour, certains comportements humains sont analysés, tels que les sorties de sentiers, les lieux de pauses et la vitesse adoptée. Enfin, ces observations apportent des données géoréférencées permettant de localiser les possibles zones de dérangement et de quantifier par exemple les distances établies entre l'espace utilisé par les humains et celui utilisé par les animaux.

Cette méthode d'observation indirecte connaît toutefois certaines limites. Tout d'abord, tous les pratiquants et animaux ne peuvent être équipés de GPS traceur, il n'est donc pas envisageable d'étudier l'ensemble des interactions humains-animaux, comme par exemple les réponses réelles des animaux face à la présence humaine un jour donné. C'est donc là encore indirectement (en

modélisant la pression touristique spatialisée à l'aide de l'échantillon de traces GPS et des observations directes systématiques) que peut être interprétée cette réponse spatiale des animaux. L'analyse conduit alors à repérer les zones d'interactions potentielles, données utiles pour les gestionnaires afin de localiser les espaces sensibles où la faune est sujette au dérangement. De plus, le coût de GPS-GSM et la difficulté de capturer les animaux restreignent le nombre d'animaux potentiellement marqués, ce qui peut apparaître comme limitant la portée des résultats de cette approche.

Ces technologies d'observations indirectes ouvrent toutefois un champ d'informations complètement nouveau sur les espaces partagés entre humains et animaux. Par exemple le marquage individuel des animaux permet d'estimer l'hétérogénéité individuelle de leur comportement, de plus en plus d'études montrant qu'il existe des syndromes comportementaux vis-à-vis des risques perçus par l'animal (Sih et *al.*, 2012). L'animal ne pouvant pas être sujet d'enquête au même titre que les humains, c'est à travers la répétabilité observée de son comportement que les écologues tentent au sein de ce programme d'appréhender sa « personnalité » et donc sa manière d'être en présence des pratiquants de sports de nature. Ceci amène à discuter des méthodes d'observation mises en œuvre afin d'appréhender le sens des lieux donné par les différents protagonistes humains et animaux à ces espaces partagés.

L'OBSERVATION PARTICIPANTE POUR APPRÉHENDER LE SENS DES ESPACES PARTAGÉS ENTRE HUMAINS ET ANIMAUX

Observer les pratiques en lien avec la faune sauvage

Pendant le travail de doctorat, l'observation participante a été mobilisée afin de reconnecter les représentations des interviewés aux pratiques et aux formes qu'elles prenaient sur le terrain (*cf.* tableau p. 42). Par cette approche, le chercheur vise à intégrer le monde des acteurs en expérimentant à travers sa propre corporalité les pratiques développées autour de la faune sauvage. Les représentations seules ne peuvent en effet expliquer la géographicités d'un espace et c'est à travers les pratiques que les significations des lieux prennent aussi leur sens : « Pratiquer les lieux, c'est en faire l'expérience, c'est déployer, en actes, un faire qui a une certaine signification ; on se focalise alors fondamentalement sur les manières dont les individus font avec les lieux. C'est l'étude des manières de pratiquer les lieux géographiques qui semble être porteuse de l'intelligibilité de la spatialités des individus » (Stock, 2004). Afin d'apprécier le sens donné au lieu, l'observation participante a permis de suivre au sein de la RNCFS différentes activités humaines tournées vers la faune sauvage, que ce soient les activités de chasse de l'ONF ou le suivi des animaux sauvages de l'ONCFS. Il a par exemple été possible de participer à plusieurs chasses au chamois organisées par l'ONF en accompagnant un guide de chasse

avec un stagiaire. La position adoptée par l'observateur était alors *dans* la scène étudiée, et non extérieure. L'observateur vivait la chasse en cours. La participation à cette activité est toutefois restée limitée dans la mesure où, ne disposant pas du permis de chasse, ni du permis de port d'armes, il n'était pas totalement dans la disposition d'un chasseur, telle que celui-ci vit l'activité. Ce type d'observation a cependant permis de collecter un riche matériau concernant l'appréhension des lieux de chasse. L'attention était en effet portée sur ce qui faisait sens en situation de chasse, notamment en ce qui concerne la manière de se mouvoir et de mobiliser dans les déplacements les éléments du milieu naturel tels que les rochers, les dolines, les arbustes. Étaient également relevés les temps de pause et les zones d'affûts.

D'autres observations participantes ont eu lieu, cette fois pour observer les opérations de captures d'animaux réalisées par l'ONCFS. Si pour les parties de chasse, le statut de non chasseur et de simple accompagnateur permettait une certaine objectivation de l'observation, l'observation mise en œuvre dans le cadre des captures a nécessité au contraire un investissement total dans l'activité. En raison des consignes dictées par les agents de l'ONCFS, le regard de l'observateur était tourné vers la tâche affectée et non vers ce que les autres participants de la capture faisaient. L'implication rendait donc impossible d'observer l'ensemble de la scène. La prise de note n'est intervenue qu'après coup, recomposant, une fois la journée terminée, les différentes étapes de la capture réalisée, les rôles tenus par chacun, le positionnement des corps dans la scène.

Les deux observations participantes décrites ici font référence à des formes plus ou moins poussées de participation à l'activité. Si l'intégration physique à une activité suppose la participation, elle ne s'y réduit pas. La participation mentale, voire l'adhésion idéologique à l'activité pratiquée fait varier le regard porté par l'observateur et donc le type de données collectées sur le terrain. C'est ce qui permet de distinguer l'observation participante de la participation observante, où la priorité est donnée à la participation à l'action au détriment parfois de l'observation (Soulé, 2007).

L'acquisition de données multisensorielles sur le terrain

L'observation participante, ou la participation observante, en raison du point de vue non surplombant, délivre des données situées (dans le temps et l'espace) permettant de mieux appréhender le contexte et la nature des relations anthropozoologiques. Cela offre une géographie sensible qui met l'accent sur les perceptions, les émotions, les sensations ressenties au sein d'un territoire partagé entre humains et animaux sauvages.

Les travaux de Baticle (2013) sur la chasse ont montré que la pratique de cette activité passait par de multiples apprentissages du corps, « qu'une forme langagière directement cynégétique se dégage(ait) de cet apprentissage, qu'elle se traduit (traduisait) par des attitudes physiques et par des manières de se

mouvoir sur le territoire. » Suivant cette même logique, l'observation participante d'une partie de chasse, même si l'observateur n'est pas lui-même chasseur, apporte différents savoirs. Les premiers sont des savoirs que nous qualifierons d'externes. Ils se rapprochent des données obtenues par simple observation directe, et portent sur l'organisation de l'activité de chasse, sa temporalité et sa spatialité. Cela met le chercheur dans les conditions réelles de déroulement de l'activité. Il peut se rendre compte de la topographie du terrain, des conditions climatiques, voir si l'observation d'animaux est facile et si l'approche d'un animal est possible. Tout comme pour l'observation directe, ces éléments deviennent des réalités pour le chercheur et non plus de simples mots recueillis lors d'entretiens. Les deuxièmes types de savoir sont les savoirs internes, liés à la corporéité, développés par le chercheur au même titre que les chasseurs. Ces savoirs sont particulièrement utiles pour comprendre la formation des discours, et saisir le rapport des enquêtés au territoire et à la faune. En effet, vivre l'activité permet de comprendre comment les discours « sont imbriqués dans le corps, compris non pas comme une résidence fixe pour l'esprit mais comme une trajectoire dynamique par laquelle nous apprenons à enregistrer et devenir sensible à ce qui constitue le monde » (Thrift, 2004, p. 90, notre traduction). Par son implication sur le terrain, l'observateur engage son corps et se rapproche ainsi du vécu et des pratiques développées par les différents acteurs. Les mots prennent un tout autre sens ; ils se matérialisent dans l'espace et le temps et ils acquièrent ainsi tout leur sens géographique (Lorimer et Whatmore, 2009). Par exemple, l'identification de certains acteurs comme étant des « chasseurs de montagne » devient plus explicite : le chercheur saisit, en participant, les difficultés physiques d'une marche de montagne hors sentiers, avec une charge de plusieurs kilogrammes sur le dos.

La participation à une chasse amène également l'observateur à s'interroger sur le savoir voir des chasseurs à l'égard des animaux. Si pour le géographe, « l'observation n'est pas une faculté innée, elle s'apprend, et c'est par l'apprentissage et la pratique que l'on peut voir les éléments saillants du paysage » (Calbérac, *op. cit.*, p. 48), l'œil du chasseur est également exercé par son activité. Un chasseur repère un animal dans le paysage, là où le novice ne verra que broussailles et pâturage. Après plusieurs séances de chasse, le chercheur aiguise son regard et réussit lui aussi à repérer la faune là où elle reste invisible pour d'autres. Cet apprentissage passe par le fait d'identifier certaines couleurs et formes, à surveiller la forme d'un rocher qui pourrait se révéler être celle d'un animal, *etc.* Cela amène l'observateur à se rapprocher du chasseur, de ses émotions, de sa manière de vivre le territoire. L'observation participante fournit des informations multisensorielles, offrant une nouvelle appréhension de l'analyse de l'espace qui ne passe plus ni par l'autopsie du paysage, ni par l'étude extérieure des activités anthropiques, mais par sa propre corporéité.

L'observation participante réalisée auprès des diverses activités développées dans la réserve a permis de développer une démarche qui va au-delà de ce que le seul sens de la vue peut apporter. Les informations recueillies par le corps contribuent à une géographie sensible utile dans l'analyse des ressentis des humains à l'égard des lieux et des animaux et contribuent à comprendre comment les humains s'inscrivent dans et interprètent l'espace de la rencontre.

LA COMPLÉMENTARITÉ DES DIFFÉRENTES MÉTHODES D'OBSERVATION : ESSAI DE SYNTHÈSE

La méthodologie de l'observation telle qu'elle est mobilisée pour l'étude des relations anthropozoologiques sur le massif des Bauges a été déclinée en quatre protocoles de recherche, différenciés par la nature des observations effectuées, le matériel mobilisé pour les mettre en œuvre, le type de données collectées. Chaque protocole d'observation a été détaillé afin d'en présenter les avantages et inconvénients. L'objet de cette synthèse est de compléter l'analyse des observations qui vient d'être effectuée en revenant sur certains éléments clés, tels que le type de dispositif mis en place et le type de données recueillies, afin de mieux les mettre en perspectives.

Le tableau de synthèse proposé ci-après met en exergue les spécificités de chaque observation et donne à voir leur complémentarité. Tout d'abord, le type de données collectées varie en fonction de la posture de recherche adoptée et des objectifs fixés. L'observation peut être à la fois un moteur pour la problématisation de la recherche et un mode d'acquisition de données visant à confirmer ou infirmer une hypothèse. Par exemple, l'observation directe de comportements de randonneurs sortant des sentiers a conduit à s'interroger sur le possible dérangement des animaux par les sports de nature, et à constater le besoin de développer un protocole de recherche qui permettrait de quantifier ce dérangement. Le dispositif méthodologique s'est alors enrichi des travaux effectués par les écologues : que ce soit pour la mise en œuvre de l'observation systématique ou encore pour le suivi parallèle des hommes et des animaux par GPS, de nouveaux protocoles d'observation ont été mis en œuvre en vue de répondre aux hypothèses formulées lors de l'observation directe.

Deuxièmement, en termes de moyens mobilisés, quelles que soient les méthodes d'observation mobilisées, les protocoles de recherche demandent des moyens humains et/ou techniques plus ou moins importants. L'observation directe systématique et l'observation participante ont, par exemple, nécessité de nombreuses heures de terrain. Si le matériel technique nécessaire consiste seulement en un carnet de notes et un stylo, ces formes d'observations exigent une forte implication humaine sur plusieurs semaines. À l'inverse, l'observation indirecte passant par les GPS rend possible une observation plus exhaustive des mobilités humaines et animales au sein de la réserve en économisant du « temps humain ». En contrepartie, l'utilisation de GPS entraîne un coût financier à

prendre en compte notamment en ce qui concerne les GPS-GSM des animaux⁴. Dans la mesure où les questions budgétaires sont déterminantes dans le déroulement d'une recherche, il est important de réfléchir et de prendre en compte ces éléments en amont de la recherche.

Type d'observation	Éléments observés	Matériel	Apports	Limites
Observation directe itinérante	Territoire Comportements humains et animaux observés ponctuellement	Carnet de note Journal de bord	Acquisition de connaissances sur la zone étudiée Comparaison avec des données acquises en entretien	Peu de généralisation possible Périmètre observé très localisé
Observation directe postée	Comportements humains et animaux observés en continu	Grille d'observation + carte IGN permettant de marquer les utilisateurs du milieu et les animaux	Collecte de données quantitatives sur le comportement des utilisateurs du milieu et des animaux	Effet observateur Périmètre observé très localisé
Observation indirecte	Mobilités humaines et animales	Relevé d'itinéraire sur carte IGN top 25 GPS pour suivi des mobilités humaines GPS-GSM pour suivi des mobilités animales	Comparaison simultanée des mobilités humaines et animales Grand périmètre observé	Marge d'erreur et coût du GPS Pas d'informations collectées expliquant les mobilités
Observation participante	Déroulement des activités sur la zone étudiée	Journal de bord	Appréhension de l'espace vécu Intégration de la corporéité de l'observateur	Subjectivité des observations Observation partielle de la scène

Tableau 1 – Apports et limites des différentes méthodes d'observations développées au sein de la RNCFS sur les espaces partagés entre humains et animaux sauvages

4. L'utilisation de GPS-GSM implique également de réussir à équiper les animaux de ces colliers. Dans la RNCFS des Bauges, ce sont les agents de l'ONCFS qui sont en charge de ce travail. Ils opèrent en coopération avec le Laboratoire d'Écologie Alpine.

Troisièmement, le tableau insiste sur les avantages et inconvénients de chaque observation. Celles-ci étant de différentes natures, elles ne portent pas sur le même périmètre, n'apportent pas le même type d'informations et n'ont pas la même objectivité.

Ainsi, la position de l'observateur et les outils à sa disposition font varier la zone couverte par l'observation. Par exemple, l'observation directe systématique réalisée à partir d'un point de vue fixe ne couvrira que la zone visible à 360°C autour de l'observateur et dépendra de l'ouverture du paysage, alors que l'observation indirecte permise par GPS offre un moyen d'observer les mobilités des randonneurs et des animaux de manière simultanée sur différents chemins quels que soient la topographie ou le couvert végétal. Le GPS ne fournit néanmoins que des informations sur la localisation et la temporalité des déplacements. Il n'offre aucune donnée qualitative en ce qui concerne les causes des actions. L'observation directe systématique ou l'observation participante ont au contraire un périmètre d'étude bien plus limité mais procurent une masse de données diversifiées. Par exemple, ces protocoles permettent de mettre en correspondance la localisation d'un randonneur faisant une pause avec les raisons de cette pause, celui-ci ayant pu s'arrêter pour manger, se reposer ou regarder à la jumelle des animaux entrés dans son champ de vision. Enfin, en fonction des protocoles d'observation mis en œuvre, la part laissée à l'objectivité et à la subjectivité dans la construction de la connaissance varie. L'observation participante offre des données multisensorielles qui ouvrent un champ d'analyse riche à explorer pour mieux comprendre les affects et émotions au cœur des relations anthropozoologiques. Ce type d'observation dépend toutefois grandement du chercheur qui la conduit, même si, grâce au journal de bord, celui-ci tente d'objectiver sa participation. La part de subjectivité dans la donnée reste toutefois plus importante que pour les observations systématiques ou l'observation indirecte. Ces deux protocoles ont notamment été pensés pour collecter une donnée standardisée (la collecte pouvant se faire par différents observateurs) et ainsi faciliter des comparaisons futures (en comparant par exemple la fréquentation de la réserve aujourd'hui avec sa fréquentation dans une dizaine d'années). De manière plus globale, quelles que soient cette part d'objectivité et de subjectivité, chaque méthode d'observation a été appréhendée à la fois dans ses spécificités propres et dans ses complémentarités avec les autres ; ceci en vue de contribuer à un projet de connaissance commun : l'identification et la compréhension accrue des relations anthropozoologiques au sein de la RNCFS.

CONCLUSION

Le retour d'expériences sur les modes d'observation mis en œuvre au sein de la RNCFS du massif des Bauges autour des espaces partagés entre humains et animaux sauvages, s'inscrit comme une tentative originale de confronter,

sur un plan méthodologique, sciences humaines et sociales et sciences de la vie, comme le proposait D. Guillo (2015) dans les conclusions de son article « Quelle place faut-il faire aux animaux en sciences sociales ? ». Le programme interdisciplinaire développé au sein de la RNCFS du massif des Bauges depuis 2014 s'inscrit dans cette volonté de croisement des concepts et des méthodes des différentes disciplines permettant d'articuler les différents savoirs et savoir-faire de chacun. En fonction des questionnements posés et de la nature des données recherchées, un protocole d'observation différent sera adopté, celui-ci pouvant être plus ou moins lourd et coûteux à mettre en place. L'analyse de systèmes complexes tels que l'étude des espaces partagés entre humains et animaux sauvages amène à réfléchir à la complémentarité des observations, couplant données qualitatives et quantitatives sur les interrelations entre humains et animaux sauvages.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALTMANN, J. 1974. « Observational Study of Behavior: Sampling Methods », *Behaviour*, p. 227-267.
- BATICLE, C. 2013. « La corporéité cynégétique : une démarche territoriale entre symbolique locale et spatialité animale », *Carnets de géographe* (5). [En ligne]. http://www.carnetsdegeographes.org/carnets_recherches/rech_05_06_Baticle.php
- BERQUE, A. ; MAUPERTUIS, M.A. ; BERNARD-LEONI, V. (sous la dir.de) 2014. Le lien au lieu. Actes de la chaire de mésologie de l'Université de Corse, Bastia, Éoliennes, 285 p.
- CAGNACCI, F. ; BOITANI, L. ; POWELL, R.A. ; BOYCE, M.S. 2010. « Animal Ecology Meets GPS-Based Radiotelemetry: a Perfect Storm of Opportunities and Challenges », *Philosophical Transaction of the Royal Society B Biological Sciences*, 365 (1550), p. 2157-2162.
- CALBÉRAC, Y. 2010. *Terrains de géographes, géographes de terrain. Communauté et imaginaire disciplinaires au miroir des pratiques de terrain des géographes français du XX^e siècle*. Thèse de doctorat en géographie de l'Université Lumière Lyon 2.
- CHANTELOUP, L. 2013. « À la rencontre de l'animal sauvage : dynamiques, usages et enjeux du récréotourisme faunique – une mise en perspective franco-canadienne de trois territoires : Bauges, Gaspésie, Nunavut ». Thèse de doctorat de géographie de l'Université de Savoie.
- ESTEBANEZ, J. ; GOUALBAULT, E. ; MICHALLON, J. 2013. Où sont les animaux ? Vers une géographie humanimale, *Carnets de géographes*, 5.
- GIMBLETT, H.R. ; LYNCH, J. ; DANIEL, T. ; RIBES, L. ; OYE, G. 2003. « Deriving Artificial Models of Visitors from Dispersed Patterns of Use in the Sierra Nevada Wilderness, California », *Journal of Nature Conservation*, n° 11, p. 287-296.
- GUILLO, D. 2015. « Quelle place faut-il faire aux animaux en sciences sociales ? Les limites des réhabilitations récentes de l'agentivité animale », *Revue française de sociologie* vol. 56, p. 135-163.

-
- HALLO, J. C. ; BEECO, A. ; GOETCHEU, C. ; MC GEE, J. ; MC GEHEE, N. GARD ; NORMAN, W. C. 2012. « GPS as a Method for Assessing Spatial and Temporal Use Distributions of Nature-Based Tourists », *Journal of travel research*, n° 51, p. 591-606.
- JANKOWSKI, F. 2011. « Du terrain neutralisé aux espaces négociés », *Questions de communication*, n° 19, p. 235-253.
- LOISON, A. ; GAILLARD, J.-M. ; JULLIEN, J.-M. 1996. « Demographic Patterns after an Epizootic of Keratoconjunctivitis in a Chamois Population », *The Journal of Wildlife Management*, n° 60, p. 517-527.
- LOISON, A. ; JULLIEN, J.-M. ; MENAUT, P. 1999. « Subpopulation Structure and Dispersal in Two Populations of Chamois », *Journal of Mammalogy* 80, p. 620-632.
- LORIMER, J. ; WHATMORE, S. 2009. « After the “King of Beasts”: Samuel Baker and the Embodied Historical Geographies of Elephant Hunting in Mid-Nineteenth-Century Ceylon », *Journal of Historical Geography*, n° 35, p. 668-689.
- MARCHAND, P. ; GAREL, M. ; BOURGOIN, G. ; DUBRAY, D. ; MAILLARD, D. ; LOISON, A. 2014. « Impacts of Tourism and Hunting on a Large Herbivore’s Spatio-Temporal Behavior in and Around a French Protected Area », *Biological Conservation*, In Press.
- PICARD, B. 2013. Le protocole du jabiru : agentivités animales et animalières au zoo de Barcelone, Carnets de géographes n° 5.
[En ligne]. http://www.carnetsdegeographes.org/PDF/rech_05_05_Picard.pdf
- SIH, A. ; COTE, J. ; EVANS, M. ; FOGARTY, S. ; PRUITT, J. 2012. « Ecological Implications of Behavioural Syndromes », *Ecology Letters*, vol. 15, n° 3, p. 278-289.
- SOULÉ, B. 2007. « Observation participante ou participation observante ? Usages et justifications de la notion de participation observante en sciences sociales », *Recherches qualitatives*, vol. 27, n° 1, p. 127-140.
- STOCK, M. 2004. « L’habiter comme pratique des lieux géographiques », *EspacesTemps.net*, Travaux.
[En ligne]. <http://www.espacestems.net/articles/habiter-comme-pratique-des-lieux-geographiques/>
- THRIFT, N. 2004. « Intensities of Feeling: Towards a Spatial Politics of Affect », *Geografiska Annaler: Series B, Human Geography*, vol. 86, n° 1, p. 57-78.
- URBANIK, J., 2012. *Placing Animals an Introduction to the Geography of Human-Animal Relations*. Lanham, Md.: Rowman & Littlefield Publishers.

Appendice E

Poster

Apports des colliers GPS en écologie : Comparaison des mouvements et de la sélection de l'habitat chez deux ongulés de montagne, le chamois et le mouflon. 2014. Colloque SAGEO, Grenoble.

Apports des colliers GPS en écologie

Comparaison des mouvements et de la sélection de l'habitat chez deux ongulés de montagne, le chamois et le mouflon.

Antoine DUPARC^{1,2}, Pascal MARCHAND^{1,2}, Mathieu GAREL¹, Dominique DUBRAY¹, Jean-Michel JULLIEN¹, Daniel MAILLARD¹, Anne LOISON².

1. Centre National d'Etudes et de Recherche Appliquée sur la Faune de Montagne, Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Juvignac, France
2. Laboratoire d'Ecologie Alpine, Centre National de la Recherche Scientifique, Université de Savoie, Le Bourget-du-Lac, France

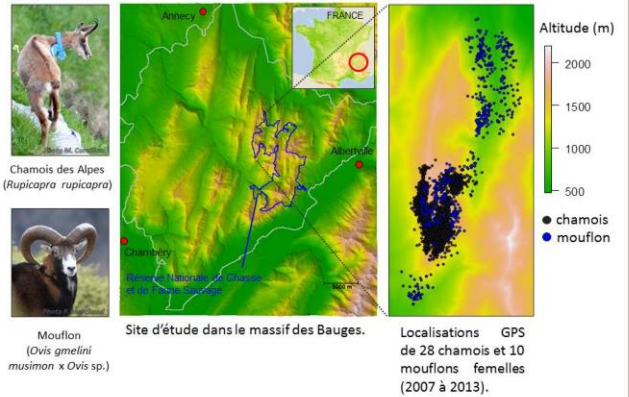
Contexte et objectifs

Etudier l'occupation spatiale des ongulés sauvages est essentiel pour comprendre **leur rôle** dans l'écosystème et **leurs réponses** (comportementales et démographiques) face à aux changements environnementaux. Dans ce cadre, la technologie GPS apporte des données nouvelles de localisations dans tous les milieux, dont ceux dans lesquels l'observation directe était impossible (forêts, zones de montagne), permettant une étude fine de la mobilité animale.

Dix années de suivis dans le massif des Bauges par colliers GPS des femelles de chamois et de mouflon nous permettent ainsi d'estimer les différences entre espèces et entre saisons (**Eté: juillet - août, hiver : janvier - février**):

1. de la **taille des domaines vitaux**,
2. des **variables importantes dans la sélection des habitats**,
3. des **caractéristiques des trajectoires** sur 24h.

Espèces et site d'étude

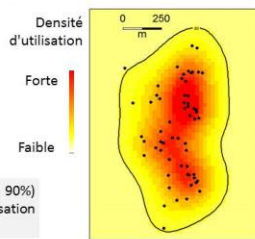


1. Taille des domaines vitaux



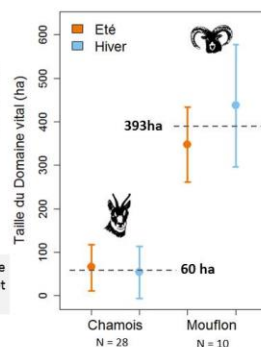
Calcul de la densité d'utilisation de l'espace par l'animal et délimitation de son domaine vital avec la méthode des kernels.

Exemple d'un domaine vital (kernel 90%) de chamois calculé avec une localisation GPS par jour pendant deux mois.



Forte différence de taille des domaines vitaux entre espèces mais pas de différences entre les saisons.

Taille moyenne et intervalle de confiance à 95% des domaines vitaux de chamois et mouflon en été et en hiver.



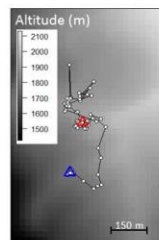
3. Caractéristiques des trajectoires sur 24 h



A partir de localisations prises toutes les 20 minutes sur 24 h, calcul de:

- La distance journalière parcourue
- La vitesse ascensionnelle
- Le dénivelé positif cumulé

Trajectoire sur 24 h d'un chamois avec une localisation toutes les 20 min (en bleu : départ, en rouge : arrivée).

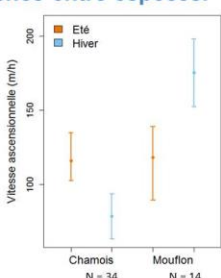
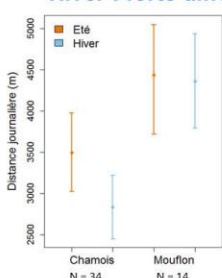


DISTANCE

VITESSE

DENIVELE

Eté : aucune différence entre espèces.
Hiver : forte différence entre espèces.



Pas de différence ni entre espèces, ni entre saisons.

Dénivelé moyen parcouru en 24h : 1103 ± 48 m.

2. Sélection de l'habitat



Comparaison des habitats inclus dans chaque domaine vital aux habitats disponibles sur le site par analyse multivariée (k-select).

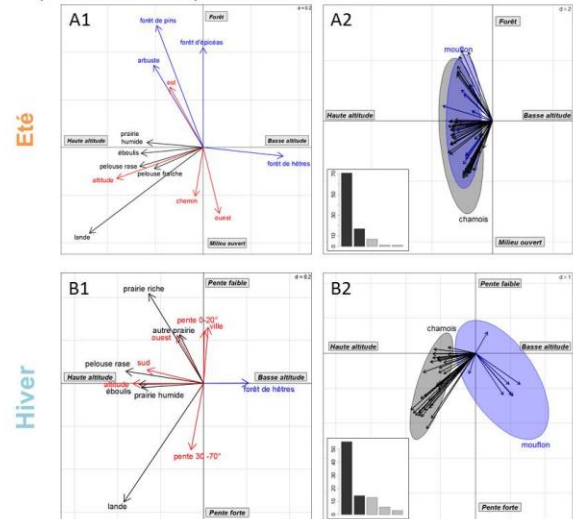


Eté : pas de différence de sélection entre espèces (sélection des milieux d'altitude)

Hiver : différence de sélection entre espèces :

- Chamois en milieux ouverts d'altitude
- Mouflon en milieux forestiers de plus faible altitude

En toutes saisons, les **fortes pentes sont sélectionnées** par les deux espèces.



Analyses K-select pour les saisons été (A) et hiver (B). Fenêtres (A1 et B1): scores des variables environnementales sur les 2 premiers axes de l'analyse. Fenêtres (A2 et B2): scores de sélection de l'habitat pour chaque animal selon les 2 premiers axes de l'analyse (chamois: n=28; mouflons: n=10).

Conclusion

Les données obtenues par GPS nous permettent d'étudier les variations saisonnières de la sélection de l'habitat et de la mobilité animale. Dans un futur proche, la technologie **GPS sera associée** à des capteurs embarqués sur l'individu (bio-logging), et permettra de relier des **paramètres physiologiques** (e.g. énergie dépensée, fréquence cardiaque) **ou de l'environnement perçu par l'animal** (e.g. température) à son occupation spatiale. Ceci nous donnera accès aux processus liant les changements environnementaux à l'utilisation de l'espace, la physiologie et la démographie.

Appendice F

Poster

The typology of habitat use in mountain-dwelling ungulate: Chamois (*Rupicapra rupicapra*) as a case study. 2015 Journée des doctorants, Université Grenoble Alpes.

The typology of habitat use in mountain-dwelling ungulate: Chamois (*Rupicapra rupicapra*) as a case study

Antoine DUPARC^{1,2}

1. Centre National d'Etudes et de Recherche Appliquée sur la Faune de Montagne, Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Juvignac, France
2. Laboratoire d'Ecologie Alpine, Centre National de la Recherche Scientifique, Université de Savoie, Le Bourget-du-Lac, France

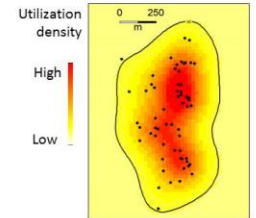
Aims

In heterogeneous landscapes, such as mountains areas, animal positions result from individuals trading-off requirement for food, and avoidance of predation and disturbance. This process termed habitat selection can be assessed by studying animal locations and movements, in the context of the characteristics of their environment. Understanding criteria of individual choices is key to evaluating how populations will respond to environmental changes and increasing recreational human activities. Taking Chamois as case study, and based on GPS-marked individuals, we (i) **identified spatial clusters** of individuals experiencing similar environmental constraints and (ii) **evaluated** whether the relative roles of food and risk avoidance on habitat selection was influenced by environmental constraints **within these "spatial clusters"**.

From locations to home range estimation

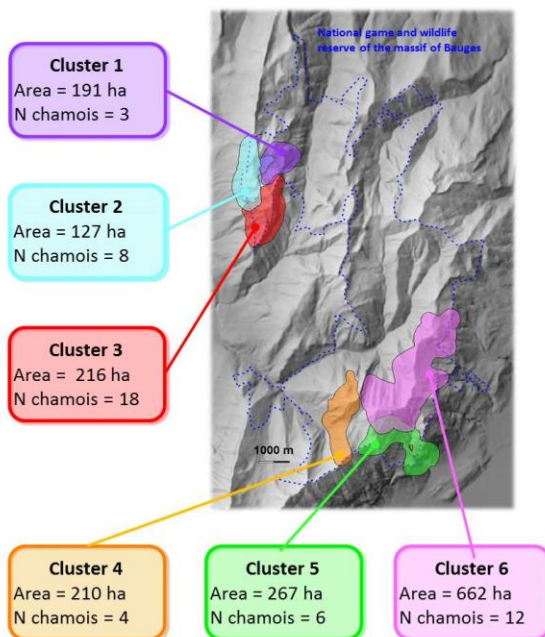


Chamois (*Rupicapra rupicapra*) equipped with a GPS-collar



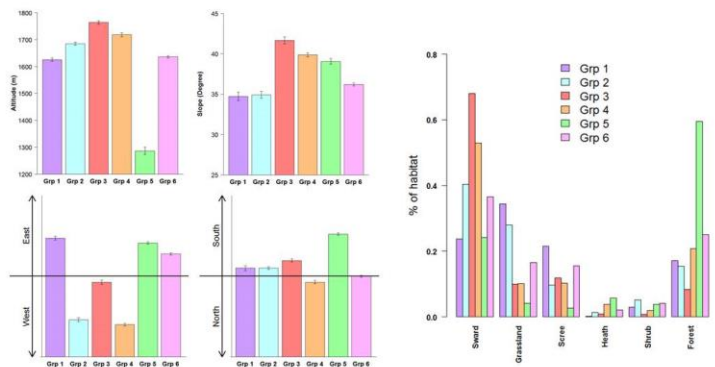
Home range calculated from GPS locations

Typology of habitat and spatial constraints



Spatial clusters differ in terms of topography and plant composition.

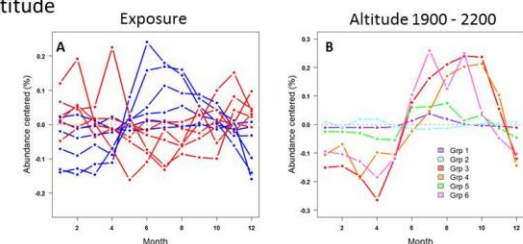
Individuals experience very different environmental constraints year round



Selection for topographic attributes

Chamois should minimize energetic costs due to movements or thermoregulation. Our results indicate similar patterns of selection in all spatial clusters:

- During winter: avoidance of higher altitudes and preference for hot exposure (south)
- During summer: preference for colder areas (north) and highest altitude

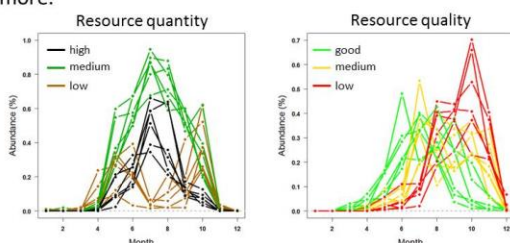


Centered abundances average by cluster in south and north exposures (A) and in highest altitude (1900 – 2200 m) (B) in monthly home range of chamois. Each curve represents one spatial cluster.

Selection for food resource

Chamois can select food depending on abundance and quality. Criteria may change during plants growing season. We found similar selection patterns among clusters, but variation across months:

- Chamois use food quantity early in the season
- Good and medium quality resources were preferred most part of the year.
- Low quality food was used when better quality food was not available anymore.



Abundances by spatial cluster in quantity and quality of edible plant species for chamois. Curves represent the mean of abundances in monthly home ranges in each spatial cluster.

Conclusion

Chamois live in **clusters, spatially segregated** from each other. Individuals who belong to different clusters experience very different environmental constraints. Yet, chamois from different clusters adopt similar habitat selection patterns, with differing intensity per cluster, to **diminish these constraints**. Eventually, animals of all clusters reach the **same pattern of resource selection** in term of quantity and quality. Next step will be to understand if individuals of different clusters, or different habitat selection patterns within clusters, differ in terms of demographic performance (body condition and reproduction success).

Appendice G

Défi chamois : l'hiver arrive!

Jeu de société à but pédagogique développé par des étudiants de l'IUT de Chambéry en collaboration avec le PNR du massif des Bauges sur une idée originale du Laboratoire d'Ecologie Alpine.



Figure G1 : Livret de règles du Jeu "défi chamois"

Extrait du livret de jeu

L'histoire :

Vous incarnez un chamois vivant au coeur des montagnes. Dans un espace naturel partagé avec les hommes, vous devez trouver l'équilibre entre manger le plus de nourriture possible et éviter de dépenser trop d'énergie. Mais vous n'êtes pas seuls ! D'autres chamois ont le même objectif et surtout, avec les prédateurs qui rôdent, les parapentistes qui volent et les randonneurs qui se promènent, votre vie de chamois va vite se compliquer...

But du jeu :

Survivre à l'hiver en faisant le maximum de provisions grâce aux jetons d'énergie collectés pendant les trois autres saisons : printemps, été et automne. Pour gagner, il faut finir la partie avec 30 points d'énergie. Vous résisterez alors à l'hiver !

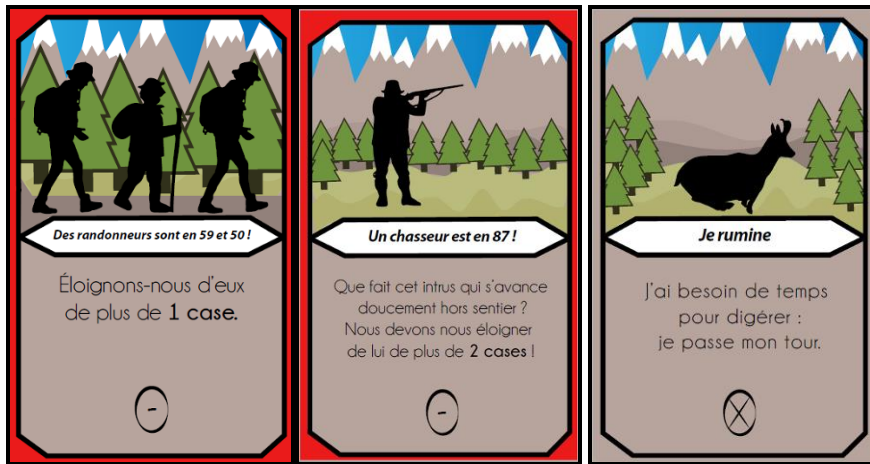


Figure G2 : Exemple de cartes de dérangement en rouge obligeant les pions "chamois" à se déplacer (et utilise de l'énergie) et de carte sur la biologie du chamois avec un effet en marron.

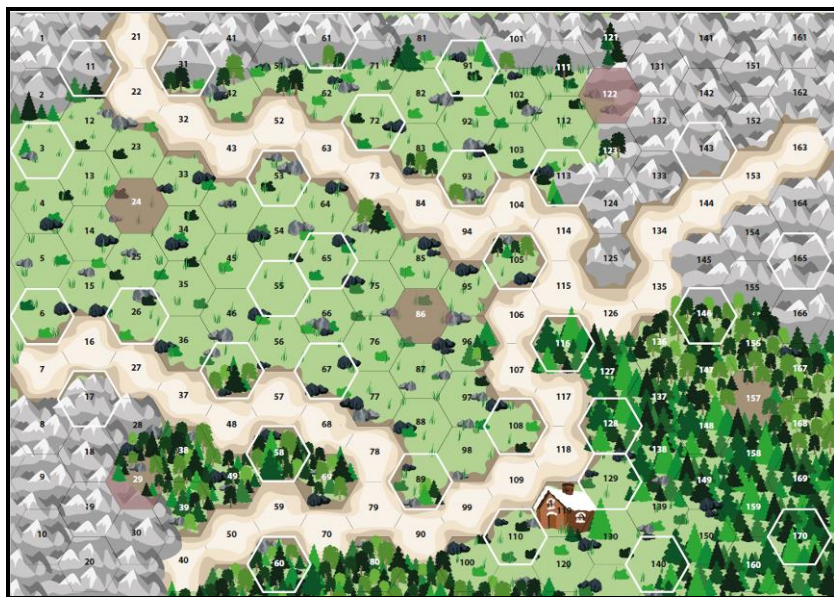


Figure G3 : le plateau de jeu du Défi chamois

Résumé

Ces dernières décennies, l'augmentation conjointe des populations de grands herbivores et des activités humaines de nature a donné lieu à de nouveaux enjeux de gestion des territoires conciliant objectifs de conservation et développement touristique. Afin de faire face à ce défi, les gestionnaires ont besoin de mieux comprendre les choix comportementaux qui sont à l'origine de la répartition spatiale des animaux et l'impact des activités humaines sur ces comportements. En prenant l'exemple du chamois (*Rupicapra rupicapra*) dans la Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage des Bauges, l'objectif de cette thèse est de répondre à ce besoin de connaissances sur le comportement spatial des grands herbivores. Nous nous sommes intéressés à la fois à la sélection par les animaux de leurs ressources alimentaires en fonction de l'hétérogénéité spatiale et de la dynamique de leur environnement, et à leur réponse comportementale face à différents types d'activités récréatives de plein air. Nous avons dans un premier temps modélisé le paysage alimentaire du chamois et ses variations saisonnières en combinant des données de terrain sur la végétation et sur le régime alimentaire des animaux à des données de télédétection. Puis à partir de 10 années de suivi sur près de 100 animaux équipés de collier GPS, nous avons démontré que les chamois ajustent au cours de l'année leurs critères de sélection spatiale en fonction de l'évolution temporelle des caractéristiques de leurs ressources (qualité et quantité). Ceci nous a amenés à réévaluer le cadre d'application de deux hypothèses classiques en écologie spatiale des herbivores, l'hypothèse de la maturation du fourrage (Forage Maturation Hypothesis) et l'existence d'une réponse fonctionnelle dans la sélection d'habitat. Une des originalités de cette thèse est d'avoir pris en compte le caractère grégaire de cette espèce et de démontrer comment la structure socio-spatiale de la population entraîne des variations locales du processus de sélection d'habitat, avec des implications démographiques fortes pour les individus. Nos résultats remettent aussi en cause l'idée que les animaux se redistribuent au sein des populations en fonction des ressources disponibles, ce qui découle probablement de l'importance des relations sociales, du coût et des risques associés à la dispersion. Dans un second temps, nous avons abordé la thématique du dérangement du chamois face à trois activités humaines saisonnières, dont l'étude de la distribution dans notre site d'étude, à l'aide de GPS distribués aux pratiquants (randonneurs estivaux, hivernaux et chasseurs), a permis d'établir le paysage du dérangement potentiel pour les animaux. Le ski de randonnée et la marche à pied impactent clairement les déplacements des animaux, induisant une dépense énergétique supplémentaire. En revanche pour la chasse, la complexité de la réponse des chamois ne permet pas à l'heure actuelle de différencier l'impact indirect des chasseurs de l'impact de simples randonneurs, qui sont également présents sur le site en période de chasse. Ce travail se conclut par des propositions de gestion durable des populations sauvages compatibles avec la pratique des activités de loisirs de plein air.

Mots clé: biomasse, phénologie, chamois, *Rupicapra rupicapra*, réponse fonctionnelle, dérangement humain, écologie spatiale, écologie du comportement.

Abstract

These last decades, large herbivore population and outdoor human activities increased tremendously leading to the emergence of new challenges for the management of wild species and recreational activities, which need to reconcile conservation goals and tourist development. In order to face these challenges, wildlife managers need to better understand behavioral choice of animal that lead to their spatial distribution and how these behaviors are influenced by human activities. Based on chamois (*Rupicapra rupicapra*) in the National Game and Hunting Reserve of Bauges massif as a study case, the aim of this PhD is to enhance our knowledge of spatial behavioral of large herbivores, on one hand by understanding individual selection for food resources according to resource spatial heterogeneity and their temporal dynamics, and on the other hand, by assessing the impact of human outdoor recreational activities on spatial behavior. We first modeled the foodscape of chamois and its seasonal variation by combining field data on vegetation and animal diet with remote sensing data. Then, based on a 10 years dataset of monitoring of >100 animals marked with GPS collars, we demonstrated chamois adjusted their criteria for spatial selection through time according to the temporal evolution of their forage traits (quality and quantity). This led us to reevaluate the framework of two classical hypotheses in studies of herbivore spatial ecology, the "Forage Maturation Hypothesis" and the emergence of a functional response in habitat selection. One newness in our work is to have accounted for the gregariousness of this species, which allowed us to unveil that socio-spatial structure of the population induced local variation in the habitat selection process, with marked consequences on individual demographic performances. This challenges the idea that individuals should redistribute in space within a population according to available resources, probably because of the importance of social relationships and costs and risks associated with dispersal. Second, we investigated the response of chamois to disturbances resulting from 3 outdoor activities. We assessed the spatial use of recreationists by distributing GPS-tracker from which we defined landscape of disturbance to animal. Ski touring and hiking both impacted animal movements, resulting in supplementary energetic expenditures. On the other hand, hunting induced complex spatial responses in chamois that need further investigation, as the response to hunters could not be differentiated from responses to hikers who continue to be on site even during the hunting period. We conclude this work with proposals for a better long-term management of wildlife compatible with the practice of outdoor recreational activities.

Key word: biomass, phenology, chamois, *Rupicapra rupicapra*, functional response, human disturbance, spatial ecology, behavioral ecology