



HAL
open science

Utilisation de l'habitat par le chevreuil (*Capreolus capreolus*) dans des environnements variables et contrastés

William Gaudry

► **To cite this version:**

William Gaudry. Utilisation de l'habitat par le chevreuil (*Capreolus capreolus*) dans des environnements variables et contrastés. *Ecologie, Environnement*. Université Claude Bernard - Lyon I, 2015. Français. NNT : 2015LYO10317 . tel-02391245v2

HAL Id: tel-02391245

<https://theses.hal.science/tel-02391245v2>

Submitted on 3 Dec 2019

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.

Année 2015

THESE

Présentée devant l'UNIVERSITE CLAUDE BERNARD - LYON 1

pour l'obtention du

DIPLOME DE DOCTORAT

(arrêté du 7 août 2006)

présentée et soutenue publiquement le 18 Décembre 2015

par

William Gaudry

Utilisation de l'habitat par le chevreuil (*Capreolus capreolus*) dans des environnements variables et contrastés

Directeurs de thèse : M. Jean-Michel Gaillard et Mme Sonia Saïd

Jury :

Mme. Dominique Pontier, président du jury

M. Mark Hewison

M. Jean-Pierre Tremblay

Mme. Nirmala Séon-Massin

UMR 5558

Laboratoire de Biometrie et de Biologie Evolutive

Université Claude Bernard- Lyon I- Bâtiment Gregor Mendel

43, Boulevard du 11 novembre 1918

69622 Villeurbanne

Résumé (français)

Utilisation de l'habitat par le chevreuil (*Capreolus capreolus*) dans des environnements variables et contrastés

Au sein de son aire de répartition, le chevreuil (*Capreolus capreolus*) rencontre des conditions environnementales variables et contrastées qui engendrent une grande variété de patrons d'utilisation de l'espace. Jusqu'à présent, aucune étude n'a clairement établi un lien entre les différents patrons d'utilisation de l'espace et les conditions environnementales dans lesquelles le chevreuil évolue, ce qui limite notre compréhension des mécanismes impliqués dans le processus de sélection d'habitat. Grâce aux suivis télémétriques de nombreux chevreuils dans 4 sites avec des conditions environnementales fortement variables et contrastées nous avons cherché à établir un lien entre les variations des conditions environnementales et les variations des patrons d'utilisation de l'espace. Ainsi, nous avons démontré qu'en milieu alpin, les chevreuils adaptent l'amplitude de leurs déplacements en fonction des variations spatiales et temporelles de la disponibilité des ressources ainsi qu'en fonction des conditions d'enneigement. Contrairement aux précédentes études sur l'utilisation de l'espace par le chevreuil en milieu de montagne, nous avons montré que les mouvements des chevreuils au sein de notre aire d'étude correspondaient à un processus de sélection d'habitat de troisième ordre (48 cas; 89%) plutôt qu'à de la migration partielle, puisque très peu d'individus (6 cas; 11%) avaient stabilisé leurs déplacements au sein de domaines vitaux distincts au cours des saisons. Par ailleurs, nous avons démontré que le comportement de sélection d'habitat des chevreuils à l'échelle du domaine vital était très variable entre les populations mais également au sein de chaque population. Ainsi dans les forêts les plus pauvres où les ressources sont spatialement séparées au sein de différents habitats, nous avons démontré que les chevreuils étaient contraints de réaliser des compromis, générant des réponses fonctionnelles en sélection d'habitat. Au contraire, dans les habitats les plus riches où les ressources sont disponibles dans toutes les catégories d'habitat, nous n'avons pas observé de réponse fonctionnelle puisque les chevreuils n'étaient pas contraints et donc ne réalisaient pas de compromis. De plus, nous avons démontré que les chevreuils avec une même composition de domaine vital dans différents sites, utilisaient les ressources différemment. Ces résultats démontrent que la façon dont une ressource est utilisée ne dépend pas seulement de son niveau de disponibilité au sein du domaine vital mais varie également en fonction des conditions environnementales. De ce fait, il est impératif de tenir compte des conditions environnementales au sein d'un site pour mieux comprendre les mécanismes impliqués dans l'émergence des différents patrons d'utilisation de l'espace observés chez les ongulés. Enfin, nous avons tenté d'établir un lien entre les variations observées dans les patrons de sélection d'habitat à différentes échelles et la valeur sélective des chevreuils dans les populations de Chizé et de Trois-Fontaines pour lesquelles les données requises étaient disponibles, mais nous n'avons pu mettre en évidence aucun effet du comportement de sélection d'habitat sur la valeur sélective individuelle des femelles.

Mots-clés : déplacement, altitude, domaine vital, migration, déplacement net au carré, ressource disponible, réponse fonctionnelle, compromis, facteur limitant, *Capreolus capreolus*, modèle Bayésien, valeur sélective, succès reproducteur.

Abstract

Roe deer (*Capreolus capreolus*) habitat use in various different environmental conditions.

Across its distributional range, the European roe deer (*Capreolus capreolus*) encounters a wide range of environmental conditions that generate marked differences of space use patterns. However, linking variation in space use by animals in different populations facing contrasted environmental conditions to site-specific conditions has not yet been investigated, which currently limits our understanding of the mechanisms involved in habitat selection. Using data collected on roe deer equipped with VHF and GPS collars in four different sites with contrasted environmental conditions, we aimed to fill this knowledge gap by relating variations in space use by animals in variable environmental conditions. We found that roe deer in Alpine environment adapt the magnitude of their movements to the spatial and temporal variation in resource availability, but also to the amount of snow cover. Contrary to previous studies on roe deer performed in mountain ranges, we showed that roe deer movements in the northern French Alps corresponds to the usage of various habitat components within the home range (third order habitat selection process; 48 cases; 89%) rather than as partial migration because very few (6 cases; 11%) roe deer stabilized their activity in distinct home ranges across seasons. Moreover, we found that roe deer markedly differed in habitat selection within their home range, both within and among populations. Roe deer facing poor environmental conditions with spatially segregated resources should trade one resource for another one, which generates a functional response in habitat selection. At the opposite, roe deer benefiting from rich environmental conditions in their home range do not have to trade one resource for another one and therefore did not display any functional response. In addition, our results suggest that a same habitat composition can lead to widely different space use patterns. These findings demonstrate that the way a given habitat type is used in relation to its availability strongly varies in response to environmental conditions, so that accounting for variation in environmental conditions is required to provide a reliable assessment of the mechanisms involved to shape the diversity of space use patterns we currently observed in ungulates. Finally, we looked for linking observed variation in space use patterns to individual fitness of female roe deer in the populations of Chizé and Trois-Fontaines for which the required data were available. However, we did not find any evidence of a positive effect of the intensity of habitat selection on individual female fitness.

Keywords : displacement, elevation, home range, migration, NDVI, net squared displacement, resource availability, functional responses, trade-off, limiting factor, *Capreolus capreolus*, Bayesian modeling, fitness, reproductive success.

Remerciements

Je souhaite tout d'abord remercier tous les membres du Jury : Mark Hewison, Jean-Pierre Tremblay, Nirmala Séon-Massin et Dominique Pontier, président du Jury, qui se sont rendus disponibles pour évaluer ce travail.

Je tiens également à remercier très chaleureusement mes directeurs de thèse, Sonia Saïd et Jean Michel Gaillard, pour avoir co-encadré ce travail. J'ai beaucoup apprécié votre disponibilité tout au long de ces trois années. C'était tout simplement passionnant d'échanger avec vous et j'espère sincèrement que nous aurons l'opportunité de continuer à travailler ensemble dans le futur.

Je tiens également à remercier chaleureusement la direction de l'ONCFS et François Klein en particulier pour avoir financé ce travail. J'ai beaucoup apprécié de faire partie de l'équipe du CNERA cervidés-Sanglier au cours de ces trois années. Je tiens donc à remercier l'ensemble du personnel du CNERA en espérant pouvoir travailler ou collaborer ensemble dans le futur. Je souhaite également remercier les techniciens Jean-Luc Hamann, Claude Warnant et Gilles Capron pour leurs précieux conseils et pour m'avoir facilité la découverte des différentes aires d'étude. Je vous remercie enfin toutes et tous pour votre accueil et pour votre disponibilité. Vos réponses constructives aux questions que je me suis posé tout au long de ces trois années.

Je remercie également Christophe Bonenfant à qui j'ai envoyé tant de mails pour savoir quand le financement attendu de l'ONCFS allait enfin arriver pour pouvoir candidater et avoir l'opportunité de faire une thèse en rapport avec la gestion de la faune et de ses habitats! C'est un plaisir de t'avoir rencontré et d'échanger avec toi tant d'un point de vue professionnel qu'amical. Ton accompagnement, tes encouragements tout au long de ce travail

ont été très précieux. Je me souviendrai longtemps des allers-retours nocturnes à Chizé avec l'Ax.

Dans le cadre de ce travail j'ai également eu l'opportunité de rendre visite à différents chercheurs. Je tiens donc à remercier ici tout particulièrement Atle Mysterud et les membres de son laboratoire pour leur accueil et leur disponibilité lors de mon séjour à Oslo. Je remercie également toute l'équipe de l'INRA de Toulouse pour m'avoir accueilli sur le terrain et dans leur laboratoire. Les échanges que nous avons eus m'ont beaucoup aidé à avancer dans mes différents projets. Je remercie plus particulièrement Nicolas Morellet et toute sa famille qui m'ont accueilli très chaleureusement toute une semaine chez eux. J'ai passé de très bons moments en votre compagnie.

Je tiens également à remercier Clément Calenge qui a fortement contribué aux analyses du chapitre 2 de cette thèse. Cela a été un véritable plaisir de travailler avec toi, ton sens de l'écoute et de la pédagogie m'ont permis de comprendre beaucoup de choses qui me semblaient inabordables. J'espère sincèrement que nous aurons l'opportunité de mener à bien d'autres projets ensemble dans le futur.

Je souhaite également remercier tous les membres du laboratoire pour la bonne humeur qu'ils transmettent. J'ai beaucoup apprécié les moments passés sur le terrain ensemble. Un grand merci pour votre soutien, vos sourires et vos encouragements.

Merci également à tous ceux qui ont participé de près ou de loin à ce travail : les stagiaires de Chizé et de La Petite Pierre, l'ONF, notamment Vincent Boulanger pour sa grande disponibilité et pour son aide. Je souhaite aussi remercier tous ceux que j'aurais pu maladroitement oublier dans cette liste de remerciements.

Je souhaite également remercier ma famille ainsi que tous ceux qui m'entourent au quotidien pour leur soutien inconditionnel.

Enfin, n'étant pas très scolaire, je n'étais pas destiné du tout à faire de longues études. Cependant, j'ai eu la grande chance de rencontrer des gens qui ont su me transmettre leur passion et me donner l'envie d'apprendre. Je souhaite donc remercier plus particulièrement les enseignants du lycée agricole de Poisy, le personnel de la Fédération des Chasseurs de Savoie, mes encadrants de stages Gilles Rayé, Thierry Chevrier, Jacques Michallet ainsi que Martin-Hugues St-Laurent, mon directeur de recherche lors de ma maîtrise au Québec.

UNIVERSITE CLAUDE BERNARD - LYON 1

Président de l'Université	M. François-Noël GILLY
Vice-président du Conseil d'Administration	M. le Professeur Hamda BEN HADID
Vice-président du Conseil des Etudes et de la Vie Universitaire	M. le Professeur Philippe LALLE
Vice-président du Conseil Scientifique	M. le Professeur Germain GILLET
Directeur Général des Services	M. Alain HELLEU

COMPOSANTES SANTE

UFR de Médecine Lyon Est – Claude Bernard	Directeur: M. le Professeur J. ETIENNE
UFR de Médecine et de Maïeutique Lyon Sud – Charles Mérieux	Directeur: Mme la Professeure C. BURILLON
Faculté d'Odontologie	Directeur: M. le Professeur D. BOURGEOIS
Institut des Sciences Pharmaceutiques et Biologiques	Directeur: Mme la Professeure C. VINCIGUERRA
Institut des Sciences et Techniques de la Réadaptation	Directeur: M. le Professeur Y. MATILLON
Département de formation et Centre de Recherche en Biologie Humaine	Directeur: Mme. la Professeure A-M. SCHOTT

COMPOSANTES ET DEPARTEMENTS DE SCIENCES ET TECHNOLOGIE

Faculté des Sciences et Technologies	Directeur: M. F. DE MARCHI
Département Biologie	Directeur: M. le Professeur F. FLEURY
Département Chimie Biochimie	Directeur: Mme Caroline FELIX
Département GEP	Directeur: M. Hassan HAMMOURI
Département Informatique	Directeur: M. le Professeur S. AKKOUCHE
Département Mathématiques	Directeur: M. le Professeur Georges TOMANOV
Département Mécanique	Directeur: M. le Professeur H. BEN HADID
Département Physique	Directeur: M. Jean-Claude PLENET
Département STAPS	Directeur: M. Y. VANPOULLE
Observatoire des Sciences de l'Univers de Lyon	Directeur: M. B. GUIDERDONI
Polytech Lyon	Directeur: M. P. FOURNIER
Ecole Supérieure de Chimie Physique Electronique	Directeur: M. G. PIGNAULT
Institut Universitaire de Technologie de Lyon 1	Directeur: M. le Professeur C. VITON
Ecole Supérieure du Professorat et de l'Education Institut de Science Financière et d'Assurances	Directeur: M. le Professeur A. MOUGNIOTTE Directeur: M. N. LEBOISNE

Table des Matières

Introduction générale.....	1
Cadre conceptuel de la thèse.....	1
Contexte de l'étude.....	6
Problématique et plan de la thèse.....	9
Présentation de l'espèce modèle et des sites d'études.....	10
Le chevreuil comme modèle	10
Taxonomie, morphologie	10
Aire de répartition et utilisation de l'habitat.....	11
Un herbivore généraliste.....	13
Organisation sociale	13
Reproduction	14
Les sites d'études	14
Les Bauges	15
La Petite Pierre.....	17
Trois-Fontaines.....	19
Chizé.....	20
Impact de la tempête de Décembre 1999 sur la forêt dans les différents sites d'études	22

Chapitre 1 : Partial migration or just habitat selection? Seasonal movements of roe deer in an Alpine population..... 25

Abstract27

Résumé28

Introduction29

Material and methods32

Study area 32

Monitoring roe deer using VHF collars..... 33

Explanatory variables..... 34

Using the NSD as a measure of movement 35

Data analyses 36

Results38

Discussion43

Acknowledgements.....47

Bilan 49

**Chapitre 2 : Same habitat types but different use:
evidence of context-dependent habitat selection in
roe deer across populations. 51**

Abstract53

Introduction54

Material and Methods57

Study areas..... 57

 Chizé..... 58

 La Petite Pierre..... 58

 Trois-Fontaines..... 59

Roe deer data 61

Habitat types 61

Estimation of forage quantity and quality 63

Selection ratios and marginality vectors..... 63

Bayesian model of habitat use 67

Comparison of habitat selection between study areas..... 70

Results71

Discussion77

Acknowledgments	82
Bilan	83
Chapitre 3 : Relation entre la sélection des ressources à différentes échelles spatiales et la performance des femelles de chevreuil à Chizé et Trois-Fontaines.....	85
Résumé	87
Introduction	88
Méthodes et résultats	90
Mesure de la sélection d’habitat et de la valeur sélective.....	90
Mesure de sélection d’habitat	90
Mesure de la valeur sélective des chevrettes.....	91
Analyses statistiques.....	91
Discussion et perspectives.....	94
Chapitre 4 : Discussion et perspectives de recherches	99

Retour sur le contexte et les objectifs de la thèse.....	101
Synthèse des résultats	101
La technologie GPS et VHF au service de la science et de la gestion	104
Contribution de ces études à la gestion des populations de chevreuils.....	109
Références	113
Annexe 1 : Annual variation in the net squared displacement for each roe deer (<i>Capreolus capreolus</i>; <i>Name_Year</i>) in the National Game and Wildlife Reserve of Les Bauges mountain range (Savoie, France) for each year in the monitoring period (2004-2008).....	135

Annexe 2: Accounting for resource availability when measuring the browsing intensity allows a better tracking of change in roe deer abundance.....	152
ABSTRACT	154
Introduction	155
Methods	157
Study area	157
Roe deer population at Trois-Fontaines.....	158
Vegetation sampling.....	159
Data analyses	160
Results	161
Discussion.....	165
Conclusion.....	167
Acknowledgments	168
Literature cited.....	168

**Annexe 3: Fiche de terrain utilisée dans le cadre de
la création de la carte d'habitat de la forêt de
Bouxwiller (La Petite Pierre). 176**

**Annexe 4 : Article de vulgarisation des résultats
obtenus dans le chapitre 1 paru dans la revue
Herbivorie Info ainsi que dans la lettre
d'information du réseau ongulés sauvages. 180**

Extrait de la revue herbivorie info n°20 (Janvier 2015)182

**Extrait de la lettre d'information n°19 (Janvier 2015) du réseau
ongulés sauvages.....183**

Liste des figures

- Figure 1 : Illustration théorique du concept de la réponse fonctionnelle en sélection d'habitat.
La droite A représente une réponse fonctionnelle positive alors que la droite B représente une réponse fonctionnelle négative. 6
- Figure 2 : Cinétique du tableau de chasse national du chevreuil, hors enclos et parc, de 1973 à 2011 (Source ONCFS, CNERA Cervidés-Sanglier, réseau ongulés sauvages, 2012).
..... 8
- Figure 3 : Le chevreuil européen : A) Chevreuil mâle (brocard : Photographie J.-L. Hamann) portant des bois. B) Chevreuil femelle (chevrette : photographie B. Bellon) dépourvue de bois. 11
- Figure 4 : Aire de répartition du chevreuil européen (zone géographique hachurée en rouge ; Source : IUCN, 2010). 12
- Figure 5 : Localisation géographiques des quatre sites d'étude..... 15
- Figure 6 : Variations des effectifs de chevreuil au cours du temps obtenues à partir de la méthode de capture marquage recapture dans les sites de Trois-Fontaines (A) et de Chizé (B). 22
- Figure 7: A) Mean time-specific variation in the net square displacement (NSD) of the 22 roe deer (*Capreolus capreolus*) monitored in the National Game and Wildlife Reserve of Les Bauges mountain range (Savoie, France) between 2004 and 2008 (dots represent

the mean NSD value for each month and the thin vertical black lines represent their standard errors). B), C), and D) The relationship between the NSD of the 22 roe deer and the covariates included in the selected model: difference in elevation (m), normalized difference vegetation index (NDVI; variation from 0 to 100), and difference in slope (percent). The middle curve corresponds to the NSD values estimated by the selected model according to the residuals effect of the focal covariate, whereas upper and lower curves correspond to the 95% confidence limits. The empty dots represent the mean NSD values and the thin vertical black lines represent their standard errors. 42

Figure 8: Maps of the three study areas with their location in France: (A) Chizé forest, (B) la Petite Pierre, (C) Trois-Fontaines. The home ranges of the female roe deer we monitored have been reported on the maps. Three habitat types were defined in each study area: coppice with standards (light grey), pole stage (normal grey), and shrubs (dark grey). 60

Figure 9: Visualization of the marginality vectors in the ecological space defined by three habitat types. (A) Each habitat type defines a dimension in the ecological space. Every habitat composition (whether habitat use or availability) corresponds to a vector of three proportions. This vector defines a point in the ecological space. However, because the cumulative proportions of the three habitat types sum to 1, the possible points are consistently located in a two-dimensional triangular subspace, called ecological triangle in the text (grey triangle). (B) Therefore, it is possible to plot every possible habitat composition on this ecological triangle. This ternary plot is an exact representation of the ecological triangle. For illustration, we represented a female roe deer with a home range covered with 50% of shrubs, 30% of pole stage

and 20% of coppice with standards (CWS), which spends 40% of its time in the shrubs, 10% in the pole stage and 60% in the CWS. The arrow connecting the available point (white circle) to the used point (grey square) is the marginality vector of the roe deer female..... 66

Figure 10: Ternary plots showing the marginality vectors of the roe deer females monitored at Chizé (A), La Petite Pierre (B) and Trois-Fontaines (C). 72

Figure 11: Predicted posterior distribution of the marginality in the ecological triangle for 8 roe deer females selected to be “representative” of the available environmental context experienced in each study area. The left column corresponds to females monitored at Chizé (animal name ending in “_ch”), the central column corresponds to females monitored at la Petite Pierre (animal name ending in “_lpp”), and the right column corresponds to females monitored at Trois-Fontaines (animal name ending in “_tf”). For every possible available home range, we predicted the posterior distribution of the probability of use by calculating, for each vector of parameters sampled by the MCMC, the corresponding predicted vector of proportions of habitat use (each prediction corresponding to a sampled vector of parameter is represented by a translucent grey dot on this plot). For each animal, the distribution of the dots on the ecological triangle represents the distribution of habitat use. The empty circle represents the available habitat within the home range, and the circle with a cross represents the mean of the distribution of habitat use (i.e. mean marginality). 74

Figure 12: A quantification of differences in selection of the same habitat type by roe deer females across sites in France. Comparison of the use of each habitat type (in column) by female roe deer in each possible pair of study areas (rows; LPP = la

Petite Pierre; TF = Trois-Fontaines). For a given pair of areas A/B and a habitat type H, and for every possible home range in the ecological triangle, we fitted Bayesian models to calculate the probability that the log-ratio $\log(p_{A,H} / p_{B,H})$ was greater than 0, with $p_{A,H}$ (resp. $p_{B,H}$) the probability of using the habitat H in the site A (resp. B). Light grey areas correspond to home ranges where this probability is lower than 5% (indicating that the habitat is more intensively used in the site B used in the denominator of the log-ratio), whereas black areas correspond to cases where this probability is greater than 95% (indicating that the habitat is more intensively used in the site A used in the numerator of the log-ratio). Note that for each pair of sites A/B, we calculated this probability only for home range compositions that were possibly available in both study areas A and B (which explains why we did not calculate this probability over the whole ecological triangle). 76

Figure 13 : Distribution de la variable succès reproducteur moyen des chevrettes à Trois-Fontaines et à Chizé. 92

Figure 14 : Représentation graphique de la relation entre le succès reproducteur moyen et l'intensité de sélection d'habitat des chevrettes (représentée par la taille du vecteur de marginalité) à l'échelle du domaine vital et du paysage pour les sites de Trois-Fontaines et de Chizé. 93

Figure 15: Variation in roe deer abundance among years during the study period at Trois-Fontaines (France) between 1996 and 2009. Abundance is measured as the number of roe deer older than 1 year of age in March and has been estimated using capture-mark-recapture methods. Vertical gray lines represent the 95% confidence interval of roe deer density estimates. 159

Figure 16: Change in browsing intensity in relation to plant availability (left) and change in browsing intensity in relation to roe deer density (right), with browsing intensity on a logit-scale. The solid black line corresponds to the browsing values estimated by our model while the dashed lines correspond to the 95% confidence boundaries.. 162

Liste des tableaux

- Table 1: Variables expected to influence roe deer (*Capreolus capreolus*) movements in the National Game and Wildlife Reserve of Les Bauges mountain range (Savoie, France) during the monitoring period (2004 to 2008) that were included in the models. 37
- Table 2: Candidate general linear mixed models to investigate variation in the net square displacement (NSD, on a log-scale) of roe deer (*Capreolus capreolus*) in the National Game and Wildlife Reserve of Les Bauges mountain range (Savoie, France) monitored between 2004 and 2008. Roe deer identity (n = 22 individuals) was included as a random factor. Candidate models i are ranked according to the Akaike Information Criterion (AIC). k_i represents the number of parameters of model i, ΔAIC_i is the difference in AIC compared to the most parsimonious model, and w_i refers to the Akaike weight. 40
- Table 3: Coefficient (β) and associated standard error (SE) of environmental factors that best explained observed variation in the net square displacement of roe deer (*Capreolus capreolus*) in the National Game and Wildlife Reserve of Les Bauges mountain range (Savoie, France) monitored between 2004 and 2008. The value of temporal autocorrelation in successive locations was $\rho = 0.72$ 41
- Table 4: Mean vegetation biomass (i.e. a proxy of forage quantity), occurrence of hornbeam (i.e. a proxy of forage quality) and forest openness estimated as the horizontal visibility at 25 meters from each parcel centroid (i.e. a proxy of protective cover)

characterizing each habitat type in the three study areas located in France. CWS = coppice with standards. 62

Table 5: Candidate models (General Linear Mixed Models) fitted to investigate the response of browsing intensity (percentage of the number of buds and shoots browsed on a logit-scale) to changes in roe deer density and plant availability in Trois-Fontaines (France) between 1996 and 2009. Sample plot identity (N = 144 sample plots) is included as a random factor. Candidate models *i* are ranked according to the Akaike Information Criterion (AIC). *k_i* represent the number of parameters of model *i*, ΔAIC_i is the difference in AIC compared to the most parsimonious model and *w_i* refers to the Akaike weights. Best model appears in bold. 163

Table 6: Coefficient (β) and associated standard error (SE) of the co-variables (roe deer density, plant availability) included in the selected model of variation in browsing intensity (percentage of the number of buds and shoots browsed on a logit-scale) at Trois-Fontaines (France). The vegetation sample plot identity (N = 144 plots) is included as a random factor (Random effect variance = 0.3009; SD = 0.54858)... 163

Table 7: Coefficient (β) and associated standard error (SE) of the covariates (roe deer density, plant availability) included in the selected model of variation in browsing intensity at Trois-Fontaines (France) for the 10 most frequent woody species. One model is built for every plant species and the vegetation sample plot identity (N = 144 plots) is consistently included as a random factor. The frequency column corresponds to the mean number of times a plant species is present in a sampling plot over the total monitoring period. 165

Introduction générale

Cadre conceptuel de la thèse

Selon la théorie de l’approvisionnement optimal (Optimal Foraging Theory ; Stephens & Krebs 1986), la capacité d’un individu à adopter la meilleure tactique d’approvisionnement en ressource alimentaire en fonction des contraintes auxquelles il est soumis contribue à une part essentielle de sa valeur sélective (Fitness ; Stephens & Krebs 1986). Ainsi, chaque individu doit sélectionner les ressources les plus profitables parmi celles qui sont disponibles pour maximiser sa valeur sélective qui peut être mesuré à partir de proxi tels que le nombre total de jeunes élevés à maturité (lifetime reproductive success ; McLoughlin et al. 2007) ou encore à partir de caractéristiques phénotypiques comme la masse (Gaillard et al. 2000, Pettorelli et al. 2002). Cela correspond aux ressources dont la différence entre le bénéfice net en énergie et le coût associé à la recherche puis à la consommation est le plus élevé. Cependant les fluctuations de disponibilité des ressources et l’augmentation de la compétition pour l’accès aux ressources peuvent contraindre un individu à inclure dans son régime alimentaire des ressources de moindre profitabilité afin d’espérer avoir un taux net d’acquisition d’énergie plus élevé à long terme (McArthur & Pianka 1966, Schoener 1971). Ainsi, la sélection de ressources alimentaires dépend à la fois de leur profitabilité mais également de leur disponibilité. Considérant que la capacité d’un individu à adapter son comportement d’acquisition de ressources a des conséquences importantes sur sa valeur sélective (Stephens & Krebs 1986, McLoughlin et al. 2007), il paraît essentiel d’identifier les sources de variations de variation d’acquisition des ressources. Il s’agit par la suite de faire le lien avec les performances individuelles pour mieux comprendre les processus biologiques à

plus large échelle de temps et d'espace tels que la dynamique de population ou encore l'évolution des traits d'histoire de vie (Gaillard et al. 2010).

Plusieurs études se sont concentrées sur le lien entre les performances individuelles et l'utilisation de l'habitat (Conradt et al. 1999, McLoughlin et al. 2006, Forrester et al. 2015). L'utilisation de l'habitat est défini comme la façon dont un individu choisit les ressources et les conditions présentes au sein des différents habitats pour subvenir à ses besoins (Hall et al. 1997). Le patron d'utilisation de l'habitat d'un individu influence donc ses performances et peut être obtenu grâce à l'observation de la façon dont un individu interagit avec les différents habitats disponibles (Nilsen et al. 2004, McLoughlin et al. 2006). L'avènement de la technologie VHF puis GPS a permis d'obtenir des localisations d'individu avec une précision accrue, à une fréquence parfois très rapprochée permettant ainsi d'étudier précisément les patrons d'utilisation de l'habitat de nombreuses espèces (Cagnacci et al. 2010). D'après Johnson (1980), à partir du moment où l'utilisation de l'habitat n'est pas aléatoire, c'est à dire que l'utilisation n'est pas proportionnelle à la disponibilité, il s'agit alors de sélection d'habitat. La sélection d'habitat est définie comme un processus hiérarchique de réponses comportementales opérant à différentes échelles spatiales, résultant en une utilisation disproportionnée de ressources relativement à leur disponibilité (Senft et al. 1987, Hall et al. 1997). Bien que constituant un continuum d'un point de vue biologique (Johnson, 1980), Johnson (1980) a défini quatre échelles spatiales distinctes afin d'étudier le processus de sélection d'habitat. La première échelle de sélection comprend le choix d'une aire de distribution des individus d'une espèce au sein du biome terrestre. La seconde échelle dite « échelle du paysage » consiste à sélectionner un domaine vital au sein de l'aire de distribution de l'espèce. La troisième échelle dite « échelle du domaine vital » consiste à sélectionner des morceaux d'habitats ou "patches" parmi ceux disponibles au sein du domaine vital. Enfin la quatrième échelle dite « échelle de l'item alimentaire » consiste à sélectionner

des items alimentaires parmi les différents items disponibles au sein du “patch”. Parmi ces différentes échelles, deux ont fait l’objet d’une attention particulière : la seconde échelle qui inclut l’ensemble des processus associés à la dispersion et aux migrations saisonnières et la troisième échelle qui inclut davantage les processus liés à l’alimentation et au repos à une échelle temporelle journalière (Morris 1987, Gaillard et al. 2010).

Parmi les principaux enjeux des études de sélection d’habitat, l’un des enjeux majeurs consiste à identifier les facteurs menant à l’émergence de patrons de sélection de l’habitat puis de comprendre l’influence des variations de ces patrons de sélection d’habitat sur la valeur sélective de chaque individu. Ainsi, la structure du paysage (Morellet et al. 2011, Uzal et al. 2013), les variations spatiales (Dussault et al. 2005a, Saïd et al. 2005a) et temporelles (Godvik et al. 2009, Pellerin et al. 2010) de disponibilité des ressources ont toutes été identifiées comme des facteurs influençant fortement la sélection d’habitat à l’échelle du paysage mais aussi à l’échelle du domaine vital (Morellet et al. 2011). Par ailleurs, selon le modèle de la distribution libre idéale (Ideal Free Distribution ; Fretwell et Lucas 1969), les animaux sont libres de se déplacer et ont une connaissance (perception) parfaite des ressources disponibles au sein des habitats. Quand ces conditions sont remplies, l’ensemble des individus devrait se répartir au sein des différents habitats afin de maximiser leur valeur sélective, ce qui signifie que les meilleurs habitats devraient attirer un plus grand nombre d’individu que les habitats de moins bonne qualité. Dans cette situation, les coûts associés à l’utilisation d’habitat de moins bonne qualité sont compensés par un niveau de compétition plus faible et les avantages associés à l’utilisation d’habitats de meilleure qualité sont annulés en raison du niveau plus élevé de compétition entre les individus. Ainsi, selon ce modèle, tous les individus devraient avoir la même valeur sélective. En raison du caractère densité-dépendant du processus de sélection des ressources (Morris et al. 2003, Van Beest et al. 2015), les animaux sont susceptibles de modifier leur comportement d’acquisition des ressources avec les variations

de densité de population. En effet, à faible densité, les animaux sont davantage spécialistes et concentrent leurs activités au sein des habitats offrant les ressources les plus bénéfiques alors qu'au fur et à mesure de l'augmentation de la densité d'animaux, la compétition pour l'accès aux ressources augmente et ces derniers adaptent leur comportement de sélection d'habitat en devenant plus généralistes (Morris, 2003, Fortin et al. 2008). Ainsi, l'utilisation d'une plus grande diversité d'habitats lorsque la densité augmente constitue une tactique que les animaux utilisent pour atténuer les coûts associés à l'augmentation du niveau de compétition entre individus (Morris, 2003, Fortin et al. 2008).

Ainsi, chaque individu a un patron de sélection d'habitat qui tend à maximiser sa valeur sélective. Rettie et Messier (2000) ont proposé une hypothèse selon laquelle les facteurs limitant le plus la valeur sélective d'un individu seraient évités à large échelle (échelle du paysage) alors que les facteurs limitant secondaires seraient évités aux échelles plus fines (échelle du domaine vital et de l'item alimentaire). Cependant la correspondance entre la hiérarchie des facteurs limitant le plus la valeur sélective de chaque individu et l'échelle à laquelle les individus sélectionnent leurs ressources semble être davantage dépendante du contexte environnemental (Gaillard et al. 2010). En effet, l'évitement des facteurs limitant le plus la valeur sélective à l'échelle du paysage n'est pas toujours possible, particulièrement pour les herbivores en présence de prédateurs (Dussault et al. 2005b, Bjørneraas et al. 2012). Par conséquent, à l'échelle du domaine vital, les animaux doivent faire des compromis en adaptant leur comportement d'utilisation de l'habitat en fonction des différentes ressources disponibles au sein de chaque habitat (Dussault et al. 2005b). Par exemple, les animaux occupant des paysages où les ressources sont spatialement séparées (e.g. "habitat alimentaire" avec une forte disponibilité en ressource alimentaire, "habitat refuge" avec une forte disponibilité en zone refuge permettant de se cacher des prédateurs) sont contraints de réaliser des compromis de sélection d'habitat au sein de leur domaine vital

(Godvik et al. 2009, Mabilille et al. 2012). Ainsi, en Norvège, le cerf (*Cervus elaphus*) utilise les habitats refuges durant la journée au détriment des prairies riches en nourriture puis quand vient la nuit, il délaisse les habitats refuges pour utiliser davantage les milieux ouverts riches en nourriture (Godvik et al. 2009). Ces compromis sont susceptibles de varier en fonction de la disponibilité des habitats proposant différents types de ressources essentielles (Mysterud and Ims 1998, Osko et al. 2004, Hansen et al. 2009). La modification de l'utilisation d'un habitat généré par les variations de disponibilité de ce même habitat constitue ce que l'on appelle une réponse fonctionnelle en sélection d'habitat (Mysterud and Ims 1998). Historiquement proposé dans le contexte des relations prédateurs-proies (Holling 1959), une réponse fonctionnelle correspond alors à la quantité de proie ingérée en fonction de la disponibilité de cette même proie. Cependant, ce concept de réponse fonctionnelle en sélection d'habitat a été introduit dans les études d'utilisation-sélection d'habitat par Mysterud & Ims (1998) et correspond aux modifications de l'utilisation d'un habitat en fonction de sa représentation dans le domaine vital. Ainsi, en considérant deux types d'habitat, un habitat refuge et un habitat riche en ressources alimentaire, Mysterud et Ims (1998) ont démontré que la diminution de la proportion de l'un des deux habitats au sein du domaine vital entraînait une augmentation de son utilisation au détriment de l'autre type d'habitat.

Plusieurs études ont mis en évidence des réponses fonctionnelles en sélection d'habitat et ont démontré que la forme de ces réponses variait (Hansen et al. 2009, Mabilille et al. 2012). Nous observons ainsi des réponses fonctionnelles positives lorsque la valeur d'un habitat donné augmente avec sa disponibilité (Hansen et al. 2009 ; Figure 1A) et plus couramment des réponses fonctionnelles négatives lorsque la valeur d'un habitat augmente lorsque sa disponibilité diminue (Herfindal et al. 2009, Godvik et al. 2009, Mabilille et al. 2012 ; Figure 1B).

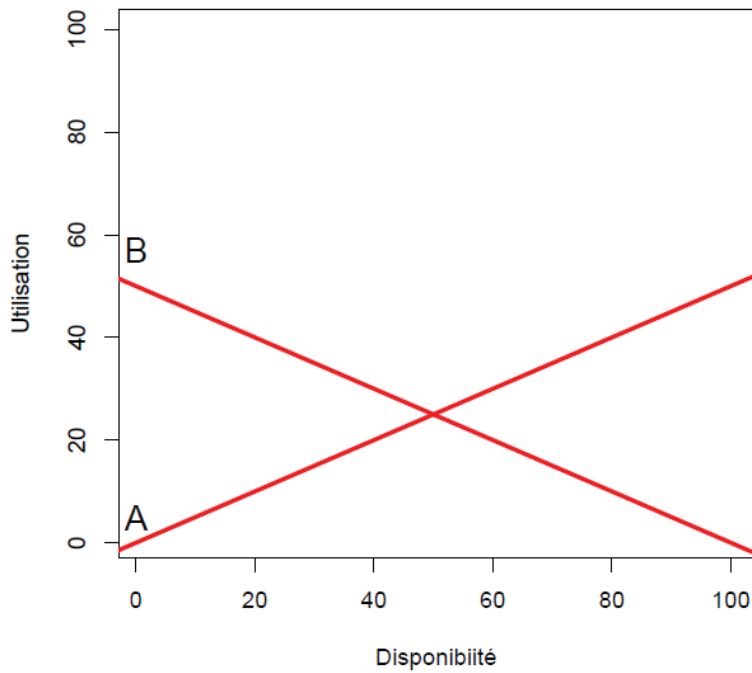


Figure 1 : Illustration théorique du concept de la réponse fonctionnelle en sélection d'habitat.

La droite A représente une réponse fonctionnelle positive alors que la droite B représente une réponse fonctionnelle négative.

Cependant, la plupart des études mettant en évidence un changement de sélection d'habitat en réponse à la disponibilité de cet habitat n'ont pas cherché à identifier les facteurs responsables des variations de la forme ou de l'occurrence des réponses fonctionnelles (voir cependant Pellerin et al. (2010) pour une analyse préliminaire dans cet objectif), ni l'influence des variations de patrons de sélection d'habitat à différentes échelles sur la valeur sélective des individus. La présente thèse se propose donc de conduire ces analyses.

Contexte de l'étude

La forte croissance des populations d'ongulés au cours des dernières décennies à l'échelle européenne (Apollonio et al. 2010) a modifié fortement le fonctionnement des systèmes « plantes-herbivores » et a généré de nombreux problèmes de gestion. La

cohabitation d'une diversité et d'un nombre croissant d'ongulés est susceptible de modifier le patron d'occupation de l'espace (utilisation et sélection d'habitat) de ces herbivores dans un environnement donné. Dans le même temps, la gestion forestière a changé et vise aujourd'hui le maintien d'un écosystème forestier complet, durable et diversifié. En tant qu'« ingénieurs » de ces écosystèmes (Hobbs 1996), les ongulés doivent jouer un rôle déterminant dans cette gestion. Ainsi, des expériences, récentes à l'échelle de temps de la forêt, montrent que son renouvellement naturel peut être sensiblement affecté, au moins localement et momentanément, par la présence des ongulés, de plus en plus souvent sympatriques dans les forêts françaises (Latham, 1999).

Il semble donc crucial de comprendre comment les ongulés cohabitent et se partagent les ressources disponibles afin de proposer des règles de gestion fondées simultanément sur les ongulés et sur les habitats pour garantir le développement harmonieux d'une faune variée et d'une forte biodiversité végétale au sein d'une forêt. Dans ce contexte, la maîtrise des dégâts forestiers, c'est-à-dire la mise en cause par les herbivores du renouvellement des essences forestières-objectif, est essentielle. Présent dans la quasi-totalité des forêts françaises, le chevreuil est un excellent modèle pour appréhender les changements du fonctionnement des systèmes « plantes-herbivores » car il a fortement augmenté en nombre et en densité au cours des 30 dernières années (Figure 2). De plus, il cohabite actuellement avec le cerf dans plus de la moitié des forêts françaises et il a colonisé les milieux de montagne et cohabite aujourd'hui fréquemment avec le chamois et le mouflon (Loison et al. 2003). Enfin, des suivis détaillés de populations de chevreuils ont été mis en place dans des situations écologiques contrastées.

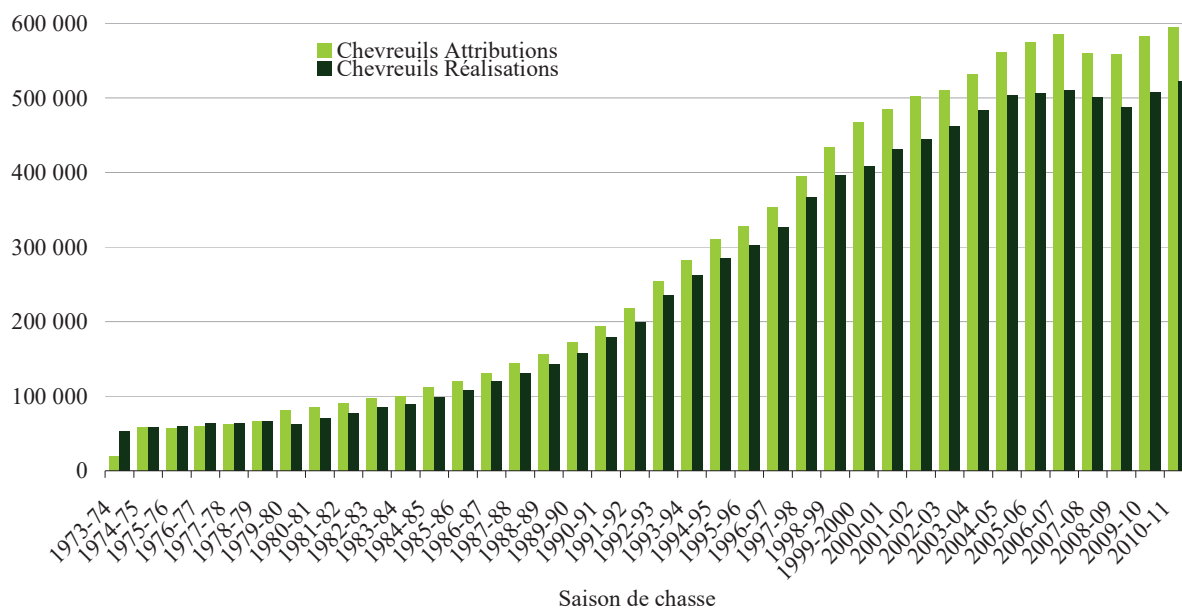


Figure 2 : Cinétique du tableau de chasse national du chevreuil, hors enclos et parc, de 1973 à 2011 (Source ONCFS, CNERA Cervidés-Sanglier, réseau ongulés sauvages, 2012).

Cette thèse s’inscrit donc dans le programme de recherche « Interaction forêt-ongulés », mené par le Centre National d’Etudes et de Recherche Appliquée sur les Cervidés-Sanglier de l’Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage. Ce programme vise à rechercher un équilibre entre les populations d’ongulés forestier (au moins à l’origine) et leurs habitats optimal à la fois au plan cynégétique et au plan forestier. Dans ce but, il est indispensable d’acquérir une connaissance approfondie des patrons d’utilisation et de sélection des habitats par le chevreuil, ainsi que des facteurs responsables de la variation de ces patrons dans des situations contrastées.

Problématique et plan de la thèse

De nombreuses études ont permis d'identifier les processus menant à l'émergence de patrons de sélection de l'habitat (Saïd et al. 2005a, Börger et al. 2006, Morellet et al. 2011). Cependant, la plupart de ces études ont focalisé sur une population, dans un site donné, suivie le plus souvent sur une période allant de quelques mois à une année (Pellerin et al. 2010, Bjørneraas et al. 2012). Ainsi, d'après nos connaissances, aucune étude n'a jusqu'alors mis en évidence l'influence des variations du contexte environnemental (type de facteurs limitant, disponibilité des ressources, conditions climatiques) sur la variabilité des patrons de sélection d'habitat. Ainsi le manque d'études comparatives de sélection d'habitat entre des populations évoluant dans des conditions environnementales contrastées limite notre compréhension des interactions entre la faune et leurs habitats.

Le suivi de nombreux chevreuils par l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage à l'aide de colliers GPS et VHF dans quatre populations de chevreuils évoluant dans des contextes environnementaux très variables et contrastés, nous ont permis de mener des recherches sur l'influence du contexte environnemental sur la sélection d'habitat du chevreuil. La présente thèse comprend donc quatre chapitres dont le premier chapitre propose une étude portant sur les facteurs structurant la dynamique de l'occupation spatiale des chevreuils à l'échelle du paysage dans un environnement montagnard marqué par une forte saisonnalité des ressources disponibles. Le second chapitre propose une analyse comparative de l'utilisation de l'habitat par des chevreuils évoluant dans trois populations distinctes avec des conditions écologiques contrastées (différents facteurs limitant, différents niveaux de disponibilité de ressources, différentes conditions climatiques). Le troisième chapitre propose une analyse sur l'impact du patron d'utilisation de l'espace à différentes échelles sur la valeur sélective des chevreuils dans deux sites avec des conditions environnementales contrastées.

Enfin le quatrième chapitre propose à la fois une discussion concernant l'intérêt de la technologie VHF et GPS pour répondre à des problématiques de gestion de la faune et de ses habitats ainsi qu'une conclusion sur les principaux résultats de la présente thèse accompagnés de perspectives de travail visant à utiliser ces résultats pour la gestion durable des équilibres « forêt-gibier ».

Présentation de l'espèce modèle et des sites d'études

Le chevreuil comme modèle

Taxonomie, morphologie

Le chevreuil européen (*Capreolus capreolus*) est un mammifère appartenant au groupe des ongulés, à l'ordre des artiodactyles, à la famille des cervidés et enfin au genre *Capreolus* composé de deux espèces: le chevreuil européen et le chevreuil de Sibérie (*Capreolus pygargus*). De taille moyenne (60 à 70 cm au garrot), le chevreuil européen a une masse corporelle comprise entre 18 et 30 kg à l'âge adulte. Le dimorphisme sexuel est peu marqué puisque les mâles (brocard) qui portent des bois caducs sont légèrement plus gros que les femelles (chevrettes) dépourvues de bois (Figure 3). Par exemple, le rapport de masse corporelle entre les mâles et les femelles sur le Territoire d'Etude et d'Expérimentation de Trois-Fontaines est de 1,10 (Gaillard et al. 1993a).

A)



B)



Figure 3 : Le chevreuil européen : A) Chevreuil mâle (brocard : Photographie J.-L. Hamann) portant des bois. B) Chevreuil femelle (chevrette : photographie B. Bellon) dépourvue de bois.

Aire de répartition et utilisation de l'habitat

L'aire de répartition du chevreuil est très vaste puisqu'elle s'étend des forêts arides méditerranéennes du sud de l'Espagne au nord de la forêt boréale scandinave (Figure 4 ; Linnell et al. 1998). La variété des conditions écologiques dans laquelle se retrouve le chevreuil illustre parfaitement sa grande capacité d'adaptation. De plus sa tolérance au dérangement provoqué par les activités humaines (agriculture, sylviculture, urbanisation) lui permet de se maintenir dans les paysages modifiés par l'homme comme dans les plantations, les milieux agro-forestiers ou encore en milieu périurbain (Hewison et al. 1998, Linnell et al. 1998). Pour s'adapter aux différentes conditions environnementales qu'il rencontre, le chevreuil a notamment développé différentes tactiques d'utilisation de l'espace. Ainsi il adapte la taille de son domaine vital en fonction de la quantité de ressources disponibles (Saïd et al. 2009) mais aussi en fonction de la fragmentation de l'habitat forestier (Morellet et al. 2011). De plus, pour pallier aux variations spatiales et temporelle de disponibilité des

ressources alimentaires, le chevreuil peut devenir migrateur saisonnier ou rester sédentaire (Mysterud et al. 1999, Cagnacci et al. 2011). Par ailleurs, la grande variabilité des conditions environnementales rencontrées par le chevreuil au sein de son aire de répartition engendre des différences de dynamique de population. En effet, les différences de climat, de ressources alimentaires, de compétition, de prédation affectent la masse des individus, cette dernière étant un élément clé des variations des traits d'histoire de vie entre les populations (Gaillard et al. 1998a).

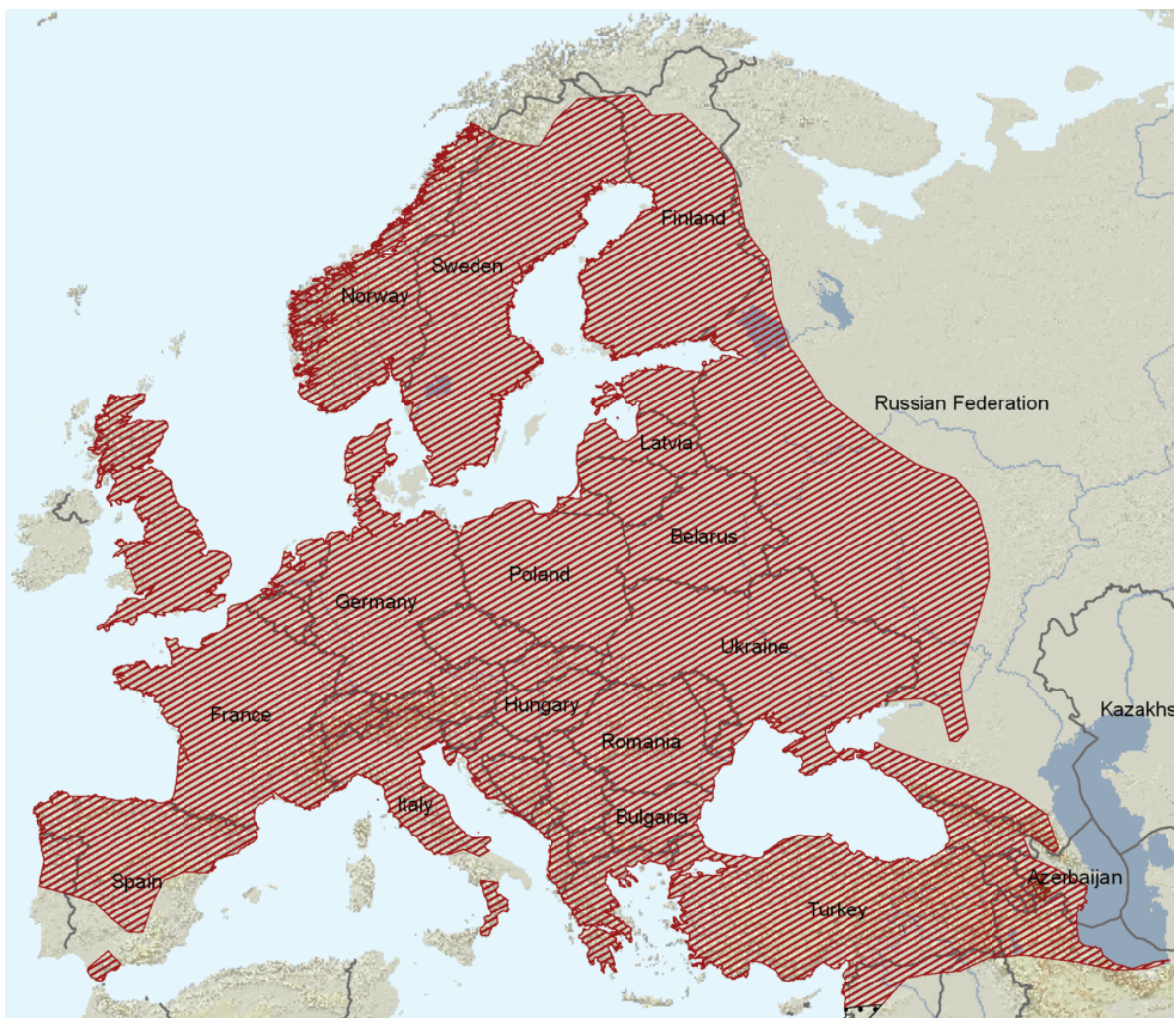


Figure 4 : Aire de répartition du chevreuil européen (zone géographique hachurée en rouge ; Source : IUCN, 2010).

Un herbivore généraliste

Le chevreuil se nourrit d'une grande diversité de plantes, de fruits et de graines d'origine forestière ou agricole. Ainsi, il adapte son régime alimentaire en fonction du type d'habitat dans lequel il vit (Tixier et Duncan, 1996). Au delà de la capacité d'adaptation de son régime alimentaire en fonction de la disponibilité des ressources, le chevreuil est considéré comme un animal très sélectif dans le choix des éléments composant son régime. En effet, l'absence de réserve corporelle (« income breeder » sensu Andersen et al. 2000) et l'importante demande énergétique lors de la période de gestation, de mise bas et de lactation contraint le chevreuil à se nourrir de ressources alimentaires riches en nutriments et pauvres en fibres afin de pouvoir subvenir à ses besoins importants (Tixier et Duncan, 1996). Par exemple, dans les forêts feuillues françaises, le régime alimentaire du chevreuil est principalement composé de lierre (*Hedera helix*) et de ronces (*Rubus sp.*) en automne et en hiver, puis de charme (*Carpinus betulus*), d'aubépine (*Crataegus sp.*) et de jacinthe des bois (*Hyacinthoides non-scripta*) au printemps et de cornouiller (*cornus sp.*) en été (Tixier et al. 1997). Cette alimentation principalement basée sur les feuilles d'arbres et arbustes le classe donc parmi la catégorie des cueilleurs (sensu Hofmann, 1989).

Organisation sociale

L'organisation sociale du chevreuil varie à la fois dans l'espace et dans le temps. En effet, les chevreuils forment des groupes dont la taille varie au cours des saisons. Durant l'été, les mâles qui défendent leur territoire sont solitaires et les femelles sont accompagnées de leurs faons. En automne, puis au cours de l'hiver, les individus des deux sexes se regroupent et forment des groupes dont la taille est très variable. Ainsi dans les habitats très ouverts, comme les plaines agricoles, les chevreuils forment des groupes en hiver pouvant atteindre 50 individus ou plus. Ce comportement grégaire en milieu ouvert est probablement une tactique

anti-prédatrice visant à augmenter le niveau de vigilance pendant les périodes d'alimentation (Linnell et al. 1998). Au contraire, en milieu forestier, les chevreuils ne sont pas grégaires puisqu'ils vivent seuls ou en petits groupes de deux à trois individus, généralement la femelle avec son ou ses faons, éventuellement accompagnés d'un mâle (Danilkin et Hewison, 1996).

Reproduction

La tactique de reproduction du chevreuil est unique chez les ongulés puisque le rut du chevreuil qui se déroule approximativement entre mi-juillet et mi-août est suivi d'une longue période de diapause embryonnaire, l'implantation de l'embryon dans l'utérus n'ayant lieu qu'à la fin décembre ou au début du mois de janvier. Ainsi, la période de rut, très coûteuse en énergie, a lieu lors d'une période où les ressources alimentaires sont abondantes, ce qui permet aux animaux de compenser les pertes énergétiques liées aux activités de reproduction. Le cycle de reproduction est déterminé par l'interaction entre des facteurs internes (hormones) et des facteurs externes tels que la photopériode. Ces mécanismes sont si précis et efficaces que malgré la mono-ovulation caractérisant les chevrettes (Sempéré et al. 1998), 98% d'entre elles sont gestantes chaque année et la période de mise bas est condensée sur une très courte période (mi mai à mi-juin ; Gaillard et al. 1998a).

Les sites d'études

Les études réalisées dans la cadre de la présente thèse se sont déroulées dans quatre sites différents (Figure 5). Le contraste des conditions environnementales au sein des différents sites est à l'origine de fortes variations de qualité de l'habitat, générant d'importantes différences de traits d'histoire de vie entre les populations de chevreuil (Gaillard et al. 1996,1997). Par ailleurs chacun de ces sites font l'objet de nombreuses expérimentations visant à développer des outils de gestion pour améliorer le suivi de la

dynamique des populations de chevreuil et de la relation qu'elles entretiennent avec leur environnement. La mise au point de ces outils ne peut se faire sans une connaissance approfondie du fonctionnement démographique et de la dynamique spatiale de chaque espèce. C'est pourquoi les populations de grands herbivores présents sur ces sites font l'objet d'un suivi intensif depuis de nombreuses années.

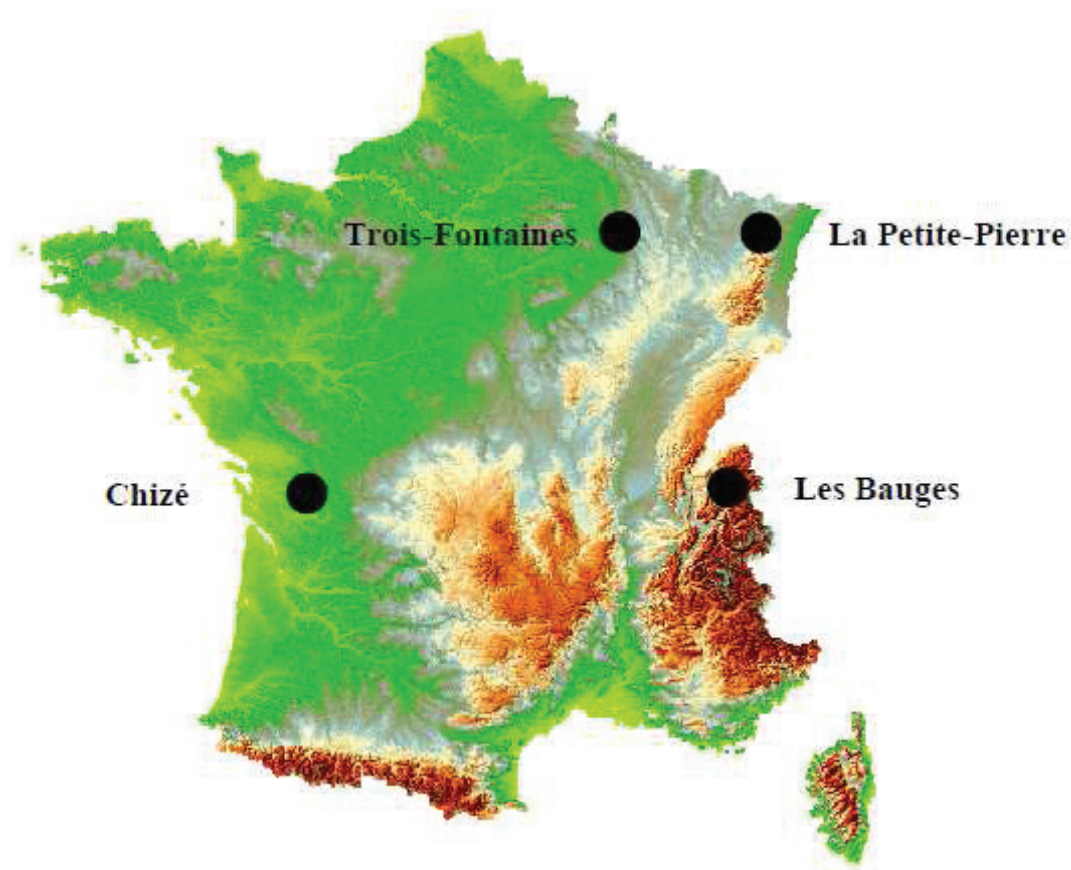


Figure 5 : Localisation géographiques des quatre sites d'étude

Les Bauges

Situation géographique et climat

La Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage des Bauges est située dans le massif des Bauges, un massif préalpin typique des Alpes du Nord (45°40'N, 6°13'E ; Figure 5). Ce territoire de 5205 km² dont l'altitude varie entre 700 et 2200 mètres a un climat alpin,

c'est-à-dire avec des hivers très froids (la température moyenne en janvier est de $-1,1^{\circ}\text{C}$) et des étés frais (la température moyenne en juillet est de $17,9^{\circ}\text{C}$). Par ailleurs, le cumul des précipitations neigeuses peut atteindre 2,80 mètres entre mi-novembre et fin avril et les températures sont négatives environ 148 jours par an.

Type de sol et végétation

Ce massif principalement composé de roche calcaire a plusieurs assemblages de végétation en raison de l'important gradient altitudinal. Ainsi dans les vallées et à basses altitudes le paysage est composé d'une mosaïque de terres agricoles et de zones forestières d'une grande diversité d'espèces feuillues et résineuses. Par la suite, entre 700 et 1400 mètres, la forêt est principalement composée de hêtre (*Fagus sylvatica*) et de sapin (*Abies alba*). Au delà de 1400 mètres d'altitude, la forêt est remplacée par des zones d'alpages où des troupeaux domestiques (bovins, ovins et caprins) pâturent entre juin et septembre. A cette altitude, il subsiste quelques parcelles de forêts composées d'aulne vert (*Alnus viridis*), d'érable, de saule (*Salix sp.*), de hêtre et de sapin. Enfin au-delà de 1 600 mètres, seules les pelouses alpines subsistent entre les zones d'éboulis.

La population de chevreuil

Créé en 1955 pour freiner l'effondrement des effectifs de chamois (*Rupicapra rupicapra*) au sein du massif des Bauges, la Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage des Bauges compte aujourd'hui une population d'environ 2000 chamois, de 500 mouflons (*Ovis gmelini musimon*) ainsi que de nombreux sangliers (*Sus scrofa*) et d'importantes populations de cerf et de chevreuil. Ainsi la Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage des Bauges est un territoire de référence en matière de recherche scientifique sur les ongulés de montagne. Plus de 1000 chamois, mouflons et chevreuils ont fait l'objet de capture et de marquage individuel permettant leur suivi et leur identification (boucles auriculaires, colliers à plaque, émetteurs VHF [Very-High Frequency], récepteurs GPS

[Global Positioning System]). Ces études ont permis de mieux comprendre la biologie des ongulés en milieu de montagne, leur régime alimentaire et la compétition entre les espèces, notamment pour le chamois et le mouflon. Ainsi, la biologie du chevreuil et du cerf dans ces milieux reste très peu étudiée. Une récente étude réalisée dans le cadre d'une thèse portant sur la compétition interspécifique au sein des ongulés présents sur le massif a permis de mettre en évidence un faible niveau de compétition entre le cerf et le chevreuil (Redjadj et al. 2014). Par ailleurs, la chasse est pratiquée sur l'ensemble de la réserve afin de limiter les dommages provoqués par l'importante densité d'herbivore sur la régénération des essences présentant un intérêt commercial.

La Petite Pierre

Situation géographique et climat

La Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage de La Petite Pierre est une forêt non clôturée de 26,75 km² située dans le massif des Vosges dans la région d'Alsace dans la partie nord est de la France (48°58'N, 7°00'E ; Figure 5). Ce territoire est composé de plusieurs petites vallées encaissées et de vallons étroits dont l'altitude varie entre 200 et 400 mètres. Le climat de la réserve est continental avec une influence océanique engendrant des hivers doux avec de rares accumulations de neige (la température moyenne en janvier est de 0,6°C) ainsi que des étés frais. La température moyenne en juillet est de 18,6°C et la quantité de précipitation cumulée en juillet-août est de 175,0 mm.

Propriété du sol et végétation

Le sol acide, pauvre et gréseux rend la forêt peu productive avec environ 5.78 m³ de bois produit/ha/an (Inventaire Forestier National). Cette forêt est principalement composée d'espèces d'arbres feuillus à l'ouest de la réserve et une prédominance de résineux à l'est de

la réserve. Ainsi les principales espèces de la strate arborée sont le hêtre, le pin sylvestre (*Pinus sylvestris*), le douglas (*Pseudotsuga menziesii*), l'épicéa (*Picea abies*) et le sapin.

La population de chevreuil

La création de la Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage de La Petite Pierre en 1952 avait pour objectif de développer la population de cerf élaphe afin de permettre l'installation de cette espèce dans les Vosges du Nord à partir des effectifs naturels réduits mais aussi dans le but de repeupler d'autres forêts françaises. Cet objectif a été largement atteint puisque très rapidement le développement de la population de cerfs a compromis la régénération naturelle de la forêt, obligeant les gestionnaires à prendre des mesures afin de réduire la densité de cerfs. La population de cerf de la Petite Pierre, vivant en sympatrie avec d'autres populations d'ongulés comme le chevreuil et le sanglier, est rapidement devenue un territoire de référence pour la réalisation d'études scientifiques et techniques sur le cerf mais aussi sur les interactions entre les ongulés et la forêt (Richard et al. 2011). Concernant les interactions entre le chevreuil et le cerf, Richard et al. (2010) ont démontré qu'une augmentation de la densité de cerf augmentait la compétition entre les deux espèces. En effet, lorsque la densité de cerfs augmente, la masse des faons de chevreuils diminue, affectant ainsi la performance des chevreuils. Ainsi il a été proposé d'exercer une pression de chasse élevée sur ces deux espèces à raison de 50 chevreuils par an et environ 40 cerfs par an afin d'atténuer le niveau de compétition élevé entre les deux espèces et afin de garantir la régénération naturelle des forêts. Par ailleurs, le site d'étude de La Petite Pierre permet l'expérimentation et l'élaboration d'outils de gestion des populations de cervidés. Cependant, aucun protocole de capture marquage recapture sur la population de chevreuil ne permet de connaître avec justesse les effectifs de chevreuils (Gaillard, communication personnelle). Seule la méthode de comptage nocturne d'abondance est appliquée sur le territoire dans le cadre du suivi de la population de cerfs et de chevreuil. Cependant cette méthode, validée pour l'espèce cerf

(Garel et al. 2010), ne donne pas de résultat satisfaisant pour le suivi des populations de chevreuil (Gaillard et al. 2003).

Trois-Fontaines

Situation géographique et climat

Le Territoire d'Étude et d'Expérimentation (TEE) de Trois-Fontaines est situé dans la forêt domaniale de Trois-Fontaines dans la région Champagne-Ardenne (48°43'N, 4°56'E ; Figure 5). Cette forêt entièrement clôturée s'étend sur une superficie de 13,60 km². Le climat est continental avec des hivers froids (la température moyenne en janvier est de 3,6°C) ainsi que des étés chauds (la température moyenne en juillet est de 19,0°C et la quantité de précipitation cumulée en juillet-août est de 130,0 mm).

Propriété du sol et végétation

Le sol profond et fertile de la forêt de Trois-Fontaines a une végétation arborée dominée par les chênes (*Quercus sp.*) et le hêtre ainsi qu'un taillis très riche composé de charme (*Carpinus betulus*), de noisetier (*Corylus avellana*) et de tilleul (*Tilia sp.*). La productivité forestière est élevée avec une moyenne de 5,92 m³ de bois produit/ha/an (Inventaire Forestier National).

La population de chevreuil

Ancienne base militaire de l'OTAN entre 1959 et 1966, date à laquelle la forêt a été entièrement clôturée, ce site constitue aujourd'hui un territoire d'étude de l'écologie du chevreuil. En effet, la population de chevreuils de Trois-Fontaines est intensivement suivie depuis 1976 par la méthode de Capture-Marquage-Recapture. Chaque année, entre 150 et 250 animaux adultes sont capturés en hiver (entre décembre et mars) à l'aide de filets verticaux (la probabilité de recapture d'un individu à Trois-Fontaines est proche de 0,5). Ces animaux sont

équipés d'une marque permettant leur identification (boucles auriculaires, colliers à plaque, émetteurs VHF [Very-High Frequency], récepteurs GPS [Global Positioning System]) et leur suivi à long terme. Ainsi, l'effectif de la population est estimé de façon fiable chaque année (Figure 6A), ce qui fait du Territoire d'Etude et d'Expérimentation de Trois-Fontaines un site de référence pour les études portant sur la dynamique des populations de chevreuil. Les résultats de ce suivi intensif montrent que 90 à 100% des femelles âgées de 2 ans et plus se reproduisent chaque année (Gaillard et al. 1998a), que le taux de survie des faons en hiver varie entre 0.68 et 1 (Gaillard et al. 1993b) et que la masse des faons à la fin de l'hiver varie entre 16.0 kg et 17,54 kg (Gaillard et al 1996). La survie annuelle adulte (individus âgés de 2 à 7 ans) est de 0,844 [0,817-0,867] pour les mâles et de 0,918 [0,897-0,934] pour les femelles adultes (Gaillard et al. 1993b). Cette population très productive a un taux de croissance annuel (λ) de 1.37, proche de la valeur maximal pour le chevreuil (Gaillard et al. 1992). Cependant, les travaux récents réalisés par Plard et al. (2014) ont démontré que les chevrettes n'adaptent pas la date de mise-bas malgré les printemps qui sont de plus en plus précoces en raison du changement climatique. Cette désynchronisation entre la date de mise bas et la phénologie des plantes engendre une diminution de la survie des faons à l'origine de la diminution de 6% du taux de croissance de la population observée sur l'ensemble de la durée du suivi de la population (27 ans).

Chizé

Situation géographique et climat

La Réserve Biologique Intégrale de Chizé est une forêt clôturée de 26.14 km² située dans la région Poitou-Charentes dans l'ouest de la France (46°05'N, 0°25'W ; Figure 5). Le gradient altitudinal est faible puisque l'altitude varie entre 47 et 101 mètres. Le climat est océanique, c'est à dire avec des hivers doux (la température moyenne en janvier est de 5,5°C)

ainsi que des été chauds et secs (la température moyenne en juillet est de 20,5°C et la quantité de précipitation cumulée en juillet-août est de 98.0 mm). Ainsi la forêt de Chizé est régulièrement soumise à des épisodes de sécheresse comme en 2003 (Pellerin et al. 2010).

Propriété du sol et végétation

Le sol très peu profond est principalement calcaire sur la partie nord de la réserve et avec de nombreux argiles et limons sur la partie sud de la réserve (Lambertin 1992). La faible profondeur des sols et les épisodes de sécheresse fréquents rendent la productivité forestière faible avec une moyenne de 3.77 m³ de bois produit/ha/an (Inventaire Forestier National). La végétation arborée est dominée par le chêne avec un taillis de charme et d'érable (*Acer monspessulanum*, *Acer campestre*) dans la partie nord de la réserve alors que le hêtre domine l'ensemble des strates de végétation dans la partie sud de la réserve (Pettorelli et al. 2003).

La population de chevreuil

Ancienne base militaire de l'OTAN dans les années 1950, date à laquelle la forêt de Chizé a été entièrement clôturée, ce site a connu divers statuts jusqu'en 2005 où la forêt a acquis le statut de Réserve Biologique Intégrale. Comme à Trois-Fontaines, la population de chevreuil de Chizé fait l'objet d'un suivi intensif (depuis 1978 à Chizé). Suite à des captures hivernales de chevreuils organisées chaque année depuis 1978, plus de 800 individus ont été équipés de marques (boucles auriculaires, colliers à plaque, émetteurs VHF [Very-High Frequency], récepteurs GPS [Global Positioning System]) permettant leur identification et leur suivi à long terme. A l'aide de la méthode de capture marquage recapture, l'effectif de la population est estimé de façon fiable chaque année (Figure 6B). Ainsi la forêt de Chizé constitue également un territoire de référence pour les études portant sur la dynamique des populations d'ongulés. Les résultats de ce suivi intensif montrent que seulement 67 à 100% des femelles âgées de 2 ans et plus, se reproduisent (Gaillard et al. 1998a). Certaines femelles doivent attendre 3 ou 4 ans pour se reproduire pour la première fois (Gaillard et al. 1992). Par

ailleurs, le taux de survie des faons en hiver varie entre 0.57 et 1 (Gaillard et al. 1993b) et la masse des faons à la fin de l'hiver varient entre 12,6 kg et 15,07 kg (Gaillard et al 1996). La survie annuelle adulte (individus âgés de 2 à 7 ans) est plus faible qu'à Trois-Fontaines puisqu'elle varie entre 0,745 [0,660-0.815] et 0,824 [0,744-0.883] pour les mâles et entre 0,767 [0,690-0,831] et 0,895 [0,826-0,939] pour les femelles adultes (Gaillard et al. 1993b).

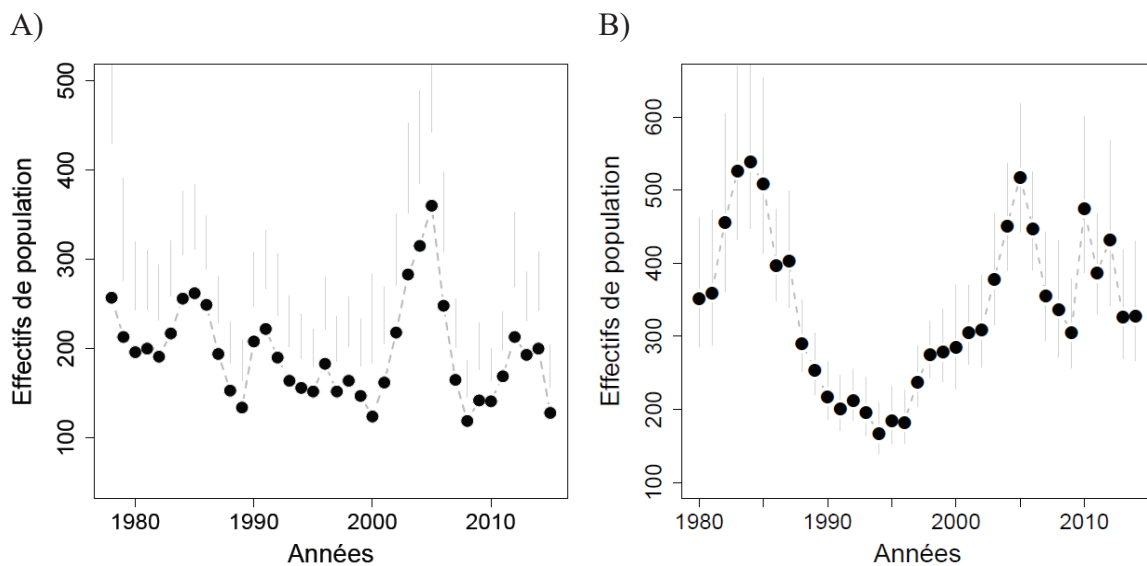


Figure 6 : Variations des effectifs de chevreuil au cours du temps obtenues à partir de la méthode de capture marquage recapture dans les sites de Trois-Fontaines (A) et de Chizé (B).

Impact de la tempête de Décembre 1999 sur la forêt dans les différents sites d'études

En Décembre 1999 une forte tempête (Lothar) a touché l'ensemble du territoire français provoquant d'importantes modifications du paysage. La tempête a ainsi provoqué des grandes zones de Chablis au sein des sites à l'exception de celui des Bauges (19% de la surface forestière de Chizé, 18% à La Petite Pierre et 29 % à Trois-Fontaines). En générant des chablis, la tempête a eu une influence positive sur la disponibilité en ressource alimentaire

pour le chevreuil (Widmer et al. 2004), mais n'a pas eu d'incidence sur les paramètres démographiques (Gaillard et al. 2003).

Chapitre 1 : Partial migration or just habitat selection? Seasonal movements of roe deer in an Alpine population

Authors: William Gaudry, Sonia Saïd, Jean-Michel Gaillard, Thierry Chevrier, Anne Loison, Daniel Maillard et Christophe Bonenfant. Partial migration or just habitat selection? Seasonal movements of roe deer in an Alpine population.

Article publié dans la revue scientifique *Journal of Mammalogy* 96(3) : 502-510.



Photographie: Bernard Bellon

Partial migration or just habitat selection? Seasonal movements of roe deer in an Alpine population

Abstract

The European roe deer (*Capreolus capreolus*) responds to environmental conditions that vary in time and space across its distributional range, generating many different space use patterns. To test the expectation that variation in movement patterns should track changes in environmental conditions, we used the net square displacement metric (NSD) to identify the factors shaping observed movement patterns of roe deer in the French Alps. Based on 5 years of data from 25 radio-monitored roe deer (54 individual-years), we found that movements were longest in spring and summer when the normalized difference vegetation index (NDVI) was higher and shortest in autumn and winter when NDVI was lower and snow cover was present. Roe deer displayed long displacements towards high elevations with gentle slope when the NDVI was higher. The higher quality food resources at higher elevations may have compensated for the energy costs of those movements. Contrary to previous studies on roe deer in mountain ranges, we showed that roe deer movements in the northern French Alps should be interpreted as a 3rd-order habitat selection (48 cases; 89%) rather than as partial migration because very few deer (6 cases; 11%) stabilized their activity in distinct home ranges across seasons.

Keywords: displacement, elevation, home range, migration, NDVI, net squared displacement, resource availability.

Résumé

Au sein de son aire de répartition, le chevreuil (*Capreolus capreolus*) rencontre des conditions environnementales variables et contrastées qui engendrent une grande variété de patrons d'utilisation de l'espace. Pour tester la prédiction que les chevreuils devraient ajuster leurs mouvements en fonction des variations spatio-temporelles de leurs ressources, nous avons identifié les facteurs expliquant les mouvements de chevreuils en milieu de montagne. Nous avons pour cela utilisé la métrique du Déplacement Net élevé au carré (NSD). Grâce aux 5 années de suivi télémétrique de chevreuils dans les Alpes françaises (54 individus.années), nous avons démontré que les mouvements des animaux étaient plus grands au printemps et en été lorsque l'indice de végétation (NDVI) augmentait puis plus courts en automne et en hiver lorsque le NDVI diminuait et que le couvert nival était présent. Lorsque le NDVI augmentait, les chevreuils orientaient leurs longs déplacements vers des milieux situés en altitude avec une faible pente. Ce type de mouvement suggère que les bénéfices associés à l'utilisation de ressources de meilleure qualité dans les habitats en altitude permettent de compenser l'augmentation des coûts énergétiques provoqués par le déplacement. Contrairement aux précédentes études sur l'utilisation de l'espace par le chevreuil en milieu de montagne, nous avons montré que les mouvements des chevreuils au sein de notre aire d'étude correspondaient au processus de sélection d'habitat de troisième ordre (48 cas; 89%) plutôt qu'à de la migration partielle, puisque très peu d'individus (6 cas; 11%) avaient stabilisé leurs déplacements au sein de domaines vitaux distincts au cours des saisons.

Mot-clés : déplacement, altitude, domaine vital, migration, NDVI, déplacement net au carré, ressource disponible.

Introduction

Identifying the factors influencing movements of animals is currently one of the main challenges of ecology (e.g., Dingle and Drake 2007, Nathan et al. 2008). Most previous works have focused on the influence of environmental factors such as landscape structures, cover types, or climate on patterns of both movements (e.g., Börger et al. 2008, Nathan et al. 2008) and space use (Hewison et al. 2001, Morellet et al. 2013) across different spatiotemporal scales (see Owen-Smith et al. 2010 for a review). In large herbivores, previous studies have consistently demonstrated that individuals adjust their pattern of space use in response to environmental conditions that influence both habitat quality and resource availability (e.g., Cagnacci et al. 2011, Bischof et al. 2012).

Resources vary greatly in space and time in strongly seasonal environments found at high elevations or at high latitudes (Albon and Langvatn 1992). This leads large herbivores to track environmental changes to benefit from higher resource quality in spite of the energetic cost associated with movements (Myrsterud et al. 2001, Bocci et al. 2010, Bischof et al. 2012). As a general rule, large herbivores move from low elevation winter ranges to distinct high elevation summer ranges to track increasing resource quality and availability (e.g., red deer *Cervus elaphus*-Myrsterud et al. 2001, Bischof et al. 2012, roe deer *Capreolus capreolus*-Ramanzin et al. 2007, moose *Alces alces*-Bunnefeld et al. 2011, and white-tailed deer *Odocoileus virginianus*-Sabine et al. 2002). These seasonal movements are mainly driven by food availability (Bischof et al. 2012), temperature (Morellet et al. 2013), day length (Morellet et al. 2013), and snow accumulation (Myrsterud et al. 1997).

Roe deer are the most widespread ungulates in Europe with a distributional range extending from southern Spain to northern Scandinavia, leading different populations to experience a large diversity of environmental conditions (Linnell et al. 1998). Such high variation in environmental conditions generates a large range of population-specific space use

patterns, demonstrating the behavioral plasticity of roe deer (Hewison et al. 1998). Because female roe deer are income breeders (they do not store any body reserve to meet the high energetic expenditures required by reproduction-Andersen et al. 2000), they should be especially responsive to spatiotemporal variation in resource availability during spring-summer, when energetic costs of late gestation-early lactation peak (Mauget et al. 1999). Although seasonal migration is commonly observed in roe deer populations occupying mountainous and northern environments (Wahlstrom and Liberg 1995, Mysterud 1999, Ramanzin et al. 2007, Carvalho et al. 2008), the proportion of migrants is quite variable both between and within populations (Cagnacci et al. 2011). Seasonal partial migration (only a proportion of individuals migrate, whereas the others remain within their home range-Dingle and Drake 2007) seems to be the rule in roe deer populations inhabiting highly seasonal environments (Mysterud 1999, Ramanzin et al. 2007), but roe deer may also make frequent shifts between different ranges within a season in response to the benefit/cost ratio associated with movements. The occurrence of multiple shifts between ranges for a given individual within a given season might be interpreted as 3rd-order habitat selection (sensu Johnson 1980), whereas a stabilization of a given individual within one well-defined range in a given season might rather be interpreted as conditional or facultative migration (sensu Dingle and Drake 2007).

In the northern Italian Alps, Ramanzin et al. (2007) reported that 40% of monitored roe deer displayed migration. However, methods used to classify an individual as resident or migratory have not been consistent across studies, which prevent reliable comparisons (Mysterud 1999, Ramanzin et al. 2007, Cagnacci et al. 2011, Bischof et al. 2012). As an example, both Mysterud (1999) and Ramanzin et al. (2007) considered individuals having non-overlapping seasonal home ranges as migratory, whereas Cagnacci et al. (2011) used a clustering procedure to identify non-overlapping ranges. Moreover, the interpretation of

movements between ranges is disputable because individuals that shift between ranges can be classified either as migratory (Ramanzin et al. 2007, Cagnacci et al. 2011), resident, or belonging to an “other category” (Bischof et al. 2012).

Based on a 5 years of radio-locating roe deer equipped with VHF radio-transmitters in the northern French Alps, we aimed to identify the specific factors shaping roe deer movements. To do that, we used a new powerful metric of movements, the net square displacement (NSD-Bunnefeld et al. 2011, Börger and Fryxell 2012). One of the main advantages of this method is its capability to distinguish between various movement behaviors of an animal without using arbitrary cut-off criteria (Bunnefeld et al. 2011). Roe deer should adapt their movements according to topography and snow accumulation during winter (Myserud 1999, Cagnacci et al. 2011). Roe deer we studied faced a variable topography and experienced harsh winter conditions, low temperature and high snow accumulation. As a consequence, we expected roe deer to adjust their movements in relation to seasonal changes in climatic conditions and spatiotemporal variation in resource availability and quality. More specifically, we tested 5 predictions. First, we expected the range of movement to vary across seasons, with shorter movements during the autumn-winter period when energetic cost associated with movements are not compensated by benefits (access to high quality resource) than during the spring-summer period. Second, because increasing snow depth increases the cost of locomotion, we expected movements to be restricted above a snow depth threshold (Parker et al. 1984). Third, because female roe deer require high forage quality in spring-summer to meet their high energetic needs (Andersen et al. 2000), we expected roe deer to benefit from larger movements with higher resource availability (Cagnacci et al. 2011). Fourth, we expected increased movements towards high elevation during the growing vegetation period because the energetic cost of movement should be then compensated by benefits of reaching high forage quality at high elevation

(Albon and Langvatn 1992, Bocci et al. 2010). Finally, because moving in steep slope is energetically costly (Parker et al. 1984), we expected the magnitude of roe deer movements to be inversely related to the slope intensity (Cagnacci et al. 2011).

Material and methods

Study area

We conducted this study in the National Game and Wildlife Reserve of Les Bauges (hereafter referred as NGWR, 45°40'N, 6°13'E), which is part of Les Bauges Natural Regional Park in Les Bauges mountain range, a typical pre-alpine range of the northern French Alps. Les Bauges Natural Regional Park (NRP) covers a total of 81,000 ha including the 5,205 ha of the NGWR. Because of mountain topography, the NGWR experiences typical Alpine climate with a mean annual temperature of 7.9°C, lowest temperatures (in January) of -1.1°C, warmest temperatures (in July) of 17.2°C, and total annual rainfall of 1,519 mm. The average daily temperature is below 0°C for about 148 days a year, and snow accumulation reaches up to 2.8 m between mid-November and late April. Elevations of the NGWR vary from 700 to 2,200 m and 4 distinct plant assemblages are found along this elevation gradient. At lower elevation, the landscape is composed of a mosaic of agricultural lands, separated by forest patches made of a large diversity of ligneous and semi-ligneous species preferred by roe deer. Between 700 and 1,400 m, the forest cover provides a poor habitat for roe deer by being largely dominated by ligneous species like beech (*Fagus sylvatica*) and fir (*Abies alba*), with only few fragmented patches of plants preferred by roe deer like green alder (*Alnus viridis*) and semi-ligneous species such as ivy (*Hedera helix*), hazel bush (*Corylus avellana*), and bramble (*Rubus sp.*). Up to 1,400 m the forest is replaced with open pastures, which are grazed by domestic animals (cattle: *Bos taurus*, goats: *Capra aegagrus*, sheep: *Ovis aries*)

from June to September. Other shrubby species preferred by roe deer are present, including green alder, maple (*Acer* sp.), willow (*Salix* sp.), bilberry (*Vaccinium myrtillus*), and rhododendron (*Rhododendron ferrugineum*), which are scattered up to 1,400 m. Between 1,600 and 1,900 m the vegetation becomes scarce with cliffs including only small patches of alpine grassland. In addition to roe deer, the NGWR hosts populations of chamois (*Rupicapra rupicapra*; $n = 2,000$), mouflons (*Ovis gmelini musimon*; $n = 500$), wild boars (*Sus scrofa*). Red deer are occasionally found in the study area. Although red deer can have negative effects on roe deer performance (Richard et al. 2010), Redjadj et al. (2014) did not detect any evidence of food competition between deer species in the study area.

Monitoring roe deer using VHF collars.

To monitor their movements, we captured roe deer during winter 2003-2004, 2004-2005, and 2005-2006 using both drive netting and falling nets baited with salt licks. Twenty-two adult (11 males and 11 females) and 3 juvenile (< 1 year, all males) roe deer were caught and fitted with a Televilt TXH-3 radio-collar (Followit, Lindesberg, Sweden). Roe deer were monitored between January 2004 and November 2008 with a TONNA 5-element antenna attached to a Televilt RX 900 (Followit, Sweden) or to a Yaesu FT-290R receiver (Yaesu, Cypress, California). From April to October, when roe deer are the most active (Cederlund 1989), animals were located once a day, whereas from November to April, when the presence of snow was expected to limit roe deer movements (Myserud 1999), animals were only located once a week. Equal numbers of locations were obtained for each roe deer in each of the following periods: 0100-0500 h; 0500-0900 h; 0900-1300 h; 1300-1700 h; 1700-2100 h; 2100-0100 h. These periods accounted for possible variation in the daily activity patterns (Carvalho et al. 2008). When locating an animal, a minimum of 3 azimuths were recorded to obtain precise location coordinates (confidence area: 0.61 ± 1.23 [SD] ha-White and Garrott

1990). Because 3 individuals died just after release, the final data set included 22 roe deer (9 adult males, 11 adult females, and 2 juvenile males) for a total of 11,439 locations (18.1 ± 15.2 locations/individual/month/year). Because roe deer were monitored for consecutive years, we obtained a total of 54 individual-years (10 individuals in 2004, 14 in 2005, 16 in 2006, 10 in 2007, and 4 in 2008; with 211.8 ± 91.9 locations/individual/year). Because both juvenile males dispersed 1 year after they were captured, we decided to remove every location before this event from the analyses to avoid any confounding effect of natal dispersal (Cagnacci et al. 2011).

Explanatory variables

We selected normalized difference vegetation index (hereafter referred as NDVI), temperature, snow depth, slope, and elevation to model roe deer movements because they are all likely to shape spatiotemporal variation in resource availability (Pettorelli et al. 2005, Cagnacci et al. 2011, Morellet et al. 2013). Weather stations within the study area were mostly located in valleys and did not correspond to weather conditions at roe deer locations. We thus measured snow depth each day directly on site during the telemetry survey. Snow depth was categorized into 5 classes (0 cm, 1 to 20 cm, 21 to 40 cm, 41 to 60 cm, and > 60 cm). We measured slope and elevation at each location using digital elevation models with a resolution of 30 m. Slope and elevation were extracted using the “adehabitat” package in R (Calenge 2006). Slope and elevation were included as the difference of slope value and elevation value for each subsequent location. Because the forest cover situated between 700 and 1,400 m is mainly composed of beech, a plant species not preferred by roe deer (Pellerin et al. 2010), we expected individuals that move toward high elevation to make long movements to reach rapidly the more suitable habitat situated at higher elevations. Because we expected a non-linear relationship between NSD and elevation, we included this variable

using both linear and quadratic terms in the models. Because NDVI is a relevant metric to describe plant phenology (Pettorelli et al. 2005), we used the NDVI to estimate variation in resource availability across the study period. The NDVI was calculated every 15 days with a pixel resolution of 250 m. We then calculated the mean NDVI value for the entire study area and assigned it to the appropriate group of locations. Variables such as temperature or day length are also tightly linked to resource availability, and are thereby likely to affect roe deer space use pattern (Cagnacci et al. 2011, Morellet et al. 2013). Thus, NDVI was highly correlated with both day length ($r = 0.727$) and temperature ($r = 0.731$). To avoid multicollinearity problems (Graham 2003) we only retained NDVI in the analyses. We chose NDVI because it provides an accurate index of temporal variation in resource availability (Pettorelli et al. 2005). Moreover, we also included year as a fixed factor (5 levels) to account for yearly differences in NSD caused by factors that have not been measured in this study (e.g., roe deer density-Cagnacci et al. 2011). Finally we included sex as a fixed factor (2 levels) to account for sex differences in behavior (Hewison et al. 1998, Liberg et al. 1998).

Using the NSD as a measure of movement

We quantified individual movements using the NSD because it is especially well suited to different sampling intervals between locations and can be applied to a wide range of data (Börger and Fryxell 2012). We used the north $N(t)$ and east $E(t)$ coordinates of the 1st location, and then the $N(t + n)$ and $E(t + n)$ coordinates of subsequent locations, with n being the total number of VHF locations for a given roe deer (Bunnfeld et al. 2011). The NSD was calculated separately for each individual-year as the square net Euclidian distances (assuming a straight line) between the 1st location and the subsequent locations (see Annex 1). The 1st location of each animal was recorded in the winter range at least 1 month after they had been captured to avoid any confounding effect of stress related to capture. Because NSD values are

sensitive to the 1st location of an animal, we checked visually for each individual that the 1st location was situated inside the home range (Bunnefeld et al. 2011) and had not been collected during a migration period or an excursion (see Annex 1). We measured NSD by using the “adehabitat” package (Calenge 2006).

Data analyses

We used linear mixed models using the nlme package (Pinheiro et al. 2015) in R (version 3.0.1-R Development Core Team 2013) to model the influence of environmental factors on the NSD (Table 1). We log-transformed the NSD to obtain a Gaussian distribution. Our independent variables included continuous variables such as difference in elevation between subsequent locations, difference in slope between subsequent locations and NDVI to account for seasonal variation in NSD (Table 1). We also included sex (2-level factor) and snow depth (5-level factor) as fixed factors.

*Table 1: Variables expected to influence roe deer (*Capreolus capreolus*) movements in the National Game and Wildlife Reserve of Les Bauges mountain range (Savoie, France) during the monitoring period (2004 to 2008) that were included in the models.*

Independent variable	Biological effect	Expectation
Elevation (difference in elevation)	Positively associated with resource quality.	Presence of high quality forage at high elevation should influence movement patterns of roe deer during the growing season.
Slope (difference in slope)	Negatively associated with the energetic cost of movement.	Movements should be less costly with gentle slope and more with steep slope.
NDVI	Positively associated with resource availability because it measures the photosynthetic activity. Also associated with seasonality.	Resource availability increases with photosynthetic activity. Movement should vary depending on seasonal constraints with shorter movement when snow depth increases and NDVI index decreases.
Snow depth	Negatively associated with resource availability. Increase in the energy cost of movement.	Resource availability should decrease when snow cover is present. The energetic cost associated to movement should increase with snow depth.
Sex	Associated with deer behavior.	Roe deer movement should differ between sexes during rut. Males are known to perform longer movements than females during this period.
Year	Movement pattern should also vary according to factors that are year-dependent (other than those cited above).	Roe deer movement should differ according to yearly variation in factors that have not been measured in this study (like reproductive status, roe deer density, home range quality, or environmental conditions).

We developed 14 a priori candidate models that included the environmental variables most likely to describe variation in NSD and we presented the 4 best models and the null model (Table 2). We ranked candidate models using the Akaike Information Criterion (AIC) and determined ΔAIC and AIC weights (Table 2; Burnham and Anderson 2002). When 2 candidate models had a $\Delta\text{AIC} < 2$ they were considered as equivalent and we retained the model with the smallest number of parameters to satisfy parsimony rules (Burnham and Anderson 2002). We built a general model that included individual identity as a random factor to account for pseudo-replication (*sensu* Hurlbert 1984) and individual heterogeneity, which is usually large in spatial ecology (Cagnacci et al. 2011; Bischof et al. 2012). We also included a 1st-order autoregressive process (AR1) using Julian date as a measure of time to account for the positive autocorrelation between successive locations. Finally, we used a variance inflation factor (VIF) by removing independent variables that had a $\text{VIF} > 10$ (Neter et al. 1996) to account for co-linearity problems (Graham 2003). According to Bunnefeld et al. (2011), we considered that an individual migrated when NSD was close to zero during winter (animal within its winter range), then during spring its NSD increases (animal migrating) to remain stable during summer (animal within its summer range) and then decreases during the autumn (animal migrating) to return to a value close to zero (animal back to its winter range). When an animal had a NSD value equal or close to zero during the summer period (return to its original position) we considered any movement as belonging to a 3rd habitat selection process.

Results

As we predicted, NSD varied among seasons. Roe deer had longer movements in spring and summer and shorter ones in autumn and winter when energetic costs associated with locomotion were highest (Figure 7A). Model 2, which included the effects of elevation,

slope, NDVI, snow depth, and year on observed variation in NSD, was the most parsimonious model for predicting NSD, with the highest AIC weight (Table 2).

Table 2: Candidate general linear mixed models to investigate variation in the net square displacement (NSD, on a log-scale) of roe deer (*Capreolus capreolus*) in the National Game and Wildlife Reserve of Les Bauges mountain range (Savoie, France) monitored between 2004 and 2008. Roe deer identity ($n = 22$ individuals) was included as a random factor. Candidate models i are ranked according to the Akaike Information Criterion (AIC). k_i represents the number of parameters of model i , ΔAIC_i is the difference in AIC compared to the most parsimonious model, and w_i refers to the Akaike weight.

N°	Model	k	AIC	ΔAIC	W
2	NSD \sim NDVI + Elevation ² + Slope + Snow + Year	5	37481.78	0	0.58
1	NSD \sim NDVI + Elevation ² + Slope + Snow + Sex + Year	6	37482.44	0.66	0.42
3	NSD \sim NDVI + Elevation ² + Snow + Year	4	37495.81	-14.03	0.001
4	NSD \sim NDVI + Elevation ² + Snow + Year + Sex	5	37496.47	-14.69	0.0001
Intercept	NSD \sim 1	0	38353.91	-872.13	2.4×10^{-190}

As expected, NSD was negatively influenced by snow depth, indicating that the cost of movement increased when snow depth was above 20 cm (Table 3).

*Table 3: Coefficient (β) and associated standard error (SE) of environmental factors that best explained observed variation in the net square displacement of roe deer (*Capreolus capreolus*) in the National Game and Wildlife Reserve of Les Bauges mountain range (Savoie, France) monitored between 2004 and 2008. The value of temporal autocorrelation in successive locations was $\rho = 0.72$*

Variables	Terms	β	SE	P
	Random effect		1.24	
	Intercept	10.10	0.24	< 0.001
Covariates	NDVI	0.013	0.0016	< 0.001
	Elevation	0.002	0.00001	< 0.001
	Elevation ²	0.000004	0.0000004	< 0.001
	Slope	-0.003	0.0008	< 0.001
Snow depth	1-20 cm	0.088	0.063	0.16
	21-40 cm	-0.380	0.103	< 0.001
	41-60 cm	-0.259	0.119	0.029
	> 60 cm	-0.653	0.199	< 0.01
Year	2005	0.582	0.0934	< 0.001
	2006	-0.559	0.100	< 0.001
	2007	-0.692	0.124	< 0.001
	2008	-0.958	0.178	< 0.001

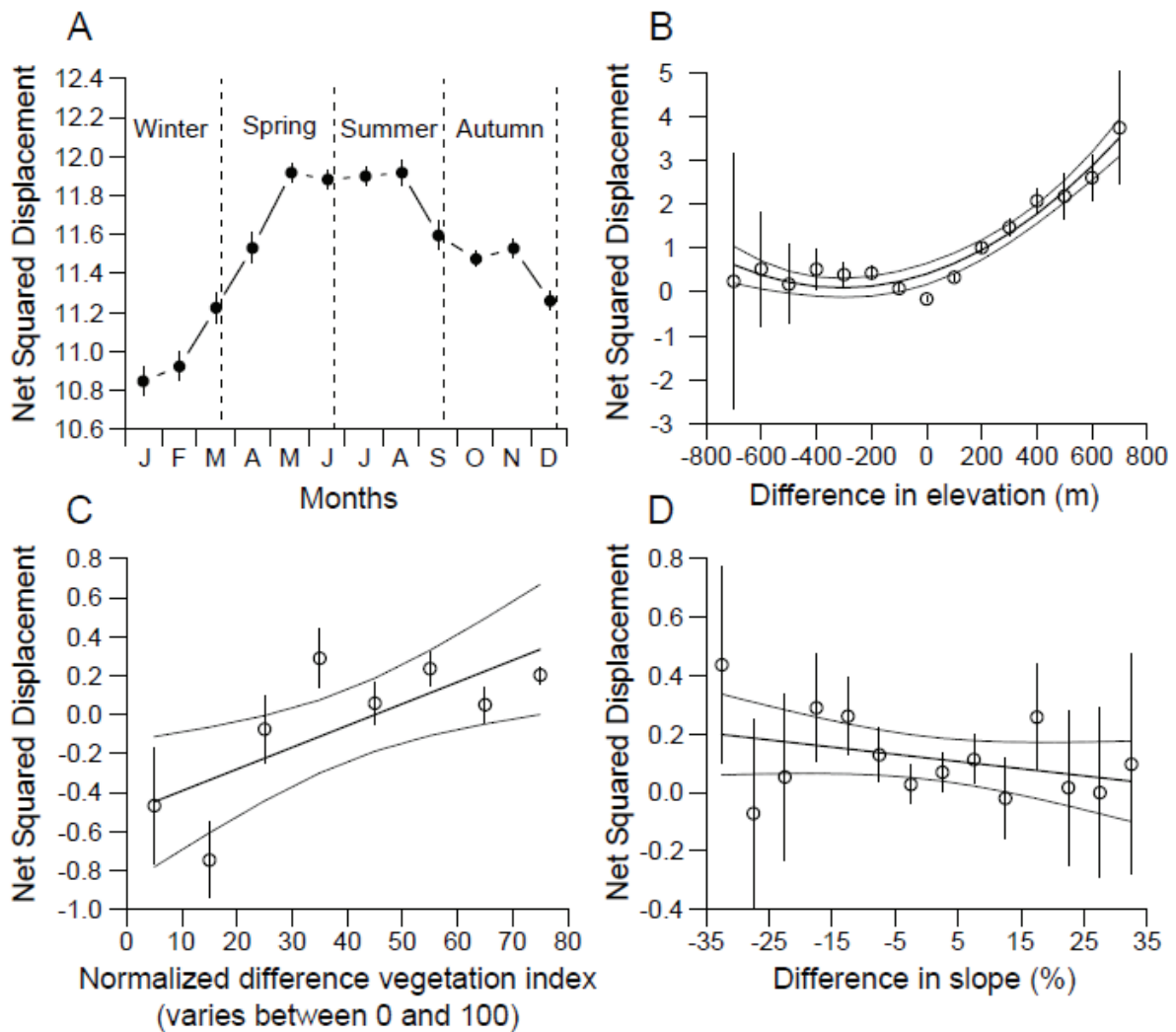


Figure 7: A) Mean time-specific variation in the net square displacement (NSD) of the 22 roe deer (*Capreolus capreolus*) monitored in the National Game and Wildlife Reserve of Les Bauges mountain range (Savoie, France) between 2004 and 2008 (dots represent the mean NSD value for each month and the thin vertical black lines represent their standard errors). B), C), and D) The relationship between the NSD of the 22 roe deer and the covariates included in the selected model: difference in elevation (m), normalized difference vegetation index (NDVI; variation from 0 to 100), and difference in slope (percent). The middle curve corresponds to the NSD values estimated by the selected model according to the residuals effect of the focal covariate, whereas upper and lower curves correspond to the 95%

confidence limits. The empty dots represent the mean NSD values and the thin vertical black lines represent their standard errors.

Likewise the positive relationships between NSD and elevation (Figure 7B) and between NSD and NDVI (Figure 7C) supported our hypothesis (Table 3), and indicated that long movements were oriented towards high elevation (range of elevation used by roe deer varied from 724 m to 1,825 m) mostly during the vegetation growth period when resource availability was highest. Finally, we found that NSD declined with slope, meaning that long movements potentially costly in energy were oriented away from areas with lower slope (Table 3; Figure 7D). Sex did not have any detectable influence on NSD. The value of temporal autocorrelation in successive locations was $\rho = 0.72$. When interpreting NSD pattern of each individual (Supporting Information S1) we found that for a total of 54 individual-years, 6 individuals migrated (11%) and 48 (89%) had movement patterns that matched a 3rd order habitat selection process.

Discussion

Consistent with our 1st expectation, roe deer movement patterns were associated with seasonal variation in environmental conditions. Movements were shorter during autumn and winter and longer during spring and summer when photosynthetic activities were highest. Roe deer were thus able to adjust their movements in response to seasonal constraints that influence the cost/benefit ratio associated with movements (Mysterud 1999, Ramanzin et al. 2007). During winter, roe deer moved shorter distances when snow depth was deeper than 20 cm. Roe deer thus reduced their movements when snow depth reached a critical level, likely because of increased energetic movement cost in deep snow, as previously reported for other large herbivores (Parker et al. 1984, Telfer and Kelsall 1984, Holand et al. 1998, Massé and

Coté 2013). Snow depth in highly seasonal environments plays a major role on spatial use by roe deer (Mysterud et al. 1997, Ramanzin et al. 2007) but also by other large herbivores (e.g., mule deer *Odocoileus hemionus*-Nicholson et al. 1997, white-tailed deer-Telfer and Kelsall 1984, Sabine et al. 2002, Massé and Coté 2013, and red deer-Bocci et al. 2010) and by carnivores (e.g., lynx *Lynx lynx*-Murray and Boutin 1991, and coyote *Canis latrans*-Crête and Larivière 2003) by influencing both resource availability and energetic cost of locomotion.

Moreover, our results demonstrated that the increase in winter home range size previously reported in roe deer inhabiting strongly seasonal environments (Ramanzin et al. 2007, Morellet et al. 2013) did not necessarily involve longer movements but could rather be obtained through increased frequency of short movements over a larger range (Cederlund 1982, Guillet et al. 1996). Such behavior might correspond to a general tactic of space use by roe deer inhabiting seasonal environments with snowy winters probably to maximize resource access while attempting to decrease the cost of locomotion. Indeed, Guillet et al. (1996) found that roe deer home range size increased during winter, whereas they tended to reduce their movements in severe snow conditions (Cederlund 1982, Ramanzin et al. 2007). Such a decrease in the activity pattern during the winter season is a common tactic for other large herbivores to reduce energy cost associated with severe winter conditions (e.g., moose-Cederlund 1989, and white-tailed deer-Beier 1990, Massé and Coté 2013). However, contrary to roe deer, moose and white-tailed deer also reduced their home range size during this period.

When NDVI increased roe deer movements became longer. Roe deer movements increased with NDVI in spring and summer probably because snow did not restrain movements any longer. Moreover, the availability of high quality food is higher in spring and summer than winter in mountainous environments. When food resources are abundant, ungulates tend to move less (Owen-Smith et al. 2010) and have smaller home ranges (Saïd et

al. 2005a, Morellet et al. 2013). Nevertheless roe deer behavioral responses to increased resource availability were likely to include drivers other than food resources and snow conditions. Roe deer mate in summer, when both sexes increase movements (Hewison et al. 1998). Males show increased daily activity during the rut period for territorial defense, which includes marking and patrolling behavior (Liberg et al. 1998) and a substantial proportion of females make breeding excursions outside their home range (Richard et al. 2012).

As we expected, roe deer moved towards areas of high elevation, where NDVI was high (Figure 7A). Because animals move to increase their access to high quality resources (Fryxell and Sinclair 1988, Albon and Langvatn 1992), in our study area roe deer likely moved toward higher elevations to search for high quality food. Indeed, above 1,400 m of elevation, the beech forest, of poor nutritional value for roe deer (Pellerin et al. 2010), is replaced by a mosaic of open pastures with maple, willow, or bilberry that are all highly preferred plants of roe deer (Duncan et al. 1998). Because moving is energetically costly, moving along an elevation gradient should be compensated by a better access to high quality resources. This interpretation is consistent with the forage-maturation hypothesis that herbivores migrate along a phenological gradient of plant development to maximize energy intake (Fryxell 1991, Albon and Langvatn 1992, Bischof et al. 2012).

As expected, we also found that roe deer avoided steeper slopes when moving long distances. The use of gentle slopes for long movements likely corresponds to a tactic of energy saving when moving between patches of various elevations (Cagnacci et al. 2011). We also found a strong year effect on NSD. Climatic factors (temperature, rainfall) acting on animal activity rather than on food resources might partly account for such yearly differences (Morellet et al. 2013). Moreover, annual variation in human disturbances (Hewison et al. 2001), population abundance (Cagnacci et al. 2011), and interactions with sympatric large

herbivores that compete with roe deer (Redjadj et al. 2014) could all account for observed yearly variation in roe deer movements.

Although moving or migrating along an elevation gradient has been commonly observed in large herbivores (e.g., roe deer-Mysterud 1999, Ramanzin et al. 2007, red deer-Mysterud et al. 2001, Bocci et al. 2010, Bischof et al. 2012, mountain goat *Oreamnos americanus*-Rice 2008, and mule deer-Nicholson et al. 1997), not all movements of roe deer between low and high elevation should be interpreted as seasonal migration (sensu Dingle and Drake 2007). The typical movement pattern of a migrant should be characterized by a movement away from the winter range in spring, with a stabilization in the summer range for an extended period of time, followed by a return to the point of origin in the autumn (Bunnefeld et al. 2011, Bischof et al. 2012). We found that very few roe deer stabilized their ranges at high elevation during summer (only 6 of 54 individual-years representing 11%). The low proportion of migrants we reported markedly contrasts with previous studies in highly seasonal environments, in which as much as 40 to 70% of roe deer were found to migrate between distinct seasonal home ranges (Mysterud 1999, Ramanzin et al. 2007). In most previous studies, roe deer movements have been interpreted as being a response to either variation in resource availability or cost/benefit ratio associated with movements (Cagnacci et al. 2011). Consequently, differences in the spatial distribution of seasonal resources are probably the main factor responsible for the variation we observed in space use. In our study area the presence of a steep slope associated with a large elevation gradient generated marked habitat heterogeneity at a small spatial scale. Consequently, roe deer were able to access a large diversity of resources by moving only short distances. Such small-scale movements contrast with the long distances travelled by deer in less heterogeneous landscapes where seasonal migration constitutes a response to variation in the spatial distribution of seasonal resources (Mysterud 1999, Mysterud et al. 2012). Such space use patterns thus correspond to

a 3rd order habitat selection process (sensu Johnson 1980) rather than to a seasonal migration process. Furthermore, avoiding competition with other herbivores is also a common explanation for ungulates moving from low to high elevation (Bocci et al. 2010). This avoidance was unlikely because the density of the focal hunted roe deer population was quite low and roe deer moving to high elevation have to compete with chamois and mouflon present in the NGWR (Redjadj et al. 2014).

Our study highlights how climatic conditions (in particular snow depth), spatiotemporal variation in resource availability, and topography all shaped roe deer movements in mountainous areas. Understanding how roe deer adjust their movements to track variation in resources is crucial for managers, especially in the current context of climate change, which is especially marked at high elevation (Lenoir et al. 2008). Moreover, different movement tactics seem to coexist among individuals and for a given individual among years (see Annex 1). To understand better the ecology of movements, future studies should take into account factors that influence mobility such as the presence of dependent offspring for females (Bongi et al. 2008), reproductive status (Liberg et al. 1998), population density (Cagnacci et al. 2011), and changes in home range quality among years (Pellerin et al. 2010). Finally, understanding the ultimate consequences of variable movement tactics on individual fitness is of prime importance (Gaillard et al. 2010) to understand better how different movement tactics can still coexist within and among species (Bischof et al. 2012).

Acknowledgements

We sincerely thank all the volunteers, students, and the officers from the ONCFS and Parc naturel régional du Massif des Bauges, for helping with the capture and marking of the animals, and for the recovery of collars. We are also grateful to Météo-France for providing us with the weather data. We would like to thank Mathieu Garel, Pascal Marchand, Antoine

Duparc, Martin-Hugues St-Laurent, Joseph Merritt, Lisa Shipley and 2 anonymous reviewers for their valuable comments on a previous draft of this manuscript. We acknowledge the financial support of the CNRS (JMG, CB, AL). This study was funded by the ONCFS.

Bilan

Cette étude nous a permis d'acquérir des nouvelles connaissances sur l'écologie spatiale du chevreuil en milieu de montagne. Nous avons pu mettre en évidence d'importantes variations de comportement d'utilisation de l'espace entre les individus mais aussi pour un même individu entre les différentes années de suivi. De plus, nous avons montré que les chevreuils adaptent leur comportement d'utilisation de l'espace en fonction des conditions environnementales spécifiques au milieu de montagne. Par exemple, ces derniers adaptent l'amplitude de leurs mouvements notamment en fonction des variations temporelles de qualité et de quantité des ressources alimentaires disponibles ainsi que des conditions d'enneigement et de la topographie.

Plusieurs études ont par le passé mis en évidence des variations de tactiques d'utilisation de l'espace par les grands herbivores (Godvik et al. 2009, Pellerin et al. 2010, Mabile et al. 2012). Ces études ont notamment permis d'établir le lien entre les variations spatiales et temporelles de disponibilité des ressources et les variations de patron d'utilisation des ressources entre les individus. Cependant, à notre connaissance peu d'études ont cherché à établir un lien entre les variations de patrons d'utilisation de l'espace et les variations spatiales des conditions environnementales, ce qui limite notre compréhension des mécanismes impliqués dans la relation entre la disponibilité et l'utilisation des ressources. C'est pourquoi, dans le prochain chapitre nous avons cherché à comparer les patrons d'utilisation de l'habitat de chevreuils évoluant dans trois sites d'étude avec des conditions environnementales variables et contrastées afin de mieux comprendre les mécanismes impliqués dans l'émergence d'une grande variété de patrons d'utilisation de l'habitat.

Chapitre 2 : Same habitat types but different use: evidence of context-dependent habitat selection in roe deer across populations.

Authors: William Gaudry, Jean-Michel Gaillard, Sonia Saïd, Christophe Bonenfant, Atle Mysterud, Nicolas Morellet, Maryline Pellerin, Clément Calenge. Same habitat types but different use: evidence of context-dependent habitat selection in roe deer across populations.

Article soumis pour publication dans une revue d'écologie de niveau international.



Photographie : Thierry Chevrier

Same habitat types but different use: evidence of context-dependent habitat selection in roe deer across populations.

Abstract

With the surge of GPS-technology, many studies have reported habitat selection and variation in either occurrence or strength of functional responses within populations in many different ecosystems. However, linking variations of space use by animals in different populations facing contrasted environmental conditions to site specific conditions has not yet been investigated, which currently limits our understanding of the mechanisms involved in habitat selection. We aimed to fill this gap by comparing within-home range habitat selection across 61 female roe deer (*Capreolus capreolus*) during their critical life history stage (spring-summer). These animals have been monitored in three study areas with highly different environmental conditions. Female roe deer markedly differed in habitat selection within their home range, both within and among populations. Females facing poor environmental conditions at Chizé and La Petite Pierre clearly displayed a functional response in habitat selection, whereas females at Trois-Fontaines with rich environmental conditions did not show any functional response. These results demonstrate that how different habitat types are used relative to their availability strongly varies in response to environmental conditions, so that accounting for variation in environmental conditions allows getting new insight about the mechanisms involved in functional responses of habitat use. Our findings suggest that a same habitat composition can lead to very different space use by individuals and thereby to different habitat selection processes, and warn against the reliability of

assessing the general value of a given habitat for individuals of a given species from a single localized study.

Keywords: Functional responses, trade-off, resource availability, limiting factor, *Capreolus capreolus*, Bayesian modeling.

Introduction

Habitat selection is a hierarchical process involving behavioral decisions made by an individual about what habitat it uses relative to those available at different spatial and temporal scales (Senft et al. 1987, Hall et al. 1997). Traditionally, resource selection studies have compared the use of a resource with its availability at a specific spatial (i.e. food item, resource patch, home range, geographic distribution, Johnson 1980) and temporal scale (i.e. second, day, week, month, year, lifetime, Bailey 1996), inferring a selection for or against a particular resource type when the use is not proportional to the availability (Aebischer et al. 1993, Manly et al. 2002). From the four main hierarchical orders of selection defined by Johnson (1980), two have received a particular attention. The landscape scale (2nd order) that consists of comparing home range composition to landscape composition and involves dispersal or seasonal migration processes, and the home range scale (3rd order) that consists of comparing the time spent in each habitat type within the home range to its composition and involves foraging and resting behaviors at the daily scale (Morris 1987).

At the home range scale, animals should match the relative use of different habitat types with their current vital needs according to the resources available in those habitat types (e.g. “foraging habitat” providing food vs. “cover habitat” providing protection against predators, Dussault et al. 2005b). Thus, animals are likely to face trade-offs, and habitat selection is the result of these trade-offs within their home range (Godvik et al. 2009, Mabile

et al. 2012). Moreover, the shape and the intensity of these trade-offs should vary in response to changes in the relative availability of habitats providing different essential resources (Myrsterud and Ims 1998, Osko et al. 2004, Hansen et al. 2009). Obviously, when one habitat type becomes very rare (or very abundant), there is no way to show any selection process. Such a change in the strength of habitat selection according to habitat availability corresponds to a functional response in habitat selection (Myrsterud and Ims 1998).

Empirical evidence indicates that the shape of functional responses varies among populations of large herbivores depending on the local trade-off situation (Hansen et al. 2009, Mabile et al. 2012). When animals face a food vs. cover trade-off, a decrease in the availability of foraging habitats should increase the strength of selection for these habitats at the expense of cover habitats, which leads to a negative functional response (Myrsterud and Ims, 1998, Godvik et al. 2009, Herfindal et al. 2009). For instance, red deer (*Cervus elaphus*) increased selection for pasture (forage habitat) at the expense of forest (cover habitat), when the availability of pasture decreased within red deer home ranges (Godvik et al. 2009). On the other hand, when animals face a quantity vs. quality trade-off, the value of a given habitat should increase with its availability, leading to a positive functional response (Hansen et al. 2009). For instance, reindeer increasingly selected for habitats with high quality forage at the expense of habitats with high biomass when the relative availability of habitats with high quality forage increases (Hansen et al. 2009).

The strength of functional response has also been reported to vary among populations facing contrasted levels of resource availability (Godvik et al. 2009, Mabile et al. 2012). Thus, Godvik et al. (2009) found that the strength of functional response differed across seasons between two red deer populations facing different levels of pasture and forest availability. During summer, the functional response was strongest in the study area characterized by high forest availability but poor pasture availability whereas the reversed

pattern was observed in spring as the functional response was stronger in the study area with high pasture availability. Thus interacting effects between season and landscape habitat composition might affect the trade-offs experienced by animals, generating differences in the strength of functional responses. Marked differences in functional responses might even occur between populations very close spatially (Mabille et al. 2012) or between individuals in a single population (Bonnot et al. 2015).

Such variations in the strength and the occurrence of functional responses among populations facing different environmental conditions indicate that the relationship between the use of a resource and its availability should be influenced by local environmental conditions (Godvick et al. 2009, Mabille et al. 2012). However, to our knowledge, no study has yet assessed the relationship between the environmental conditions encountered at the scale of a site and the resulting space use by animals of populations in these sites, while controlling for resource availability, which limits our understanding of the mechanisms involved in habitat selection. We aim to fill this gap by comparing within-home range habitat use among adult female roe deer (*Capreolus capreolus*) during the critical period of their life cycle (i.e. spring and summer, Gaillard et al. 2013) in three populations experiencing various and contrasted environmental conditions. Roe deer females provide an especially appropriate model to study habitat selection within individual home ranges because they are highly sedentary and display strong home range fidelity all their life along (Linnell and Andersen 1998, Pettorelli et al. 2003), while being highly selective at fine spatial scales (Pellerin et al. 2010, Morellet et al. 2011). Moreover, female roe deer are income breeders (sensu Jonsson 1997) that do not store any body reserve to meet the high energetic expenditures of maternal care (Andersen et al. 2000). Roe deer females should thus be especially sensitive to variation in resource availability during spring-summer, when energetic costs of late gestation-early lactation peak (Gaillard et al. 1997, Mauget et al. 1999). Thus, we hypothesized that habitat

selection of roe deer females should differ among populations in relation to marked differences of both environmental conditions and hence resource availability. We predicted that when facing favorable environmental conditions (i.e., no hunting pressure, each habitat types containing high levels of food availability) such as in Trois-Fontaines, females should not display any functional response in habitat selection. On the contrary, in poor environmental conditions (i.e., high hunting pressure or/and high variation in resource availability or/and quality among each habitat types) such as in Chizé and La Petite Pierre female roe deer should trade cover for food or forage quality for forage quantity, leading to functional responses in habitat selection. Moreover, we expect that female roe deer with similar proportion of each habitat types within their home range but under different environmental conditions should differ in their resource use. In good environmental conditions, the benefits of using a given favorable habitat should be independent of its availability, whereas in poor environmental conditions, the availability of a given favorable habitat should reach a certain threshold to be beneficial to be used (Mabille et al. 2012). Thus, in poor environmental conditions we expect the availability of a favorable habitat to display a threshold beyond which it should be increasingly selected.

Material and Methods

Study areas

Field work was carried out in three roe deer populations (Figure 8) in areas that markedly differ in terms of climate, soil composition, forest composition, and forest productivity. Moreover, these populations are subject to different management regimes. Roe deer are quite heavily hunted all the year long and live in sympatry with red deer in La Petite

Pierre, whereas they are not hunted and live in absence of red deer in Chizé and Trois-Fontaines.

Chizé

The Réserve Biologique Intégrale of Chizé, a 26.14 km² fenced forest is situated in western part of France (46°05'N, 0°25'W; 47 to 101 m a.s.l.). The climate is oceanic, characterized by mild winters (mean temperature in January of 5.5°C), hot dry summers (mean temperature in July of 20.5°C and total rainfall in July-August of 98.0 mm), and frequent summer droughts. The soils are shallow, stony and essentially calcareous under chalky soils in the northern part of the reserve and limestone soils or clay in the southern part (Lambertin 1992). The forest overstory is dominated by Oak (*Quercus sp.*) with rich coppices mainly dominated by hornbeam (*Carpinus betulus*) and maple (*Acer monspessulanum*, *Acer campestre*) in the northern part and a poorer coppice dominated by beech (*Fagus sylvatica*) in the southern part (Pettorelli et al. 2003). Productivity of the Chizé forest is low (long-term average of 3.77 m³ of wood produced/ha/year, Inventaire Forestier National), due partly to frequent summer droughts (Gaillard et al. 1996).

La Petite Pierre

The 26.74 km² forest of La Petite Pierre (hereafter LPP) is located in the Vosges mountains, in north-eastern France (48°58'N, 7°00'E; 300 to 400 m a.s.l.). Climate in LPP is continental, characterized by mild winters (mean daily temperature in January of 0.6°C) and cool summers (mean daily temperature in July of 18.4°C and total rainfall in July-August of 175.0 mm). This forest is composed of a mosaic of coniferous and deciduous species including beech, silver fir (*Abies alba*), Norway spruce (*Picea abies*), and Scots pine (*Pinus sylvestris*) (Hamann et al. 1997). The sandstone substrate produces acidic and poor soils

resulting in a vegetation with low diversity and a poorly productive forest (long-term average of 5.78 m³ of wood produced/ha/year, Inventaire Forestier National).

Trois-Fontaines

The Territoire d'Etude et d'Expérimentation of Trois-Fontaines (hereafter TF), a 13.60 km² fenced forest is situated in north-eastern part of France (48°43'N, 4°56'W; 130 to 230 m a.s.l.). Climate is continental with mild winters (mean daily temperature in January of 2.0°C) and hot but not dry summers (mean daily temperature in July of 19.0°C and total rainfall in July-August of 130.0 mm). Forest overstory is dominated by oak and beech with a rich coppice dominated by hornbeam. The soil is fertile and the forest highly productive as indicated by a long-term average of 5.92 m³ of wood produced/ha/ year (Inventaire Forestier National).

Following the hurricane that hit all the three study areas in December 1999, deep changes occurred in the forest landscape. A substantial proportion of trees fell down in all the sites (19% (4.97 km², mostly in the beech forest of the southern part at Chizé), 18% (4.80 km²) at LPP, and 29% (3.99 km²) at TF), which led to increase roe deer food availability (Widmer et al. 2004).

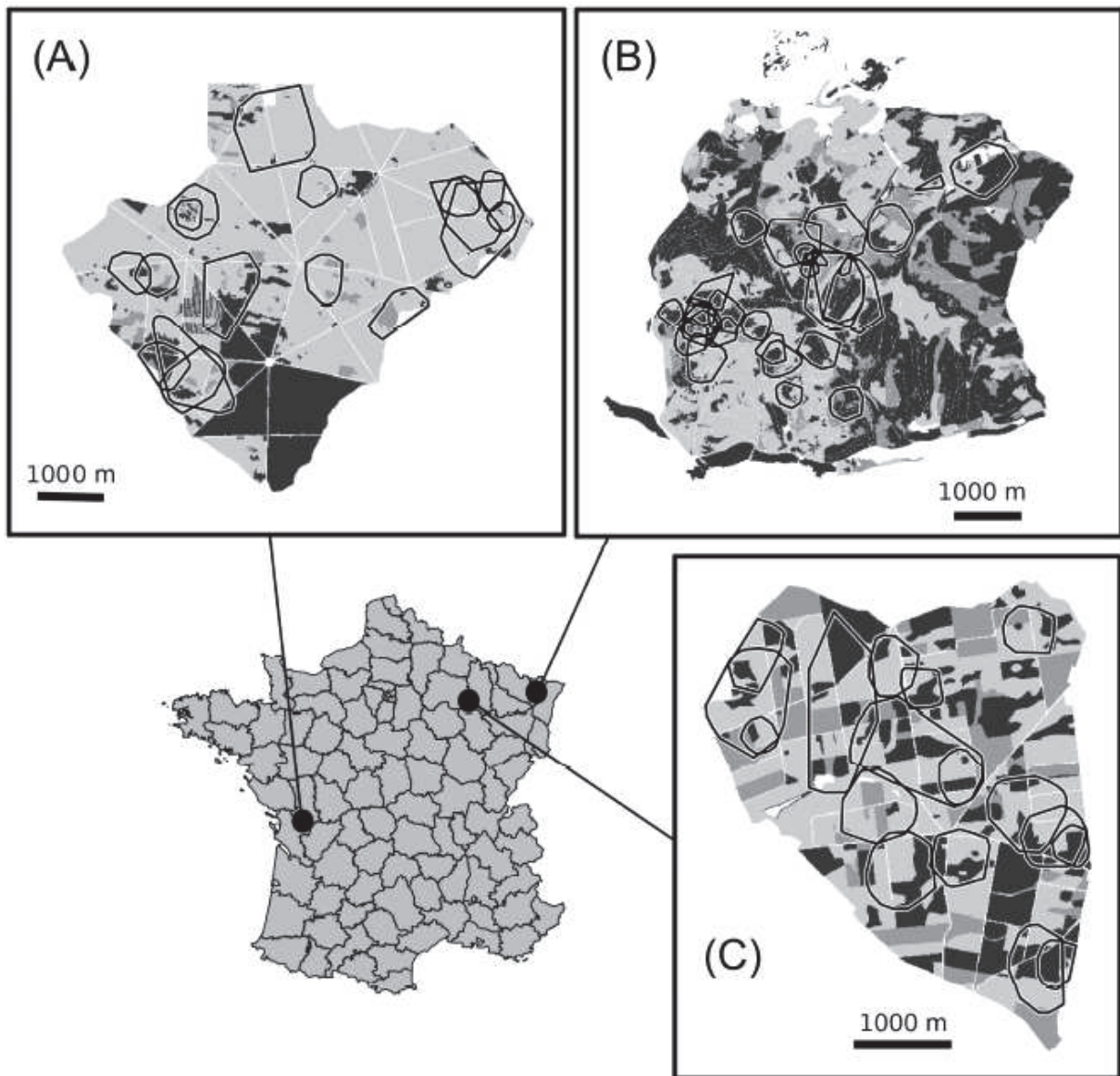


Figure 8: Maps of the three study areas with their location in France: (A) Chizé forest, (B) la Petite Pierre, (C) Trois-Fontaines. The home ranges of the female roe deer we monitored have been reported on the maps. Three habitat types were defined in each study area: coppice with standards (light grey), pole stage (normal grey), and shrubs (dark grey).

Roe deer data

From 2003 to 2008, roe deer females were caught using drive netting (CH and TF) or traps (LPP). We equipped only adult females (> 1 year of age) with Global Positioning System collars (GPS Lotek 3300 and 3300S) and released them on site. When possible, we recaptured females previously equipped with collars and replaced the GPS battery to monitor individuals for consecutive years. A total of 61 different females were equipped with GPS collars (17 in Chizé, 17 in TF and 27 in LPP). Collars were programmed to obtain a GPS fix every 4 hours between April (late gestation period) to August (rut period). We removed the first 8 days of monitoring because of behavioral alteration due to capture and handling (Morellet et al. 2009) and then retained only the locations having a positional dilution of precision (PDOP) lower than 5 (D'Eon and Delparte 2005). Finally, we worked on 98 individual-years (21 individuals in 2003, 5 individuals in 2004, 23 in 2006, 24 in 2007, and 25 in 2008; with 211.8 [SD=91.9] locations/individual/year).

Habitat types

For each study area, we used aerial photographs to identify homogeneous habitat patches (i.e. spatial polygons including a single habitat type). Then we recorded the forest developmental stage in these patches, and digitized them manually into a Geographic Information System (ArcGIS 10.2.2, ESRI 2014). The maps were rasterized with a resolution of 10x10 m. We first considered 4 habitat types based on forest development stages: grassland, shrub, pole stage, and coppice with standards. Forest developmental stages differed in terms of both available vegetation biomass and degree of forest openness (Table 4).

Table 4: Mean vegetation biomass (i.e. a proxy of forage quantity), occurrence of hornbeam (i.e. a proxy of forage quality) and forest openness estimated as the horizontal visibility at 25 meters from each parcel centroid (i.e. a proxy of protective cover) characterizing each habitat type in the three study areas located in France. CWS = coppice with standards.

	Chizé		La Petite Pierre		Trois-Fontaines		
	Forest openness	Quantity (g/m ²) Mean (SE)	Quality (% occurrence)	Quantity (g/m ²) Mean (SE)	Quality (% occurrence)	Quantity (g/m ²) Mean (SE)	Quality (% occurrence)
Shrub	> 50%	126.6 (78.0)	4.5	95.0 (435.2)	0.5	171.8 (351.3)	24.3
Pole stage	25% - 50%	114.4 (84.0)	10.8	95.9 (323.2)	0.3	85.1 (163.1)	45.5
CWS	< 25%	61.1 (56.9)	12.3	38.7 (252.5)	0.4	135.7 (399.4)	36.6

We did not consider the grassland because it only covered a small proportion of the home range of the roe deer we monitored (36 out of 61 home ranges did not include any grassland at all, and the remaining 25 home ranges only included an average of 4% of grassland [SD = 4.8%]). Thus, we removed the grassland from our vegetation maps and we focused on three habitat types (i.e. shrubs, pole stage, and coppice with standards hereafter CWS, Figure 8).

Estimation of forage quantity and quality

We estimated both forage quality and quantity in each habitat type (Table 4). We first calculated the mean dry biomass per habitat type (g/m^2), by sampling the number of plant contacts on a 25x25x165 cm structure and identified every plant species (Saïd et al. 2005b). Then, we used the hornbeam occurrence as a proxy of habitat quality during the period of maternal care. Hornbeam is widely distributed in the three study areas, is directly related to winter fawn body mass (Pettorelli et al. 2003), and provides the best single predictor of fawn survival (Pettorelli et al. 2005). At LPP, we used a systematic sampling design, with one sampling location set every 100 meters, across the forest in May–June in years 2004 and 2005 (1,994 sampling plots). At Chizé and TF we sampled biomass every 70 meters, in the home range of roe deer equipped with collars, corresponding to 930 and 462 sampling plots, respectively.

Selection ratios and marginality vectors

Habitat selection is usually studied by comparing habitat use (U) with habitat availability (A) (Johnson 1980). To compare A and U we can either focus on additive ($U = A + \text{effect}$) or multiplicative ($U = A \times \text{effect}$) effects (see e.g. Cleveland 1993, p. 52). When the

habitat includes several types, habitat selection is generally studied by working on multiplicative effects. Thus, the most common approach to study habitat selection with several habitat types relies on selection ratios (Manly et al. 2002, p.46). If a_h defines the proportion of the habitat h available to an individual and u_h defines the proportion of time that the individual spends in this habitat type, then the selection ratio characterizing this habitat for this individual is calculated with $w_h = u_h/a_h$. The use of these selection ratios is based on a strong theoretical background: under some conditions, they may be proved to be proportional to the probability of selection of a resource unit (e.g. a pixel) characterized by the habitat h . In practice, however, this ratio is generally compared to 1 to determine whether the individual exhibits a preference ($w_h > 1$) or an avoidance ($w_h < 1$) of the habitat type h (e.g. Manly et al. 2002, p. 54).

It thus follows that the habitat h covering 0.1% of an individual home range, in which this individual spends 1% of its time, has the same selection ratio as the habitat h' covering 7% of its home range, where the individual spends 70% of its time. However (i) nothing ensures that if the habitat h would have covered 7% of the home range, the preference would have been the same (although this is an implicit assumption when we compare the selection ratios to 1), and (ii) if any other habitat h'' covers >10% of the home range, habitat selection measured by the selection ratio should necessarily be smaller (because habitat use cannot exceed 100%). Thus, habitat selection measured by selection ratios will typically overemphasize the importance of rare habitat types.

Although this multiplicative model of habitat selection has already proved very useful in many contexts (Manly et al. 2002), it may also be of interest to consider additive effects. The habitat type covering 50% of the home range where an individual spends 90% of its time is likely to be more influential on its fitness than the habitat type covering 0.1% of the home range where this individual only spends 1% of its time. Therefore, we considered the

marginality rather than selection ratios as a metric for habitat selection. Marginality has often been used to measure habitat selection on an additive scale (e.g. Hirzel et al. 2002, Calenge et al. 2005, Darmon et al. 2012).

The proportion of a given habitat type defines one dimension in the ecological space. The home range of a given roe deer corresponds to the cumulative proportion for each habitat type present in this range, so that every home range is characterized by a point in this multidimensional space. This point describes what is available in terms of habitat types to this individual. Note that because the sum of these proportions is 1, this cloud of “available points” is located in a two-dimensional triangular space (hereafter named “ecological triangle”) when three habitat types are considered, as it is the case in this study. This ecological triangle is embedded within the ecological space defined by the three habitat types (see Figure 9A). The plot of this triangle, named ternary plot (Greenacre 2007, p. 12), is therefore an exact representation of the ecological space. Similarly, the respective time spent by the individual roe deer in the three habitat types of interest defines a point in the ecological triangle (Figure 9B). The vector connecting the conditions available to a given roe deer to the conditions used by this individual is the marginality vector; its length is a measure of the strength of habitat selection and its orientation indicates which habitat types are actually preferred or avoided by a given individual.

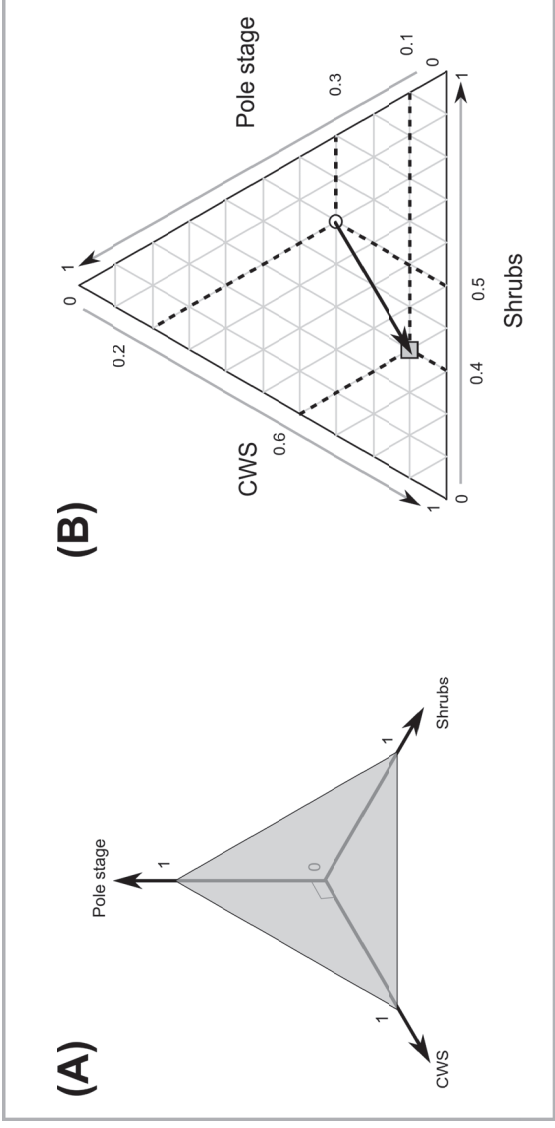


Figure 9: Visualization of the marginality vectors in the ecological space defined by three habitat types. (A) Each habitat type defines a dimension in the ecological space. Every habitat composition (whether habitat use or availability) corresponds to a vector of three proportions. This vector defines a point in the ecological space. However, because the cumulative proportions of the three habitat types sum to 1, the possible points are consistently located in a two-dimensional triangular subspace, called ecological triangle, in the text (grey triangle). (B) Therefore, it is possible to plot every possible habitat composition on this ecological triangle. This ternary plot is an exact representation of the ecological triangle. For illustration, we represented a female roe deer with a home range covered with 50% of shrubs, 30% of pole stage and 20% of coppice with standards (CWS), which spends 40% of its time in the shrubs, 10% in the pole stage and 60% in the CWS. The arrow connecting the available point (white circle) to the used point (grey square) is the marginality vector of the roe deer female.

Bayesian model of habitat use

We focused on third-order habitat selection by female roe deer, i.e. on the distribution of the locations of an individual within its home range. Thus, we considered the home range habitat composition as a fixed and known parameter, and we wanted to predict how an individual distributes its locations within the available environmental context in the three study areas. We therefore fitted a Bayesian model of the habitat use by the roe deer to study the differences of habitat selection among the three areas based on the marginality vectors. Indeed, once we have a reliable model to predict the probability distribution of habitat use as a function of the available habitat types, it is straightforward to use this model to predict the probability distribution of the marginality because (i) the environment available to an individual (i.e. its home range) is assumed to be known and constant, and (ii) the marginality on a particular direction is simply calculated by subtracting this constant habitat availability from the predicted habitat use.

We modeled the use of each habitat type as a function of the whole environmental context available in a roe deer home range using a Bayesian approach. Formally, we fitted the following model:

$$\begin{aligned}
 n_{s,i} &\sim M(N_{s,i}, p_{s,i}) \\
 \log\left(\frac{p_{s,i,h}}{p_{s,i,3}}\right) &= f_h(d_{s,i,1}, d_{s,i,2}) + \varepsilon_{s,i,h} \\
 \varepsilon_{s,i,h} &\sim N(0, \sigma^2)
 \end{aligned}
 \tag{1}$$

The vector containing the numbers $\mathbf{n}_{s,i} = \{n_{s,i,h}\}_{h=1}^3$ of relocations of the individual i from the site s in the three habitat types h is assumed to be the realization of a multinomial distribution parameterized by the total number of relocations $N_{s,i}$ of the individual i of the site s and by the vector of probabilities of use of the three habitat types $p_{s,i} = \{p_{s,i,h}\}_{h=1}^3$. We modeled

the multinomial logit of the probability of use, i.e. the log of the ratio between the probability of use of a given habitat h by the individual i of the site s_i and the probability of use of a reference habitat type (here taken to be the coppice with standards, $h=3$). We assumed that the mean multinomial logit of the probability of use of the habitat h was a function f_h of the proportions $d_{s,i,h}$ of shrubs ($h=1$) and pole stage ($h=2$) available in the home range – which implicitly accounts for the availability of the coppice with standards (as the three proportions $d_{s,i,h}$ sum to 1 for a given individual). Note that there was a temporal autocorrelation between successive locations because of the short time lag among successive locations (mean Schoeners' ratio: 0.5, SD = 0.3; Swihart and Slade 1985), which could have resulted into an underestimation of the expected variance for the multinomial distribution. We therefore accounted for this autocorrelation by adding a normal over-dispersion residual $\varepsilon_{s,i,h}$ to the model f_h .

The use of a habitat type is not only affected by its availability, but also by the availability of the other habitat types: we assume that the whole environmental context affects the selection by animals. We considered two alternative models f_1 and f_2 for the mean multinomial logit of the probability of use. The model f_1 supposed that habitat selection was the same in all sites, i.e. the multinomial logit of the probability of the habitat h (with $h=1, 2$) was modelled as a linear combination of the available proportions of habitat types with coefficients ($a_{0,h}, a_{1,h}, a_{2,h}$) identical across all sites s :

$$f_{1h}(d_{s,i,1}, d_{s,i,2}) = a_{0,h} + a_{1,h}d_{s,i,1} + a_{2,h}d_{s,i,2}$$

The model f_2 assumes that habitat selection was different among the three study areas, i.e. the multinomial logit of the probability of the habitat h (with $h=1, 2$) was modelled as a linear combination of the available proportions of habitat types with coefficients ($a_{0,h,s}, a_{1,h,s}, a_{2,h,s}$) varying among areas:

$$f_{2h}(d_{s,i,1}, d_{s,i,2}) = a_{0,h,s} + a_{1,h,s}d_{s,i,1} + a_{2,h,s}d_{s,i,2}$$

We defined non-informative prior distributions for all the parameters. The parameters $a = (a_{0,h}, a_{1,h}, a_{2,h}, a_{0,h,s}, a_{1,h,s}, a_{2,h,s})$ involved in the functions f_1 and f_2 were assumed to be normally distributed *a priori*, and the variance of the over-dispersion residuals was uniformly distributed *a priori*:

$$a \sim N(0, 1000)$$
$$\sigma^2 \sim U(0, 100)$$

We fitted this model with a Monte Carlo Markov Chain (MCMC), using the program JAGS (Plummer 2003). We built 3 chains of 1,020,000 iterations each (we removed the first 20,000 iterations as a burn-in sample), and we thinned these chains by keeping one sample every 50 iterations. We used the deviance information criterion (DIC; Spiegelhalter et al. 2002) to compare f_1 and f_2 and selected the most parsimonious model.

We checked the convergence of the MCMC chains both visually and using the diagnostic of Gelman and Rubin (1992). These diagnostics did not reveal any problem of convergence of the MCMC. We examined the fit of the model using the approach recommended by Gelman and Meng (1996). For every value θ^r of the vector of parameters sampled by MCMC, we simulated a hypothetical replication of the dataset using equation (1), i.e. we simulated a number of locations in each habitat type for each monitored individual. Therefore, for each animal and each habitat type, we simulated 1,000,000 values of the number of locations that could have been observed if this model was true. We then compared the observed number of relocations of each roe deer in each habitat type with the statistical distribution for this number expected under our model (by checking that the observed number falls within the limits of the 95% credible interval derived from this distribution). We found that 99.5% of the 95% credible intervals calculated on these simulated distributions contained the observed number of locations indicating that the fit was correct. Moreover, the examination of the residuals did not highlight any lack of fit of the model.

Comparison of habitat selection between study areas

We used the Bayesian model described in the previous section to compare habitat selection among the three areas. We used this model to study the posterior distribution of the marginality vectors predicted by the model for various available home ranges in the ecological triangle. More precisely, for visualization purpose, we considered 8 roe deer chosen for being “representative” of the environmental context occurring in each site. To select these “representative” roe deer in a given area, we built a $K_s \times K_s$ matrix (where K_s is the number of individuals monitored in site s) containing, at the intersection of the row i and of the column j , the Euclidean distance measured on the ecological triangle between the available conditions experienced by roe deer i and j . We then built a hierarchical classification of these animals based on this distance matrix (using the Ward's minimum variance method; Ward 1963), and we cut this tree into 8 groups (we chose 8 groups based on a visual exploration which showed that this number of group allowed to illustrate all roe deer selection pattern in the 3 sites). We then randomly sampled one roe deer in each group, and we displayed the posterior distribution of the mean marginality for each individual.

To estimate this posterior distribution for a given individual, we calculated the predicted mean multinomial logit of the probability to use each habitat type from its availability for this individual using equation (1), for the value r of the parameter vector $\theta^r = (\sigma^r, a_{0,h,s}^r, a_{1,h,s}^r, a_{2,h,s}^r)$ sampled by the MCMC. Thus, for a given value of θ^r , it was possible to calculate a predicted vector of habitat use $\hat{p}_{s,i}^r = (\hat{p}_{s,i,h}^r)_{h=1}^3$. We plotted the distribution of predicted vectors of habitat use on the ecological triangle for each representative individual to visualize the posterior distribution of the marginality.

Finally, for every pair of study areas and every possible habitat types, we used the model to calculate the posterior distributions of the log-ratios:

$$\log\left(\frac{P_{s_1,h}}{P_{s_2,h}}\right)$$

For a given habitat type and for a given home range composition, this log-ratio is equal to zero when its use is identical in both study areas s_1 and s_2 . It is greater than zero when the use of the habitat type is greater in s_1 , and lower than zero when the use of the habitat type is greater in s_2 . For every possible home range composition, we estimated the posterior distribution of this ratio (using the same approach used for the estimation of the posterior distribution of the marginality), and calculated the 95% credible interval of this ratio. We could therefore identify the available conditions leading to a greater use of a given habitat type in a given site than in another.

All analyses were carried out using the R software. We packed the data and R code used for the analysis in the R package “roedeer3sites”, provided as supplementary material. This package can be installed by typing at the command prompt:

```
install.packages("roedeer3sites_1.0.tar.gz", repos=NULL,  
type="source"). Note that the help page describing the package, accessed by typing  
help("roedeer3sites-package") at the R command prompt, describes in detail how  
to reproduce the results presented in this paper.
```

Results

We found large variation in forage quality and quantity among habitat types but also among the three populations (Table 4). At Chizé forage quality and quantity were inversely related. The shrub provided high amount of poor quality forage, whereas CWS provided lower amount of very high quality forage. Roe deer at Chizé should thus trade quantity for quality forage. At LPP, forage quality remains low and similar among habitat types, but forage quantity was highest in shrubs and in pole stage than in CWS. Roe deer at LPP should

thus select for shrubs and pole stage. In TF all habitat types had high amount of high quality forage. In this un hunted population, Roe deer should thus not be highly selective.

As we expected, roe deer habitat selection patterns markedly differed among the three roe deer populations (Figure 10).

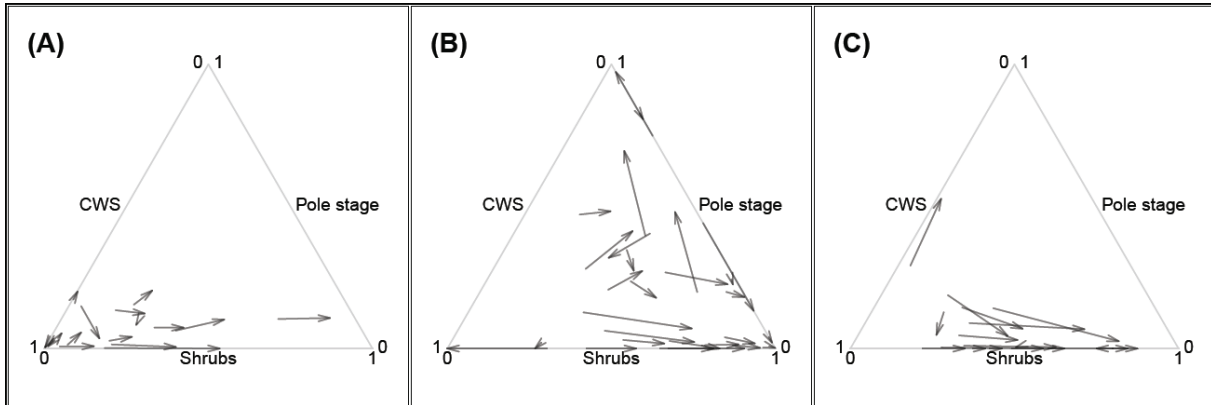


Figure 10: Ternary plots showing the marginality vectors of the roe deer females monitored at Chizé (A), La Petite Pierre (B) and Trois-Fontaines (C).

The model $f2$ assuming that habitat selection was different among the three study areas provided a much better fit than the model $f1$ which assumes no difference in habitat selection among the three study areas (difference of DIC = 12, SE = 5). We then used this model to predict the average habitat use by the roe deer (posterior distribution of the median of the vector $\mathbf{p}_{s,i} = (p_{s,i,h})_{h=1}^3$) for various possible home range compositions in the 3 sites (Figure 11).

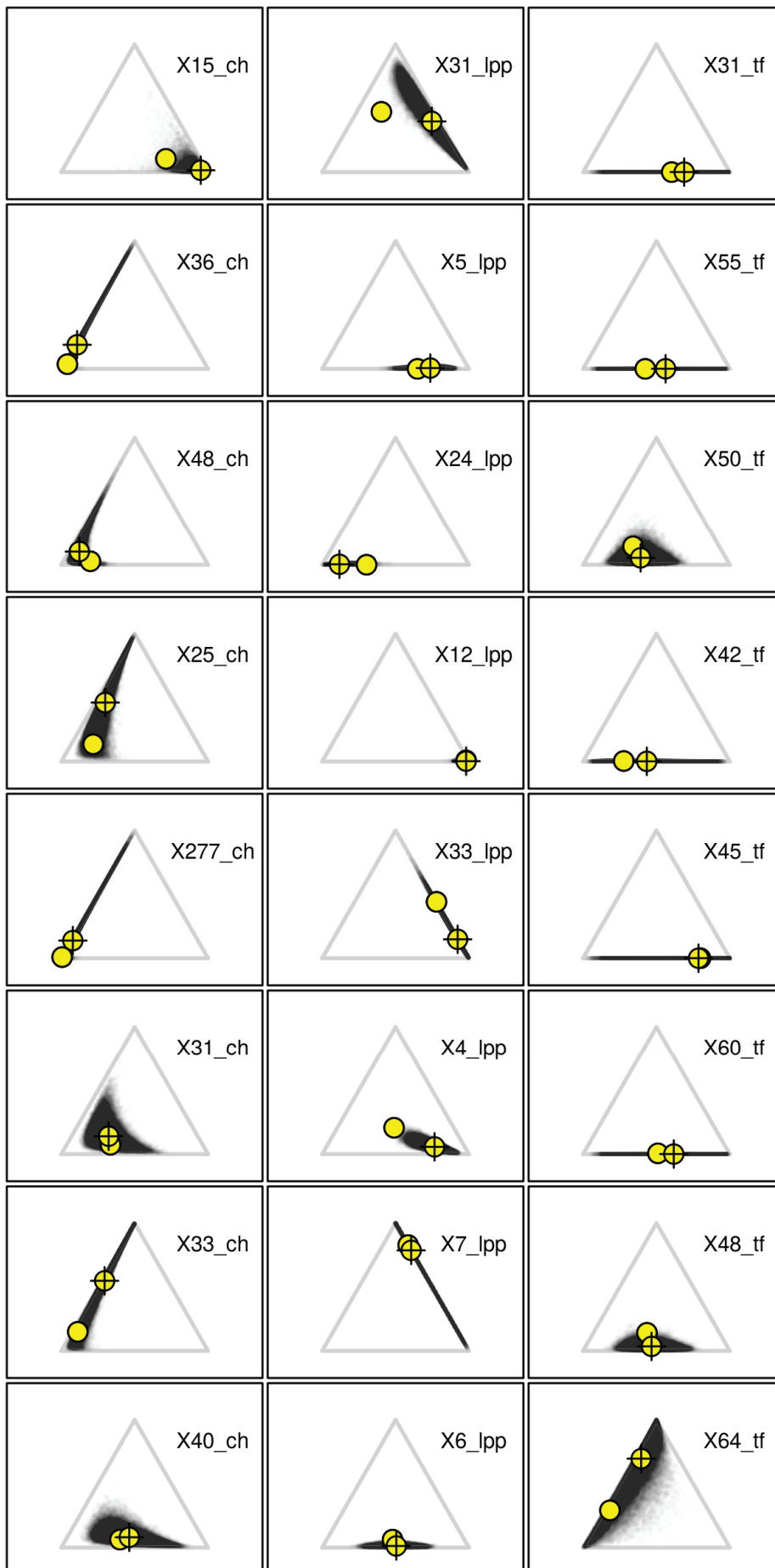


Figure 11: Predicted posterior distribution of the marginality in the ecological triangle for 8 roe deer females selected to be “representative” of the available environmental context experienced in each study area. The left column corresponds to females monitored at Chizé (animal name ending in “_ch”), the central column corresponds to females monitored at la Petite Pierre (animal name ending in “_lpp”), and the right column corresponds to females monitored at Trois-Fontaines (animal name ending in “_tf”). For every possible available home range, we predicted the posterior distribution of the probability of use by calculating, for each vector of parameters sampled by the MCMC, the corresponding predicted vector of proportions of habitat use (each prediction corresponding to a sampled vector of parameter is represented by a translucent grey dot on this plot). For each animal, the distribution of the dots on the ecological triangle represents the distribution of habitat use. The empty circle represents the available habitat within the home range, and the circle with a cross represents the mean of the distribution of habitat use (i.e. mean marginality).

We compared these predictions to the observed vectors of marginality (Figure 10). At Chizé and LPP, the selection of shrubs changed in relation to their availability, which indicated a functional response in habitat selection. Under an availability threshold, the shrubs were avoided (i.e. used less than available, as illustrated by individual X48_ch at Chizé and X24_lpp at LPP), whereas above this availability threshold, roe deer strongly selected for this habitat type (as illustrated by individual X15_ch at Chizé or X4_lpp at LPP). This shift in selection of shrubs clearly occurred on the plot of observed marginality vectors in Chizé (Figure 10A) and LPP (Figure 10B). Likewise, roe deer at LPP avoided the pole stage when this habitat type was rare (i.e. about <50% of cover) within home ranges. However, when the availability of pole stage increased, a diverse array of selection intensity occurred (see observed marginality vectors on Figure 10B), leading to large uncertainty in the expected

strength of selection (as illustrated by individual X31_lpp on Figure 11). At Chizé, there was no detectable selection for pole stage: the posterior distribution of the marginality vectors was characterized by a large uncertainty (as illustrated by individuals X33_ch and X277_ch). Roe deer at TF strongly avoided pole stage when this habitat type was available (as illustrated by individuals X48_tf and X50_tf), but no clear pattern of selection occurred for the two other habitat types. Shrubs were neither selected nor avoided at TF (as indicated by the large uncertainty of the predicted marginality vectors, illustrated by individuals X31_tf and X42_tf on Figure 11). The examination of the observed marginality vectors (Figure 10) revealed that three roe deer were characterized by a home range composition that markedly differed from that of other individuals. Thus, shrubs were highly abundant (66% of cover) in the individual X15_ch's home range at Chizé, shrubs were rare (30% of cover) in the individual X24_lpp's home range at LPP, and pole stand was highly abundant (28% of cover) but shrubs rare (4% of cover) in the individual X64_tf's home range at TF. We checked that these specificities did not influence the results at a large extent by fitting models after having removed these three individuals. We then compared visually the posterior distribution of the parameters of our model (see the help page of the dataset "coefficientsModel2" in the package "roedeer3sites" provided as supplementary material to reproduce this comparison).

To assess the between-study area differences in selection of the different habitat types across their availability, we calculated the log-ratios between the expected use in two areas, and calculated the probabilities that this log-ratio was greater than 0 (Figure 11).

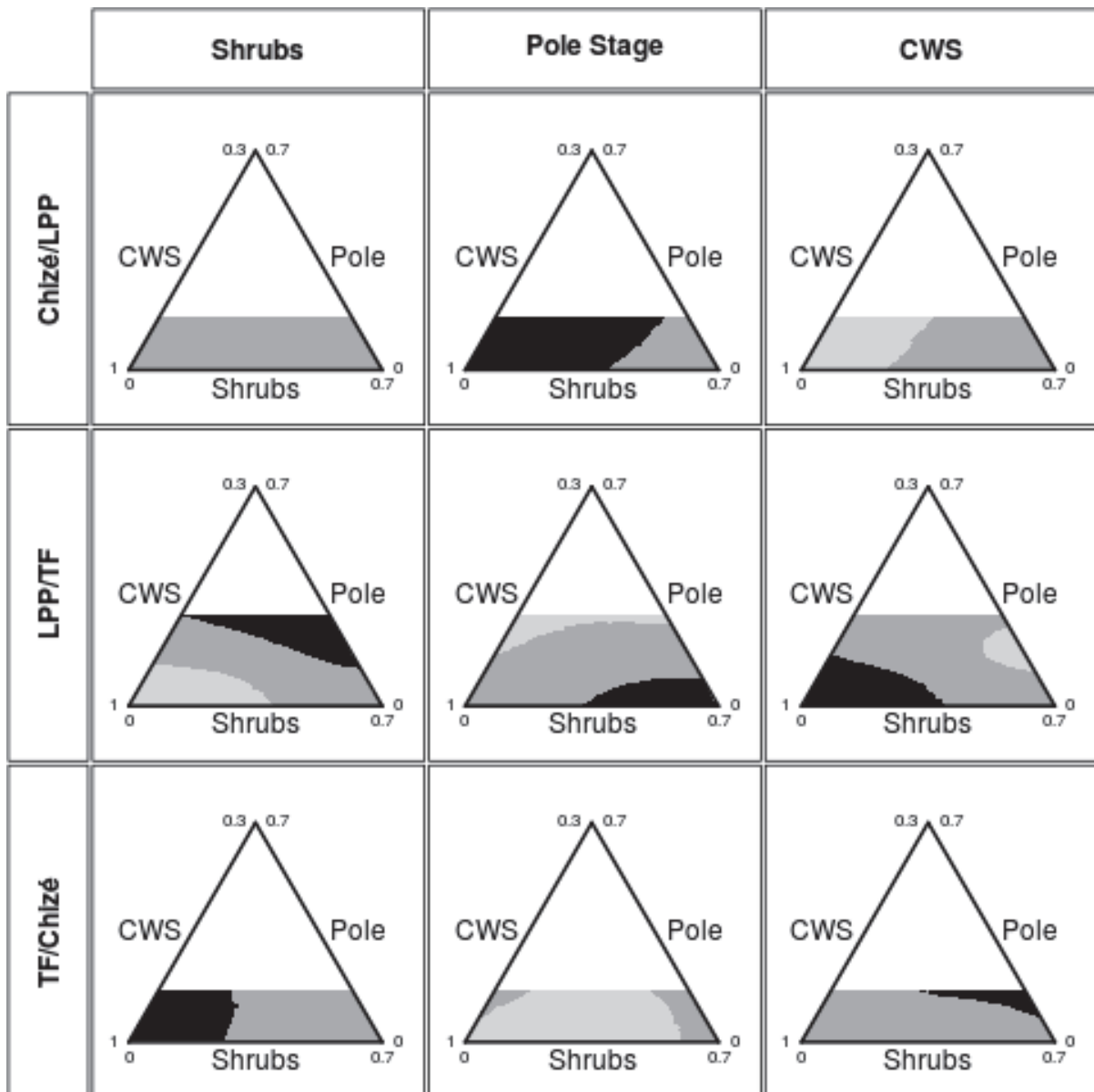


Figure 12: A quantification of differences in selection of the same habitat type by roe deer females across sites in France. Comparison of the use of each habitat type (in column) by female roe deer in each possible pair of study areas (rows; LPP = la Petite Pierre; TF = Trois-Fontaines). For a given pair of areas A/B and a habitat type H, and for every possible home range in the ecological triangle, we fitted Bayesian models to calculate the probability that the log-ratio $\log(p_{A,H} / p_{B,H})$ was greater than 0, with $p_{A,H}$ (resp. $p_{B,H}$) the probability of using the habitat H in the site A (resp. B). Light grey areas correspond to home ranges where this probability is lower than 5% (indicating that the habitat is more intensively used in the

site B used in the denominator of the log-ratio), whereas black areas correspond to cases where this probability is greater than 95% (indicating that the habitat is more intensively used in the site A used in the numerator of the log-ratio). Note that for each pair of sites A/B, we calculated this probability only for home range compositions that were possibly available in both study areas A and B (which explains why we did not calculate this probability over the whole ecological triangle).

As predicted, the use of a habitat type did not only depend on habitat availability but also on site, i.e. the environmental conditions. Indeed, we found large variation in space use among individuals sharing similar home range types in the three populations with contrasted environmental conditions. Consistent with our previous results, no difference occurred in shrub selection between Chizé and LPP, i.e., selection was independently of the environmental context. There was, however, a marked difference between TF and the two other areas. Shrubs were more strongly selected when they were rare in TF compared to Chizé and LPP. Inversely, shrubs were more strongly selected when they were highly available in Chizé and LPP compared to TF. On the other hand, there was no evidence of different selection of pole stage between LPP and TF, but roe deer avoided pole stage more strongly when it was available at TF and LPP than at Chizé.

Discussion

Characterising habitat selection and variation in functional response in habitat use of large mammals is becoming increasingly common with the recent surge in GPS-technology (Godvik et al. 2009, Mabille et al. 2012, Van Beest et al. 2015). Most studies report site-specific patterns of selection for given habitat types, and to determine whether inferences hold across sites and how this relate to quantifiable habitat variables such as forage quantity and

quality is an important issue. We found that roe deer females markedly differed in habitat use both within and among populations facing various environmental conditions. In the poor overall environmental conditions (Chizé and LPP) roe deer females clearly displayed a functional response in habitat selection, whereas they did not display any functional response in rich environmental conditions (TF). Such site-specific variation in the occurrence of functional response has also been reported for moose (*Alces alces*) (Mabille et al. 2012). However accounting for variation in environmental conditions provided important insight on the mechanism underlying the occurrence of functional response. Indeed our findings demonstrate that the way different habitat types are used relative to their availability strongly varies according to the quality of environmental conditions.

At Chizé and LPP, roe deer avoided shrubs when they were rare in the home range, but selected for them when they covered more than 20% of their home range. However, the trade-offs generating these functional responses differed between these two study areas. At Chizé, shrubs provided the largest biomass and CWS stand the highest quality (Table 4), leading roe deer to face with a trade-off between forage quality and quantity. Consequently, the functional response we observed at Chizé reflects the compromise to get enough energy to fulfil their need during the critical period of high energetic requirement. Increasing selection for the habitat offering the highest amount of forage at a cost of a reduced use of the habitat including the best forage quality has already been reported in large herbivores facing poor environmental conditions (Hansen et al. 2009, Van Beest et al. 2010). Hansen et al. (2009) thus reported that in poor quality areas, female reindeer select more intensively productive habitats with high biomass and plant cover than did reindeer in areas with higher availability of high quality forage. However, the outcome of such behavior is surprising for an income breeder like roe deer that highly depends on forage quality during the spring-summer period, which is the critical period of high energetic requirement (Mauget et al. 1999). Thus, we can

expect that trading quality for quantity should have negative consequences on roe deer fitness at Chizé. Indeed, Pettorelli et al. (2005) demonstrated that in Chizé females with low quality vegetation in their home range lost their fawns at a much larger extent than other females. Additionally, roe deer females at Chizé experience hot and dry spring-summings, which affect negatively forage availability and quality (Pellerin et al. 2010). Here again, the balance between forage quality and quantity as experienced by female roe deer during the spring-summer period might be an adaptation to maximize energy intake, when energetic costs of late gestation-early lactation peak (Mauget et al. 1999). Such adaptations are common in large herbivores in which females are generally responsive to offspring needs during spring-summer (Dussault et al. 2005b, Godvik et al. 2009, Mabelle et al. 2012). Indeed, this is especially the case for this income breeder that allocates a large part of its energy to late gestation and lactation during spring.

On the other hand, at LPP, shrubs offer both the highest vegetation biomass and the best protective cover, whereas the availability of high quality food resource remains low and similar among the three habitat types (Table 4). Consequently, roe deer females at LPP do not need to trade-off between spatially segregated resources. Contrary to Chizé, in LPP we were not able to relate this functional response to a measurable food vs. cover trade-off, nor to a quality vs. quantity trade-off. As suggested by Mabelle et al. (2012), this may be because roe deer displayed a functional response in reaction to trade-offs occurring at finer spatial scales (e.g., the patch scale, Hansen et al. 2009). Moreover, contrary to roe deer at Chizé, roe deer at LPP lives in sympatry with red deer, which generates higher level of interspecific competition through competition for food (Richard et al. 2010). Thus, the outcome of interspecific competition may provide another explanation to observed patterns. When selecting the habitat with the highest food biomass (i.e. shrubs and pole stage), roe deer females might try to decrease the competition for food resources with red deer (Richard et al. 2010) while

benefiting from cover to protect them from hunters (Bjørneraas et al. 2012, Uzal et al. 2013). Such selection for habitat offering cover in areas where animals are heavily harvested is a common tactic allowing individuals to protect themselves from hunters (Herfindal et al. 2009, Bjørneraas et al. 2012, Lone et al. 2015). Thus, when availability of shrubs decreases under 20 % roe deer tend to increase selection for CWS providing poor cover and less vegetation biomass. Such a use of habitat is surprising considering the importance of habitat offering protective cover in harvested areas (Herfindal et al. 2009, Uzal et al. 2013, Lone et al. 2015). Selection for CWS when availability of shrub is too low could involve either increased costs of searching for shrub patches (Bjørneraas et al. 2012) or resource depletion when good habitat patches are too rare (Van Beest et al. 2010). Moreover, stronger selection for highly available habitat irrespective of its forage value has already been reported in large herbivores (Herfindal et al. 2009, Bjørneraas et al. 2012). This would mean that not only foraging conditions are important for roe deer in LPP but also habitat availability as animals are probably able to specialize in the use of highly available resources (Herfindal et al. 2009, Bjørneraas et al. 2012, Mabelle et al. 2012).

Unlike in Chizé and LPP, roe deer females at TF did not select strongly shrubs but displayed large individual variation in shrub selection. Roe deer at TF have no large predator, are not subjected to hunting pressure and benefit from abundant resources of high quality. As a consequence, habitat selection should mainly be driven by spatial variation in forage availability. However, we found that roe deer females at TF had an easy access to high amount of high quality forage in all habitat types (Table 4). Thus, good environmental conditions experienced by females at TF may account for both the limited selective use of habitat and the high among-individual variation in habitat use. Under favorable conditions, individuals are expected to be less selective (Osko et al. 2004, Godvik et al. 2009, Mabelle et al. 2012) and their habitat use should mostly depend on resource availability, which promotes

a larger diversity of tactics in habitat use among individuals compared to roe deer living in poorer environmental conditions such as in Chizé and LPP (Mabille et al. 2012, Hansen et al. 2009). Thus we here demonstrated that in poor environmental conditions, individuals are constrained to a few suitable tactics promoting a functional response, whereas in good environmental conditions with no major limiting factors, animals are less constrained by resource availability, which allows a higher diversity of space use tactics among individuals to show up.

Past studies have reported that large herbivores use habitat types according to changes in resource availability (Godvik et al. 2009, Mabille et al. 2012). Our study allowed going one step further by comparing habitat use among individuals sharing similar home range composition in three populations facing various and contrasted environmental conditions. Additionally, evaluation of forage quality and quantity in each habitat types gave us the opportunity to better understand roe deer space use pattern variations among populations. We demonstrated that female roe deer adjust selection for a given habitat type in function of the general environmental context. Independently of CWS or shrub availability, the pole stage was used more intensively at Chizé than at TF or LPP. Roe deer at Chizé were constrained by poor availability of high quality forage so they used pole stage more intensively, probably because it offers intermediate level of forage quality and quantity. Females at LPP are subject to hunting, which might not allow them to use the pole stage as much as in Chizé because pole stage offers less protection from hunters than shrubs. Lastly, at TF, roe deer did not use pole stage as much as at Chizé probably because it was the habitat offering the poorest forage biomass in this study area. Additionally, when CWS was highly available and shrubs were rare, shrubs were more strongly used at TF than at Chizé or LPP, whereas when shrub availability increased and CWS availability decreased, the use of shrubs became more important at Chizé and LPP than at TF. Consequently roe deer living in a rich environment

probably got benefit by using a rare habitat, whereas when living in poorer conditions, roe deer had to deal with stronger limiting factors that led them to use a habitat only when it was abundant within the home range. Our finding of marked variation in habitat use among roe deer females sharing similar home range composition but facing different environmental conditions demonstrate that the use of a given habitat type does not only depend on its availability within the home range, but also depends on the general context in which a resource is available.

Acknowledgments

This study was funded by the Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage. We are grateful to the wildlife technicians (Jean-Luc and Monique Hamann, Marc Marchi, Thibaut Amblard, Olivier Widmer, Daniel Delorme and Guy VanLaere), the foresters (Hubert Holveck, Hubert Georg, Philippe Mortz, Eric Muller and Eric Krauser), the 79, 52 and 67 Departemental Services and the many volunteers for their help in the capture of roe deer. We are grateful to all the students (Maryline Pellerin, Emmanuelle Richard, David Storms and Julie Lorand), technician (François Débias) and volunteers for helping us to collect vegetation data.

Bilan

Nous avons vu que le patron d'utilisation de l'habitat varie fortement au sein de chaque site mais aussi entre les sites. Les variations de disponibilité de chaque type d'habitat au sein du domaine vital, les conditions environnementales (qualité des ressources alimentaires disponibles, conditions climatiques) ainsi que les facteurs limitant le plus la valeur sélective des chevreuils sont parmi les principales sources de variation du patron d'utilisation de l'habitat que nous avons réussi à identifier.

Selon l'hypothèse de la distribution libre idéale (Ideal Free Distribution ; Fretwell et Lucas 1969), l'ensemble des individus devrait se répartir au sein des différents habitats afin de maximiser leur valeur sélective. Ainsi, la densité d'animaux au sein des meilleurs habitats devrait être plus élevée que dans les habitats de moins bonne qualité, ce qui devrait permettre à toutes les chevrettes d'avoir la même valeur sélective. Cependant, les études passées ont montré que les variations de disponibilité des ressources au sein du domaine vital provoquaient d'importantes variations de valeur sélective entre individus (Pettorelli et al. 2001, Nilsen et al. 2004, McLoughlin et al. 2007), rendant caduque l'application de la théorie de la distribution idéale libre pour le chevreuil. Il n'en demeure pas moins que chaque individu cherche à sélectionner les ressources de manière à maximiser ses performances. De ce fait, les études de sélection d'habitat ont pour objectif ultime d'établir un lien entre le patron d'utilisation des ressources et les performances individuelles (Gaillard et al. 2010). Ainsi dans le chapitre 3, nous avons souhaité établir un lien entre la diversité de comportement d'utilisation de l'habitat que nous avons mis en évidence dans le chapitre 2 et la valeur sélective des chevrettes de Chizé et de Trois-Fontaines.

Chapitre 3 : Relation entre la sélection des ressources à différentes échelles spatiales et la performance des femelles de chevreuil à Chizé et Trois-Fontaines.

Auteurs: William Gaudry, Jean-Michel Gaillard, Sonia Saïd, et Christophe Bonenfant.



Photographie : Fédération Départementale des Chasseurs de la Loire

Relation entre la sélection des ressources à différentes échelles spatiales et la performance des femelles de chevreuil à Chizé et Trois-Fontaines.

Résumé

Le suivi à long terme des populations animales a permis de mettre en évidence d'importantes variations de traits d'histoire de vie entre les individus au sein d'une même population. Les différentes tactiques d'utilisation de l'habitat entre les individus sont reconnues comme une source de variation importante de la valeur sélective des individus. Cependant, à notre connaissance, aucune étude ne s'est intéressée à l'effet relatif des différentes échelles de sélection d'habitat sur la valeur sélective des animaux. En utilisant les vecteurs de marginalité comme mesure intégrative de la sélection d'habitat et le succès reproducteur moyen des chevrettes de Chizé et de Trois-Fontaines, nous avons souhaité comprendre l'effet relatif de la sélection d'habitat à chaque échelle spatiale sur la valeur sélective des chevrettes dans deux sites avec des conditions environnementales contrastées. Nous avons pu mettre en évidence des variations de valeur sélective entre les individus au sein de chacun des sites d'étude. Cependant en dépit des patrons de sélection d'habitat très variables entre les individus (Voir chapitre 2 de la présente thèse), nous n'avons pas pu établir de lien entre les différentes mesures de sélection d'habitat et les variations de la valeur sélective entre individus. De ce fait nous discutons dans ce chapitre les principales raisons qui pourraient expliquer l'absence de relation entre l'intensité de sélection d'habitat et les variations de valeur sélective des chevrettes. Parmi ces raisons, nous évoquons plus

particulièrement la faible taille d'échantillon ainsi que les nombreux facteurs biologiques que nous devrions inclure dans nos modèles pour contrôler leurs effets afin de mettre en évidence l'effet de l'intensité de sélection d'habitat.

Mots-clés : Valeur sélective, sélection d'habitat, *Capreolus capreolus*, échelle de sélection.

Introduction

Le suivi à long terme de nombreuses populations animales a permis de mettre en évidence d'importantes variations de traits d'histoire de vie entre les individus (Gaillard et al. 2000, McLoughlin et al. 2006). L'identification des sources de variations de la contribution de chaque individu aux générations futures (valeur sélective) est essentielle pour mieux comprendre les mécanismes agissant sur la dynamique d'une population ou encore sur l'évolution des traits d'histoire de vie (Gaillard et al. 2010). Cependant, quantifier la valeur sélective d'un individu reste difficile à réaliser (Gaillard et al. 2010). L'utilisation du succès reproducteur ou encore du nombre total de jeunes élevés jusqu'à maturité comme mesure de la valeur sélective (Lifetime Reproductive Success; Clutton-Brock et al. 1988, Conrads et al. 1999, McLoughlin et al. 2007) a permis de mettre en évidence le rôle déterminant des caractéristiques phénotypiques, de la cohorte (Gaillard et al. 1997, 2000, 2003) ou encore des variations spatiales de la qualité de l'habitat (Conrads et al. 1999, Pettorelli et al. 2002) sur les variations de valeur sélective entre les individus. D'autres facteurs comme les différences d'utilisation de l'habitat entre les individus sont également reconnues comme source de variation de la valeur sélective (Conrads et al. 1999, Nilsen et al. 2004, McLoughlin et al. 2007). Ainsi la théorie de la distribution idéale libre prédisant que les individus adaptent leur patron d'utilisation de l'espace en fonction des variations spatiales de la qualité de l'habitat de façon à avoir une valeur sélective identique a souvent été rejetée (Pettorelli et al. 2001, Jones

et al. 2006). En effet, d'autres paramètres tels que les interactions sociales et la compétition entre individus sont susceptibles de limiter l'accès de certains individus aux ressources disponibles, autant chez les espèces territoriales (Newton, 1989) que chez les espèces non-territoriales (Conradt et al. 1999). En effet, des travaux menés sur des espèces non-territoriales ont permis de démontrer que les variations spatiales de qualité de l'habitat généraient d'importantes variations de la valeur sélective entre les individus (e.g. chevreuil : Pettorelli et al. 2001, cerf élaphe : McLoughlin et al. 2006). Ainsi, chez le chevreuil, les femelles qui ont des prairies dans leur domaine vital élèvent jusqu'à trois fois plus de jeunes jusqu'à maturité au cours de leur vie comparativement aux femelles dont le domaine vital ne contient pas de prairie (McLoughlin et al. 2007). Par ailleurs, Nilsen et al. (2004) ont également démontré que la composition du domaine vital des chevreuils au cours de l'hiver avait une influence déterminante sur le nombre de faons produits au printemps suivant. Cependant, la plupart des études cherchant à établir un lien entre les variations du patron d'utilisation de l'habitat et les variations de valeur sélective entre individu se sont concentrées sur une seule échelle de sélection d'habitat (sensu Johnson, 1980). Considérant le fait que la sélection d'habitat est un processus opérant à différentes échelles spatiales et que les facteurs limitant la valeur sélective varient en fonction de l'échelle considérée (Rettie et Messier, 2000), il paraît essentiel d'établir un lien entre les variations de valeur sélective et le comportement de sélection d'habitat à différentes échelles spatiales. C'est pourquoi dans le cadre de cette étude, nous avons souhaité quantifier l'effet relatif des différentes échelles de sélection d'habitat sur la valeur sélective des individus dans deux sites d'études avec des conditions environnementales très contrastées. Nous avons donc émis l'hypothèse que la sélection des ressources à grande échelle devrait avoir davantage d'impact sur la valeur sélective des individus comparativement à la sélection des ressources à plus fine échelle (Conradt et al. 1999, Rettie et Messier 2000), d'autant plus à Chizé où la qualité de l'habitat

est plus faible qu'à Trois-Fontaines (Gaillard et al. 1996, 1997). Pour cela nous avons utilisé les données issues de femelles équipées de collier GPS dans le site de Chizé et de Trois-Fontaines pour établir le patron de sélection d'habitat par individu ainsi que les données de succès reproducteur issues du suivi à long terme dans les deux sites pour établir une mesure de la valeur sélective de chaque individu.

Méthodes et résultats

Mesure de la sélection d'habitat et de la valeur sélective

Mesure de sélection d'habitat

Nous avons utilisé les mêmes classes d'habitat que celles utilisées dans le chapitre 2 pour catégoriser le paysage de Chizé et de Trois-Fontaines. Cependant, nous avons conservé les prairies dans nos analyses considérant leur grande influence sur la valeur sélective des chevrettes à Trois-Fontaines (McLoughlin et al. 2007), ce qui porte à quatre le nombre de classes d'habitat utilisées dans nos analyses.

Les ratios de sélection (Manly et al. 2002) ou encore les vecteurs de marginalité (Calenge et al. 2005) comptent parmi les méthodes les plus communes pour caractériser la sélection d'habitat de chaque individu. Considérant la faible taille d'échantillon que nous avons à notre disposition, nous avons souhaité réduire le nombre de variables explicatives décrivant la sélection d'habitat de chaque individu afin de conserver le plus de degrés de liberté possible dans nos analyses. De ce fait nous avons choisi d'utiliser les vecteurs de marginalité qui sont une mesure intégrative de la sélection d'habitat (Calenge et al. 2005) et non une mesure de sélection pour chaque type d'habitat séparément (voir la partie intitulé « Selection ratios and marginality vectors » du chapitre 2 pour davantage de détails sur ces deux méthodes). Ainsi la taille du vecteur de marginalité indique l'intensité de la sélection

alors que son orientation indique les variables d'habitat sélectionnées. Notre objectif étant de mettre en évidence l'impact relatif de chaque échelle de sélection sur la valeur sélective des individus, nous nous sommes concentrés sur la taille des vecteurs de marginalité qui nous renseignent donc sur l'intensité de la sélection à chaque échelle. Nous avons donc réalisé deux analyses k-select : la première à l'échelle du paysage (disponible = proportion de chaque type d'habitat dans l'aire d'étude, utilisé = proportion de chaque type d'habitat dans le domaine vital) et l'autre à l'échelle du domaine vital (disponible = proportion de chaque type d'habitat dans le domaine vital, utilisé = proportion de localisations dans chaque type d'habitat). Ainsi nous avons obtenu une mesure de sélection d'habitat pour chaque individu (un vecteur de marginalité par individu) nous renseignant sur l'intensité de sélection d'un individu donné à chaque échelle de sélection.

Mesure de la valeur sélective des chevrettes

Le succès reproducteur de chaque chevrete équipée d'un collier GPS a été déterminé chaque année (autant que possible) grâce au suivi intensif réalisé à Chizé et à Trois-Fontaines. Cependant, cette information concernant le succès reproducteur des chevrettes était manquante à de trop nombreuses reprises pour pouvoir quantifier la valeur sélective des chevrettes à partir du nombre total de jeunes élevés jusqu'à maturité au cours de la vie d'un individu (Gaillard et al. 2000). Nous avons donc utilisé le succès reproducteur moyen comme mesure de la valeur sélective individuelle qui est calculé selon la formule suivante :

Nombre de jeunes élevés jusqu'à maturité / Nombre de tentatives de reproduction connues.
--

Analyses statistiques

Nous avons construit différents modèles pour explorer la relation entre la valeur sélective et l'intensité de sélection d'habitat de chaque chevrete à Chizé puis à Trois-

Fontaines à chacune des échelles considérées. Ainsi nous avons utilisé le succès reproducteur comme variable dépendante (Figure 13) et la taille du vecteur de marginalité de chaque individu à chacune des échelles comme variables explicatives.

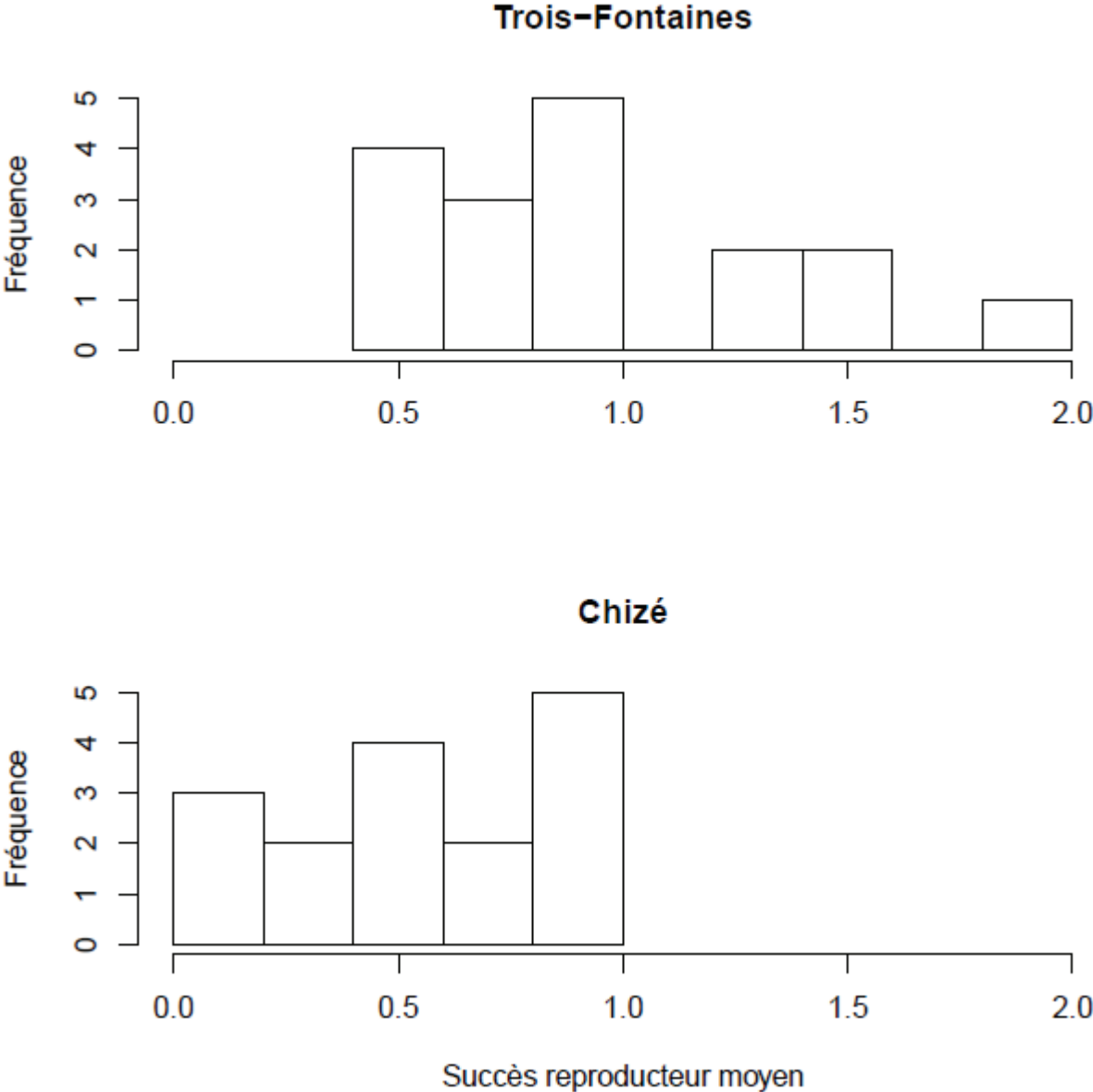


Figure 13 : Distribution de la variable succès reproducteur moyen des chevrettes à Trois-Fontaines et à Chizé.

Nous avons utilisé des modèles linéaires avec une distribution binomiale en raison de la distribution de la variable que l'on cherche à expliquer (succès reproducteur moyen ;

Gaillard et al. 1998b). Ni le comportement de sélection d'habitat à l'échelle du domaine vital, ni celui à l'échelle du paysage ne s'est avéré avoir un effet statistiquement significatif sur le succès reproducteur moyen des chevrettes (Figure 14).

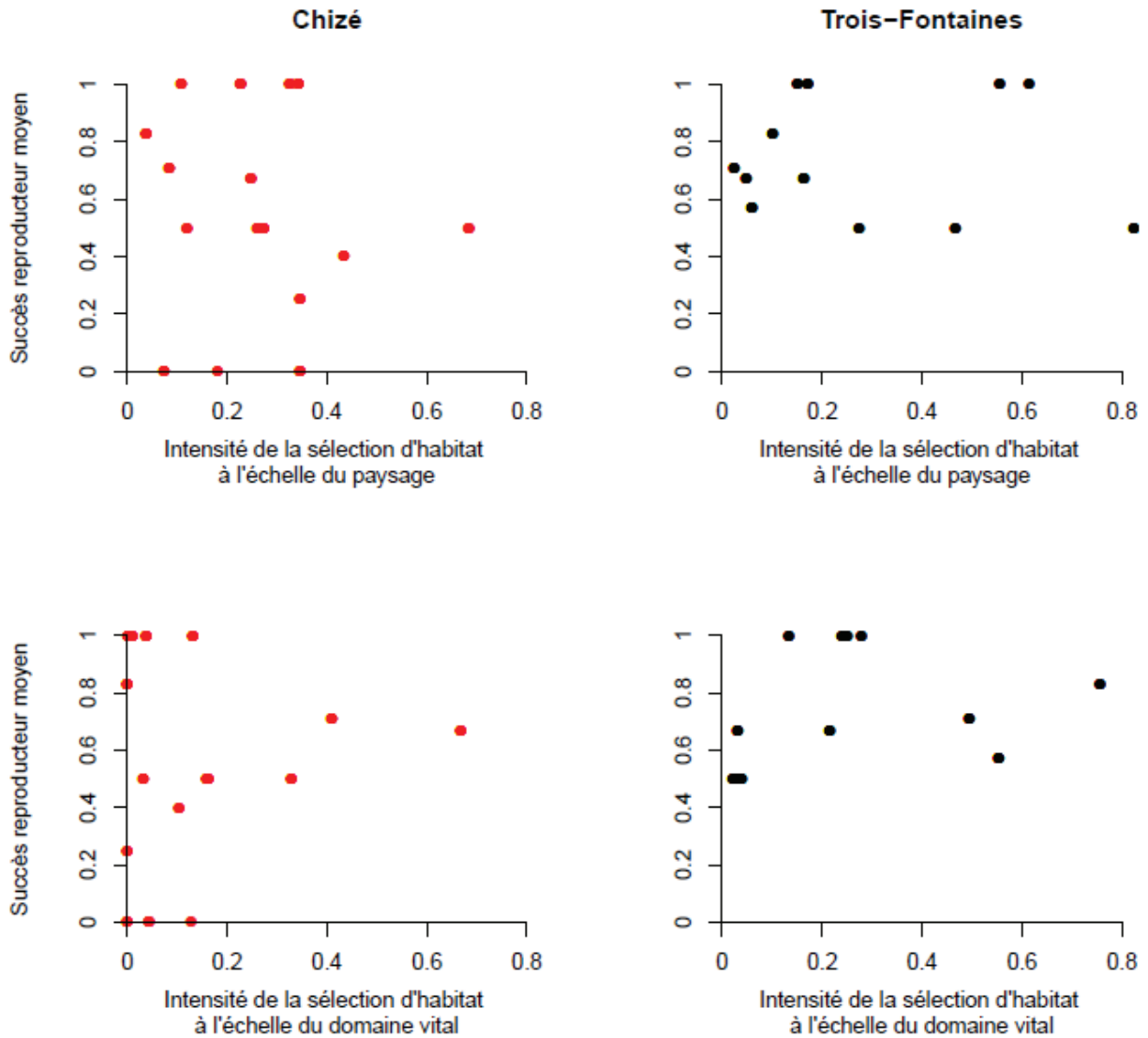


Figure 14 : Représentation graphique de la relation entre le succès reproducteur moyen et l'intensité de sélection d'habitat des chevrettes (représentée par la taille du vecteur de marginalité) à l'échelle du domaine vital et du paysage pour les sites de Trois-Fontaines et de Chizé.

Enfin, nous avons tenté d'utiliser d'autres mesures de la sélection d'habitat comme les ratios de sélections, utilisés par McLoughlin et al. (2007) à Trois-Fontaines, mais une fois de plus aucun des ratios de sélection (calculés aux deux échelles) ne s'est avéré avoir un effet statistiquement significatif sur le succès reproducteur moyen des chevrettes.

Discussion et perspectives

Comme rapporté au sein de nombreuses études, nous avons observé des variations de la valeur sélective entre les individus au sein de chacun des sites d'étude (Figure 13 ; Pettorelli et al. 2001, Jones et al. 2006, McLoughlin et al. 2006). Cependant en dépit des patrons de sélection d'habitat très variables entre les individus (Voir chapitre 2 de la présente thèse), nous n'avons pas pu établir de lien entre les différentes mesures de sélection d'habitat et les variations de la valeur sélective entre individus, indépendamment de l'échelle de sélection considérée (Figure 14). D'un point de vue biologique, ce résultat est surprenant puisque de nombreuses études ont démontré que l'intensité de sélection d'habitat avait une influence sur les performances individuelles de façon non-négligeable (Conradt et al. 1999, McLoughlin et al. 2006), y compris chez le chevreuil (Nilsen et al. 2004, McLoughlin et al. 2007). En effet, Pettorelli et al. (2001) pour le site de Chizé et McLoughlin et al. (2007) pour le site de Trois-Fontaines ont mis en évidence d'importantes variations de la valeur sélective entre les individus causées respectivement par les variations spatiales de qualité de l'habitat ainsi que par les différences de composition du domaine vital.

Nous avons émis plusieurs hypothèses pour tenter d'expliquer cette absence de mise en évidence d'une relation entre la valeur sélective individuelle et l'intensité de sélection d'habitat dans nos analyses. Tout d'abord d'un point de vue statistique, notre faible taille d'échantillon composé de 17 femelles à Trois-Fontaines et de 16 femelles à Chizé limite probablement la puissance de nos analyses. En effet la taille de l'échantillon utilisée dans des

études similaires par McLoughlin et al. (2007) à Trois-Fontaines était quatre fois plus grande (77 individus) et la taille d'échantillon utilisée par McLoughlin et al. (2006) était huit fois plus grande (267 individus). De plus, la faible taille d'échantillon que nous avons à disposition a fortement contraint le nombre de variables explicatives que nous pouvions intégrer dans nos modèles candidats. Or, les études passées ont démontré qu'au-delà de l'intensité de sélection d'habitat, de nombreux facteurs influencent la valeur sélective des chevrettes. En effet, la masse des chevrettes (Gaillard et al. 2000), la densité de chevreuil (Pettorelli et al. 2001) ou encore les variations spatiales et temporelles des conditions environnementales (Gaillard et al. 1997) ont une influence marquée sur la survie des faons de chevreuil ainsi que sur les performances individuelles. Or, il semble important de pouvoir tenir compte de ces paramètres qui expliquent une grande partie des variations du succès reproducteur d'une année sur l'autre (Gaillard et al. 1997) pour pouvoir mettre en évidence un éventuel effet du patron de sélection d'habitat sur la valeur sélective des chevrettes. L'augmentation de la taille de notre échantillon permettrait donc de pouvoir intégrer ces variables dans nos modèles afin de contrôler leur effet et mettre en évidence un éventuel effet de l'intensité de sélection d'habitat des chevrettes.

Par ailleurs, la valeur sélective d'un individu reste difficile à quantifier (Gaillard et al. 2010). Nous avons utilisé le succès reproducteur moyen par individu dans notre étude alors que la plupart des études mettant en relation la valeur sélective et le comportement de sélection d'habitat des grands herbivores ont utilisé le nombre total de jeunes élevés jusqu'à maturité comme mesure de la valeur sélective individuelle (Conradt et al. 1999, McLoughlin et al. 2006, 2007). Ainsi, il est possible que le nombre total de jeunes élevés jusqu'à maturité soit une meilleure mesure de la valeur sélective individuelle comparativement au succès reproducteur moyen. En effet, le succès reproducteur moyen est sensible au nombre d'observations obtenues. Or, un nombre faible d'observation est possiblement trop peu

représentatif de la valeur sélective d'un individu compte tenu des nombreux paramètres pouvant faire fluctuer annuellement la survie des faons (Gaillard et al. 1997). Ainsi, il se pourrait que le succès reproducteur moyen ne reflète pas correctement les performances des femelles de chevreuil. De ce fait, l'utilisation du nombre total de jeunes élevés jusqu'à maturité au cours de la vie d'un individu comme proxy de la valeur sélective eut été plus pertinent.

Identifier l'effet relatif des différentes échelles de sélection d'habitat sur la valeur sélective individuelle dans différentes conditions écologiques reste donc un défi important à entreprendre (Gaillard et al 2010). Nous avons mis en évidence que ce type de question nécessite de combiner des données spatiales sur un nombre conséquent d'individus avec des données de suivi à long terme. Associer les données de suivi à long terme comme celles qui sont disponibles pour le site de Chizé et de Trois-Fontaines avec des données spatiales pour un nombre plus important d'individus permettrait sans aucun doute de mener à bien cette étude. De ce fait, les scientifiques et les gestionnaires auraient un grand intérêt de continuer de récolter des données permettant d'atteindre cet objectif.

Considérant les analyses réalisées dans ce chapitre et les résultats obtenus, nous sommes en mesure de faire plusieurs recommandations pour pouvoir atteindre cet objectif. Nous recommandons donc d'équiper un plus grand nombre de chevreuils avec des colliers GPS pour pouvoir définir l'intensité de sélection d'habitat à l'échelle du paysage et du domaine vital d'un plus grand nombre d'individus. Cela permettrait d'augmenter la puissance de nos analyses afin de répondre à la question posée. De plus, nous recommandons de concentrer les efforts d'évaluation du succès reproducteur sur les femelles suivies par collier GPS chaque année, pendant toute la durée de leur vie afin de pouvoir quantifier le nombre total de jeunes élevés jusqu'à maturité pour chaque femelle plutôt que le succès reproducteur moyen. Les efforts techniques, financiers et humains pour aboutir à une base de données

regroupant les informations nécessaires pour répondre à cet objectif sont conséquents. Cependant, ce travail pourrait permettre de répondre à des questions essentielles tant pour les scientifiques que pour les gestionnaires puisqu'il permettrait de mieux comprendre une grande partie des mécanismes agissant sur la dynamique d'une population ou encore sur l'évolution des traits d'histoire de vie (Gaillard et al 2010).

Chapitre 4 : Discussion et perspectives de recherches



Photographie : anonyme

Retour sur le contexte et les objectifs de la thèse

Par le passé, la gestion sylvicole qui visait à augmenter la production de bois dans les forêts n'intégrait pas la présence des ongulés, générant des problèmes de gestion et des pertes économiques conséquentes. Aujourd'hui, la gestion forestière a changé et vise désormais le maintien d'un écosystème forestier complet, durable et diversifié. Cependant, la très forte augmentation des populations d'herbivores en France au cours des dernières décennies continue de générer des problèmes de gestion et des pertes économiques considérables. En effet, le chevreuil est désormais présent dans la quasi-totalité des forêts françaises et le cerf est présent dans au moins 25 % des forêts provoquant d'importants dégâts sur la régénération et compromettant parfois les objectifs de production des sylviculteurs. En étudiant l'écologie spatiale des populations de chevreuils dans des environnements variables et contrastés, cette thèse a permis d'apporter des éléments de réponses permettant de mieux comprendre les relations qu'entretiennent les herbivores avec leurs habitats. L'acquisition de connaissances sur les relations qu'entretiennent les herbivores avec leurs habitats dans différentes conditions environnementales est une étape préalable primordiale pour proposer des mesures pertinentes pour la gestion durable des équilibres ongulés-forêts.

Synthèse des résultats

Plutôt que de réaliser des analyses comparatives intégrant l'ensemble des sites d'étude, nous avons dans un premier temps analysé les données de suivis télémétriques des chevreuils dans le massif des Bauges pour deux raisons. Tout d'abord, historiquement, l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, associé à de nombreux partenaires (CNRS, INRA), ont surtout étudié les relations entre les grands herbivores et leurs habitats, dans les forêts de plaine (Pettorelli et al. 2001, Saïd et al. 2009, Pellerin et al. 2010) et en milieu agro-forestier

(Hewison et al. 2001, Morellet et al. 2011). Or, la colonisation récente des forêts alpines par le chevreuil a entraîné la nécessité de conduire des études spécifiques dans ce type de milieu (voir Redjadj et al. 2014 pour une étude portant sur la comparaison du régime alimentaire entre les différentes espèces d'ongulés présents dans le massif des Bauges). De plus, les saisons très marquées et l'important gradient altitudinal qui caractérisent le massif des Bauges rend difficile tout parallèle avec le comportement du chevreuil dans les autres territoires d'étude où les saisons sont moins marquées et où le gradient altitudinal est très faible.

L'analyse des données issues du suivi télémétrique de chevreuils à partir de collier VHF dans le massif des Bauges a donc permis d'apporter les premiers éléments concernant l'écologie spatiale du chevreuil en milieu de montagne. Nous avons mis en évidence la capacité des chevreuils à adapter leur comportement d'utilisation de l'espace en fonction des variations spatiales et temporelles de la disponibilité des ressources. En effet, les mouvements des chevreuils étaient plus grands au printemps et en été lorsque la disponibilité en ressources alimentaires était élevée alors qu'ils effectuaient des déplacements plus courts en automne et en hiver lorsque le couvert nival limite les déplacements et restreint l'accès aux ressources alimentaires. De plus, nous avons démontré que plusieurs tactiques d'occupation de l'espace pouvaient coexister au sein d'une même population et qu'un même individu pouvait changer de tactique d'une année sur l'autre. Comme nous pouvions nous y attendre, le comportement d'utilisation de l'espace des chevreuils dans un milieu marqué par une forte saisonnalité et un important gradient altitudinal diffère considérablement de celui des chevreuils vivant en plaine qui sont davantage fidèles à leur domaine vital d'une année sur l'autre (Cagnacci et al. 2011). Pour conclure cette étude, il serait pertinent d'identifier les facteurs responsables des différentes tactiques employées par les chevreuils en milieu de montagne puis d'évaluer l'impact des différentes tactiques d'utilisation de l'espace sur la valeur sélective de chaque individu.

Le second chapitre de cette thèse avait pour objectif de comparer le comportement d'utilisation de l'espace au sein du domaine vital des chevreuils dans trois sites avec des environnements variables et contrastés. Cette analyse comparative de la sélection d'habitat qui s'est déroulée au moment de la période la plus critique pour le chevreuil (printemps-été) a permis de mettre en évidence de grandes variations du patron d'utilisation des ressources entre les populations mais aussi entre les individus d'une même population. Les variations du patron d'utilisation des ressources que nous avons mises en évidence entre les populations sont dues notamment aux types de conditions environnementales spécifiques associées à chacun des sites (disponibilité en ressources alimentaires, qualité des ressources alimentaires disponibles, chasse) ainsi qu'aux types de facteurs limitant le plus la valeur sélective des chevreuils. Ainsi nous avons observé des réponses fonctionnelles en sélection d'habitat seulement dans les conditions environnementales défavorables (forêts peu productives, sécheresse estivale) comme à Chizé et à La Petite Pierre, alors que dans des conditions environnementales plus favorables comme à Trois-Fontaines (forêt très productive), nous n'avons pas observé de réponses fonctionnelles. De plus, nous avons démontré que pour une même composition de domaine vital, d'un site à un autre, les chevrettes utilisaient les ressources différemment, laissant apparaître différents patrons de sélection d'habitat. Ces résultats ont donc permis de démontrer que la relation entre l'utilisation des ressources et leur disponibilité dépend à la fois du niveau de disponibilité des ressources mais également du contexte dans lequel ces ressources sont disponibles. Pour conclure, cette étude démontre qu'il n'est pas possible d'attribuer une valeur générale à un habitat puisque cette valeur est variable en fonction du contexte dans lequel il se situe. Par conséquent, nous recommandons beaucoup de précaution lors de l'utilisation de modèles de sélection d'habitat en dehors du contexte dans lequel ils ont été développés.

Le troisième chapitre de cette thèse avait pour objectif d'établir un lien entre les différents patrons de sélection d'habitat à différentes échelles et les variations de valeur sélective entre les chevrettes à Chizé et Trois-Fontaines. Nous avons pu mettre en évidence des variations de valeur sélective entre les individus au sein de chacun des sites d'étude. Cependant en dépit des patrons de sélection d'habitat très variables entre les individus (voir chapitre 2 de la présente thèse), nous n'avons pas pu établir de lien entre les différentes mesures de sélection d'habitat et les variations de la valeur sélective entre individus. De ce fait nous discutons dans ce chapitre les principales raisons qui pourraient expliquer l'absence de relation entre le comportement de sélection d'habitat et les variations de valeur sélective entre les chevrettes. Parmi ces raisons, nous évoquons plus particulièrement la faible taille d'échantillon ainsi que les nombreux facteurs biologiques que nous devrions inclure dans nos modèles pour contrôler leurs effets afin de mettre en évidence l'effet de la sélection d'habitat à différentes échelles.

La technologie GPS et VHF au service de la science et de la gestion

Comme nous venons de le démontrer, l'utilisation de la télémétrie VHF peut s'avérer très utile pour répondre à certaines questions écologiques. En revanche, l'utilisation de cette technologie comporte des inconvénients. En effet, la localisation des animaux sur le terrain est susceptible d'affecter le comportement des animaux équipés de colliers (fuites, dérangement ; Cooke et al. 2004). De plus, les opérations de localisations sur le terrain sont coûteuses en temps et en personnel, ce qui limite la fréquence d'observation des animaux et donc le type de questions biologiques possiblement abordables (Cagnacci et al. 2010). Ainsi l'utilisation de collier GPS depuis 2003 au sein des différents sites d'étude du CNERA cervidés-sanglier nous a donné l'opportunité d'aborder des nouveaux aspects de la relation

entre les populations de chevreuils et leurs habitats (Pellerin et al. 2010, Chapitre 2, Chapitre 3). L'un des avantages concernant l'utilisation de la technologie GPS réside dans l'obtention de localisations précises, à une fréquence très rapprochée permettant de cartographier les déplacements des animaux dans le temps et dans l'espace (Cagnacci et al. 2010). De plus l'association spatiale entre les localisations et les caractéristiques d'habitat permet de mieux comprendre la façon dont chaque individu interagit avec son environnement (Pellerin et al. 2010, Chapitre 2). De telles données sont précieuses pour comprendre pourquoi et comment les animaux se répartissent dans l'espace et utilisent les ressources disponibles ou encore pour comprendre les interactions entre différentes espèces (Richard et al. 2011). Ultimement, les patrons de sélection d'habitat lorsqu'ils sont mis en relation avec des mesures de survie ou de reproduction peuvent permettre d'établir un lien entre les différentes tactiques d'utilisation de l'habitat et la valeur sélective de chaque individu (Forrester et al. 2015).

Bien que révolutionnaire, l'emploi de la technologie GPS nécessite cependant de prendre des précautions en raison de la quantité massive de données qu'elle permet d'acquérir en très peu de temps. Le principal défi associé à l'utilisation de ce type d'outils consiste donc à gérer cet afflux massif de données en créant des bases de données préservant l'intégrité et la consistance des données (Cagnacci et al. 2010, Urbano et al. 2010). Bien que nécessitant du temps lors de leur création, ce type de base de données représente un gain de temps considérable lors de la phase d'analyse de données et lors de leur utilisation à d'autres fins que le projet initial (Voir Urbano et al. 2010 pour un exemple concernant la base de données Eurodeer). L'utilisation croissante de collier GPS dans le cadre des études menées sur les interactions entre la grande faune et ses habitats par l'ONCFS et ses partenaires nécessiterait donc la création d'une base de données intégrant toutes les données spatiales de l'ensemble des espèces. Considérant la proportion croissante de forêts où plusieurs espèces d'ongulés cohabitent, ce type de base de données standardisée permettrait de faciliter la mise en œuvre

d'analyses intégrant plusieurs espèces (étude des relations interspécifiques: Richard et al. 2011) ou permettant de réaliser des études comparatives d'utilisation de l'espace dans différents types de conditions écologiques pour une ou plusieurs espèces (e.g., Chapitre 2 de cette thèse, Cagnacci et al. 2011, Morellet et al. 2013).

Cependant, l'utilisation de cette nouvelle technologie apporte également son lot d'inconvénients. Tout d'abord les colliers GPS sont très chers et les budgets alloués à ce type de recherche sont limités, ce qui limite le nombre d'individus que l'on peut équiper de collier (Cagnacci et al. 2010, Hebblewhite et Haydon, 2010). Or l'obtention d'un grand nombre de données pour une faible taille d'échantillon limite l'inférence statistique des résultats obtenus à l'ensemble de la population (Morales et al. 2010) ou encore limite la puissance des analyses statistiques. Pour illustrer ces propos, nous pouvons prendre comme exemple les analyses réalisées dans le cadre du chapitre 3 de cette thèse où la faible taille d'échantillon (17 individus à Trois-Fontaines et 16 individus à Chizé) a fortement limité la puissance des analyses, compromettant la réalisation de l'objectif de l'étude. Un autre problème associé à l'utilisation de cette technologie réside dans les problèmes de défaillance des colliers (Hebblewhite et Haydon, 2010). Cela est arrivé à plusieurs reprises dans le cadre de cette étude. En effet, la plupart des colliers utilisés sur des chevrettes à Chizé en 2003 n'ont fonctionné que sur un temps très court, ce qui a nécessité la mise en œuvre de moyens conséquents pour recapturer les animaux et changer les colliers. Par ailleurs, à l'exception d'un collier ayant fonctionné correctement, l'ensemble des colliers utilisés pour localiser les chevreuils dans le massif des Bauges ont connu des défaillances puisqu'au bout de plusieurs mois nous n'avons pu recueillir qu'une dizaine de localisations par individu. Ainsi dans certains contextes, comme celui du vallon de Bellevaux (vallée encaissée dans le massif des Bauges), la couverture par les satellites ne permet pas l'utilisation de ce type de collier (à ce jour).

Il apparaît clairement que le choix d'utiliser la technologie VHF ou GPS lors de la planification d'une étude dépend fortement des objectifs de l'étude, des contraintes liées au budget ainsi que des caractéristiques du site d'étude. Par exemple l'étude de la sélection d'habitat par le chevreuil à l'échelle du paysage (étude de la composition du domaine vital en rapport avec le paysage) ne nécessite pas l'utilisation de collier GPS puisque seules 17 localisations obtenues avec des colliers VHF sont suffisantes pour estimer le domaine vital d'un chevreuil (Pellerin et al. 2008), ce qui ne nécessite pas un coût en main d'œuvre trop important. En revanche, toute étude menée à une échelle inférieure (échelle du domaine vital: étude de l'utilisation des ressources à l'intérieur du domaine vital) nécessite l'emploi de collier GPS puisque ce type d'étude nécessite l'acquisition de plusieurs localisations par jour à une fréquence rapprochée pendant une période de temps allant souvent au-delà d'une année (Chapitre 2, Pellerin et al. 2010).

S'il paraît évident que l'étude des relations qu'entretiennent la faune avec leurs habitats à fine échelle nécessite l'utilisation de collier GPS, ces localisations ne renseignent en aucun cas sur les ressources qu'ils utilisent. Par exemple un chevreuil localisé dans une parcelle forestière composée de hêtre et de sapin pourrait être en train de se nourrir (ressource alimentaire) ou en train de se reposer (ressource "refuge"). Ainsi nous ne pouvons pas conclure sur le type de ressources utilisées par ce chevreuil dans cette parcelle, nous pouvons seulement affirmer que le chevreuil est présent dans cette parcelle et que celle-ci est composée de hêtre et de sapin. D'un point de vue scientifique, mais aussi pour répondre à des problématiques de gestion, il est essentiel de connaître le type de ressources utilisées par un individu dans un habitat donné. D'un point de vue scientifique cela peut nous permettre de mieux comprendre la relation entre l'utilisation des ressources au sein d'un habitat et les performances individuelles (en terme de valeur sélective; Gaillard et al. 2010). D'un point de vue plus technique, la localisation d'un individu dans un habitat donné n'a pas les mêmes

conséquences sur cet habitat s'il est dans une phase d'alimentation ou dans une phase de repos. Or, les dommages causés par les herbivores aux forêts sont majoritairement liés à la consommation de jeunes arbres en régénération. De ce fait, contrairement aux scientifiques qui s'intéressent aux conséquences de l'utilisation d'un habitat sur les performances d'un individu, les gestionnaires sont davantage intéressés à connaître les conséquences de l'utilisation d'un habitat par un individu sur cet habitat (en terme de régénération forestière). Depuis quelques années, l'apparition de capteurs d'activité sur les colliers (GPS 3330S) a permis de résoudre ce problème en partie puisque ce capteur permet d'obtenir des informations sur le comportement de l'animal (alimentation ou repos) au moment où ce dernier est localisé (Gottardi et al. 2010).

Pour conclure sur l'utilisation de ces technologies au service de l'écologie, de telles études nécessitent d'avoir des données très précises sur l'environnement pour pouvoir faire un lien entre les localisations et le type d'habitat recherché par les individus. Ceci est d'autant plus vrai pour une espèce comme le chevreuil en raison de la faible taille de son domaine vital comparativement à d'autres espèces comme le cerf. Ainsi les cartes mises à disposition par l'Office National des Forêts (ONF) ont une définition à une échelle inappropriée pour les études portant sur la sélection d'habitat du chevreuil à l'échelle du domaine vital. En effet, ces cartes ne fournissent des renseignements que sur les principales essences forestières de la strate arborée qui sont présentes dans une parcelle ainsi que sur le stade de développement du peuplement. Or, le domaine vital d'un chevreuil est souvent composé d'une à trois parcelles forestières et les essences forestières de la strate arborée diffèrent souvent des espèces végétales présentes au niveau de la strate arbustive. Pourtant les informations concernant la strate arbustive sont celles qui sont le plus pertinentes pour l'étude du chevreuil. Ainsi, la valorisation des données GPS n'est possible que si une carte décrivant l'ensemble des variables environnementales à une échelle appropriée pour l'espèce animale considérée est

disponible. Bien que représentant un travail de terrain important, nous recommandons donc de créer ces cartes dans l'ensemble des sites d'études en suivant le même protocole (afin de pouvoir mener des études comparatives). Par la suite, il s'agira de maintenir ces cartes à jour en intégrant les opérations d'exploitation forestière ainsi que les éventuelles perturbations naturelles influençant la structure et la composition de la forêt. Ce type de travail a déjà commencé dans le cadre de cette thèse puisque la moitié Est de la réserve de La Petite Pierre (forêt de Bouxwiller) a été cartographiée en utilisant un protocole adapté aux études de sélection d'habitat par le chevreuil (voir annexe 3). Afin d'affiner nos connaissances sur la façon dont les chevreuils interagissent avec leurs habitats dans des conditions écologiques contrastées, nous encourageons vivement la poursuite de ce travail dans l'ensemble des sites d'étude, d'autant plus que des chevreuils sont actuellement équipés de collier GPS. Comme énoncé par Gaillard et al. (2010) l'obtention d'informations précises sur les traits d'histoires de vie des animaux suivis par collier associées à une description précise de l'environnement dans lequel ils évoluent faciliterait sans aucun doute l'étude des relations entre le comportement d'utilisation de l'habitat et les performances individuelles.

Contribution de ces études à la gestion des populations de chevreuils

Les problèmes de gestion associés à la consommation de la régénération forestière par le chevreuil sont la conséquence de la façon dont les chevreuils interagissent avec leur environnement. De ce fait, l'acquisition de connaissances sur l'écologie spatiale des populations de chevreuils dans différents types d'environnements constitue une étape essentielle pour mieux gérer la relation qu'entretiennent ces ongulés avec leurs habitats. Dans le cadre de ce travail, nous avons pu mettre en évidence de grandes variations du comportement d'utilisation de l'espace en fonction des conditions environnementales. Par

exemple, en milieu alpin, les chevreuils se déplacent sur de grands territoires bien plus vastes qu'en milieu forestier de plaine, ce qui implique une gestion des populations à une échelle différente de celle des chevreuils des forêts de plaine. Par ailleurs, dans les autres sites d'étude, l'utilisation de l'espace par les chevreuils est influencé par les variations de disponibilité des ressources au sein du domaine vital, ainsi que par le contexte spécifique associé à chaque site (conditions environnementales, facteur limitant le plus la valeur sélective des individus). En effet, dans la forêt très productive de plaine de Trois-Fontaines (chênaie-charmaie), nous n'avons pas pu mettre en évidence de patron marqué de sélection d'habitat, ce qui signifie que l'utilisation des ressources est proportionnelle à leur disponibilité dans le domaine vital des chevrettes et que la sélection des ressources advient probablement à une échelle plus fine (voir annexe 2). Ainsi, contrairement au site de Chizé et de La Petite Pierre, la valeur d'un habitat pour le chevreuil est indépendante de sa disponibilité dans le domaine vital. En effet, dans les forêts caducifoliées de plaine comme celle de Chizé (chênaie hêtraie avec un taillis de hêtre et de charme), en l'absence de chasse et où la qualité et la quantité de ressources disponibles sont très variables d'un habitat à un autre, les chevreuils sont contraints de faire un compromis lors de la sélection d'habitat au sein de leur domaine vital entre les fourrés offrant des ressources de faible qualité mais en quantité importante et le taillis sous futaie offrant des ressources de qualité mais en faible quantité. Ce type de patrons d'utilisation de l'espace est similaire à celui que l'on a mis en évidence dans un contexte différent qu'est celui de la forêt de La Petite Pierre (composée d'essences résineuses et feuillues) qui est pauvre en ressources alimentaires, où la pression de chasse est très élevée et où le chevreuil cohabite avec le cerf. Bien que les chevreuils ne doivent pas faire face aux mêmes types de contraintes à La Petite Pierre qu'à Chizé (compromis quantité versus qualité), ils sélectionnent très fortement les habitats offrant un couvert horizontal dense (fourrés, perchis). Ce type de comportement s'explique par leur plus grande vulnérabilité dans

les milieux plus ouverts (taillis sous futaie) du fait de la pression de chasse très importante ou encore pour diminuer les effets négatifs liés à la compétition pour l'accès aux ressources alimentaires avec le cerf. Ainsi, bien que les facteurs à l'origine de ce comportement diffèrent entre Chizé (compromis qualité versus quantité) et La Petite Pierre (chasse, compétition avec le cerf), nous avons mis en évidence qu'au delà de 20% de fourrés dans le domaine vital, les fourrés sont très fortement sélectionnés alors que si la proportion de fourrés diminue en-dessous de ce seuil de 20%, c'est le taillis sous futaie qui est alors fortement sélectionné. Ainsi, dans une forêt peu productive, la valeur d'un habitat pour le chevreuil (et donc par voie de conséquence la pression exercée par les chevreuils sur la régénération forestière) dépend tout d'abord de sa disponibilité au sein du domaine vital. En effet, plus la quantité d'habitats en régénération (fourrés) augmente plus ces habitats sont sélectionnés par le chevreuil au sein de son domaine vital. Ce type de comportement est d'autant plus vrai lorsque le chevreuil est en compétition avec le cerf ou lorsque la pression de chasse est intensive. Au contraire nous avons démontré que dans une forêt beaucoup plus productive, l'utilisation des milieux en régénération est proportionnelle à leur représentation dans le domaine vital des chevreuils, ce qui signifie que l'échelle à laquelle les chevreuils sélectionnent leurs ressources diffère des autres sites.

Dans un objectif de limiter l'impact des cervidés sur la régénération forestière, il paraît donc important d'adapter la gestion forestière au contexte spécifique de chaque site. A Chizé et à la Petite Pierre, l'utilisation des milieux en régénération, et donc probablement la consommation de la régénération forestière, augmente dès que leur représentation dépasse 20% du domaine vital des chevrettes. Il semble donc que dans ce type de situation, la gestion forestière doit viser à diminuer la représentation des habitats en régénération dans le paysage pour limiter leur « valeur » aux yeux des chevreuils. Au contraire dans des forêts comme celle de Trois-Fontaines, il ne semble pas que la gestion forestière à l'échelle du paysage puisse

influencer le comportement de sélection d'habitat puisque la sélection des ressources s'opère à une échelle plus fine. Cependant, comme précisé plus haut, l'utilisation d'un habitat par le chevreuil ne permet pas de tirer de conclusions sur l'utilisation des ressources au sein de cet habitat. Pourtant c'est bien la consommation de la régénération forestière par les chevreuils qui est à l'origine des problèmes de gestion de ces ongulés et de leurs habitats. Pour compléter cette étude, il serait donc pertinent de déterminer l'influence des différents patrons de sélection d'habitat que nous avons mis en évidence dans les trois sites d'étude sur la régénération forestière au sein de ces habitats. Au-delà de l'acquisition de connaissances supplémentaires sur l'écologie des populations de chevreuils, cela permettrait de proposer des mesures de gestion visant à limiter l'impact des herbivores sur la régénération des essences forestières.

Références

- Aebischer, N.J., P.A. Robertson, et R.E. Kenward. 1993. Compositional analysis of habitat use from animal radio-tracking data. *Ecology*. 74 : 1313-1325.
- Albon, S.D., et R. Langvatn. 1992. Plant phenology and the benefits of migration in a temperate ungulate. *Oikos*. 65 : 502-513.
- Andersen, R., J.-M. Gaillard, J.D.C. Linnell, et P. Duncan. 2000. Factors affecting maternal care in an income breeder, the European roe deer. *Journal of Animal Ecology*. 69 : 672-682.
- Anderson, E.D., R.A. Long, M.P. Atwood, J.G. Kie, T.R. Thomas, P. Zager, et R.T. Terry. 2012. Winter resource selection by female mule deer *Odocoileus hemionus*: functional response to spatio-temporal changes in habitat. *Wildlife Biology*. 18 : 153-163.
- Apollonio, M., R. Andersen, et R. Putman. 2010. *European Ungulates and their management in the 21st century*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Beier, P., et D.R. McCullough. 1990. Factors influencing white-tailed deer activity patterns and habitat use. *Wildlife Monographs*. 109 : 3-51.
- Bischof, R., L.E. Loe, E.L. Meisingset, B. Zimmermann, B. Van Moorter, et A. Mysterud. 2012. A migratory northern ungulate in the pursuit of spring: jumping or surfing the green wave? *American Naturalist*. 180 : 407-424.

- Bjørneraas, K., I. Herfindal, E.J. Solberg, B.-E. Seather, B. Van Moorter, et 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.
- Bocci, A., A. Monaco, P. Brambilla, I. Angelini, et S. Lovari. 2010. Alternative strategies of space use of female red deer in a mountainous habitat. *Annales Zoologici Fennici*. 47 : 57-66.
- Bongi, P., S. Ciuti, S. Grignolio, M. Del Frate, S. Simi, D. Gandelli, et M. Apollonio. 2008. Anti-predator behaviour, space use and habitat selection in female roe deer during the fawning season in a wolf area. *Journal of Zoology*. 276 : 242-251.
- Börger, L., et J.M. Fryxell. 2012. Quantifying individual differences in dispersal using net squared displacement. Pp. 222-230 in *Dispersal Ecology and Evolution* (J. Clobert, M. Baguette, et T.G. Benton, eds.). Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.
- Börger, L., B.D. Dalziel, et 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.
- Bunnefeld, N., L. Börger, B. Van Moorter, C.M. Rolandsen, H. Dettki, E.J. Solberg, et G. Ericsson. 2011. A model-driven approach to quantify migration patterns: individual, regional and yearly differences. *Journal of Animal Ecology*. 80 : 466–476.
- Burnham, K.P., et D.R. Anderson. 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information theoretic approach*. 2nd ed. Springer-Verlag, New York.

- Cagnacci, F., L. Boitani, R.A. Powell, et M.S. Boyce, 2010. Animal ecology meets GPS-based radiotelemetry: a perfect storm of opportunities and challenges. *Philosophical transactions of the royal society bulletin*. 365 : 2157-2162.

- Cagnacci, F., et al. 2011. Partial migration in roe deer: migratory and resident tactics are end points of a behavioural gradient determined by ecological factors. *Oikos*. 120 : 1790-1802.

- Calenge, C. 2006. The package adehabitat for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling*. 197 : 516-519.

- Calenge, C., A.-B. Dufour, et D. Maillard. 2005. K-select analysis: a new method to analyse habitat selection in radio-tracking studies. *Ecological Modelling*. 186 : 143-153.

- Carvalho, P., A.J.A. Nogueira, A.M.V.M. Soares, et C. Fonseca, C. 2008. Ranging behaviour of translocated roe deer in a Mediterranean habitat: seasonal and altitudinal influences on home range size and patterns of range use. *Mammalia*. 72:89:94.

- Cederlund, G. 1982. Mobility response of roe deer (*Capreolus capreolus*) to snow depth in a boreal habitat. *Swedish Wildlife Research*. 12 : 37–68.

- Cederlund, G. 1989. Activity patterns in moose and roe deer in a north boreal forest. *Ecography*. 12 : 39-45.

- Cleveland, W. 1993. *Visualizing data*. Hobart Press.

- Crête, M., et S. Larivière. 2003. Estimating the costs of locomotion in snow for coyotes. *Canadian Journal of Zoology*. 81 : 1808-1814.

- Conradt, L., T. H. Clutton-Brock, et F. E. Guinness. 1999. The relationship between habitat choice and lifetime reproductive success in female red deer. *Oecologia*. 120 : 218-224.
- Danilkin, A. et A.J.M. Hewison. 1996. Behavioural ecology of siberian and european roe deer. Chapman & Hall, London.
- Darmon, G., C. Calenge, A. Loison, J.-M. Jullien, D. Maillard, et J.-F. Lopez. 2012. Spatial distribution and habitat selection in coexisting species of mountain ungulates. *Ecography*. 35 : 44-53.
- D'Eon, R.G., et D. Delparte. 2005. Effects of radio-collar position and orientation on GPS radio-collar performance, and the implications of PDOP in data screening. *Journal of Applied Ecology*. 42 : 383-388.
- Dingle, H., et V.A. Drake. 2007. What is migration? *Bioscience*. 57 : 113-121.
- Duncan, P., et al. 1998. Feeding strategies and digestive physiology. Pp. 91-116 in *The European roe deer: the biology of success* (R. Andersen, P. Duncan, et J.D.C. Linnell, eds.). Scandinavian University Press, Oslo, Norway.
- Dussault, C., R. Courtois, J.-P. Ouellet, et I. Girard. 2005a. Space use of moose in relation to food availability. *Canadian journal of Zoology*. 83 : 1431-1437.
- Dussault, C., J.-P. Ouellet, R. Courtois, J. Huot, L. Breton, et H. Jolicoeur. 2005b. Linking moose habitat selection to limiting factors. *Ecography*. 28 : 619-628.

- ESRI. 2014. ArcMAP 10.2.2 ESRI (Environmental Systems Research Institute). Redlands, California, USA.
- Forrester, T. D., D. S. Casady et H. U. Wittmer. 2015. Home sweet home: fitness consequences of site familiarity in female black-tailed deer. *Behavioural ecology and sociobiology*. 69 : 603-612.
- Fortin, D. et al. 2008. Habitat selection and the evolution of specialists in heterogeneous environments. – *Israel Journal of Ecology and Evolution*. 54 : 311-328.
- Fretwell, S.D. et H.L. Lucas, 1969. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical development. *Acta Biotheoretica*. 19 : 16-36.
- Fryxell, J.M. 1991. Forage quality and aggregation by large herbivores. *American Naturalist*. 138 : 478-498.
- Fryxell, J.M., et A.R.E. Sinclair, 1988. Causes and consequences of migration by large herbivores. *Trends in Ecology and Evolution*. 3 : 237-241.
- Gaillard, J.-M., A.J. Sempere, J.-M. Boutin, G. Van Laere, et B. Boisaubert. 1992. Effects of age and body weight on the proportion of females breeding in a population of roe deer (*Capreolus capreolus*). *Canadian journal of Zoology*. 70 : 1541-1545.
- Gaillard, J.-M., D. Delorme et J.-M. Jullien. 1993a. Effects of cohort, sex, and birth date on body development of roe deer (*Capreolus capreolus*) fawns. *Oecologia*. 94 : 57-61.

- Gaillard J.-M., D. Delorme, J.-M. Boutin, G. Van Laere, B. Boisaubert, et R. Pradel. 1993b. Roe deer survival patterns: a comparative analysis of contrasting populations. *Journal of Animal Ecology*. 62 : 778-791.
- Gaillard J.-M., D. Delorme, J.-M. Boutin, G. Van Laere, et B. Boisaubert. 1996. Body mass of roe deer fawns during winter in 2 contrasting populations. *Journal of Wildlife Management*. 60 : 29-36.
- Gaillard J.-M., D. Delorme, G. Van Laere, P. Duncan, et J.-D. Lebreton. 1997. Early survival in roe deer: causes and consequences of cohort variation in two contrasted populations. *Oecologia*. 112 : 502–513.
- Gaillard, J.-M., O. Liberg, R. Andersen, A.J.M. Hewison, et G. Cederlund. 1998a. Population dynamics of roe deer. *The European roe deer: the biology of a success* (eds R. Andersen, P. Duncan et J.D.C. Linnell), Scandinavian University Press, pp. 309-335.
- Gaillard, J.-M., R. Andersen, D. Delorme, et J.D.C. Linnell. 1998b. Family effect on growth and survival of juvenile roe deer. *Ecology*. 79 : 2878-2889.
- Gaillard, J.-M., M. Festa-Bianchet, D. Delorme, et J. Jorgenson. 2000. Body mass and individual fitness in female ungulates : bigger is not always better. *Proceedings of the royal society, london*. 267 : 471-477.
- Gaillard, J.-M., A. Loison, C. Toïgo, D. Delorme, et G. Van Laere. 2003. Cohort effects and deer population dynamics. *Ecoscience*. 10 : 412-420.
- Gaillard, J.-M., M. Hebblewhite, A. Loison, M. Fuller, R. Powell, M. Basille, et B. Van Moorter. 2010. Habitat-performance relationships: finding the right metric at a given

- spatial scale. *Philosophical Transactions of the Royal Society Bulletin*. 365 : 2255-2265.
- Garel, M., C. Bonenfant, J.-L. Hamann, F. Klein, et J.-M. Gaillard. 2010. Are abundance indices derived from spotlight counts reliable to monitor red deer population? *Wildlife Biology*. 16 : 77-84.
- Gelman, A. et D. Rubin. 1992. Inference from iterative simulation using multiple sequences. *Statistical science*. 7 : 457-472.
- Gelman, A. et X. Meng. 1996. Model checking and model improvement. Pp. 189-201 in: Gilks, W. et Richardson, S. (Eds.), *Markov chain Monte Carlo in practice*, Chapman & Hall/CRC.
- Godvik, I.M.R., L. E. Loe, J. O. Vik, V. Veiberg, R. Langvatn, et A. Mysterud. 2009. Temporal scales, trade-offs, and functional responses in red deer habitat selection. *Ecology*. 90 : 699-710.
- Gottardi, E., F. Tua, B. Cargnelutti, M.-L. Maublanc, J.-M. Angibault, S. Said, et H. Verheyden. 2010. Use of GPS activity sensors to measure active and inactive behaviours of European roe deer (*Capreolus capreolus*). *Mammalia*. 74 : 355-362.
- Graham, M. H. 2003. Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology*. 84 : 2809-2815.
- Greenacre, M. 2007. *Correspondence analysis in practice*, second edition. Chapman & Hall/CRC, London.

- Guillet, C., R. Bergström, et G. Cederlund. 1996. Size of winter home range of roe deer *Capreolus capreolus* in two forest areas with artificial feeding in Sweden. *Wildlife Biology*. 2 : 107-111.
- Hall, L., P. Krausman, et M. Morrison. 1997. The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin*. 25 : 173-182.
- Hamann, J.-L., F. Klein et C. Saint-Andrieux. 1997. Domaine vital diurne et déplacements des biches (*Cervus elaphus*) sur le secteur de la Petite Pierre (Bas Rhin). *Gibier Faune Sauvage*. 14 : 1-17.
- Hansen, B.B., I. Herfindal, R. Aanes, B.-E. Saether, et S. Henriksen. 2009. Functional response in habitat selection and the trade-offs between forage niche components in a large herbivore. *Oikos*. 118 : 859-872.
- Hebblewhite, M., et E. Merrill. 2008. Modelling wildlife-human relationships for social species with mixed-effects resource selection models. *Journal of Applied Ecology*. 45 : 834-844.
- Herfindal, I., J.-P. Tremblay, B.B. Hansen, E.J. Solberg, M. Heim, et B.-E. Saether. 2009. Scale dependency and functional response in moose habitat selection. *Ecography*. 32 : 849-859.
- Hewison, A.J.M., J.-P. Vincent, et D. Reby. 1998. Social organisation of European roe deer. *The European roe deer: the biology of a success* (eds R. Andersen, P. Duncan et J. D. C. Linnell), Scandinavian University Press, pp. 189-220.

- Hewison, A.J.M., J.-P. Vincent, J. Joachim, J.-M. Angibault, B. Cargnelutti et C. Cibien. 2001. The effects of woodland fragmentation and human activity on roe deer distribution in agricultural landscapes. *Canadian Journal of Zoology*. 79 : 679-689.
- Hirzel, A., J. Hausser, D. Chessel, and N. Perrin. 2002. Ecological-niche factor analysis: How to compute habitat suitability maps without absence data? *Ecology*. 83 : 2027-2036.
- Hurlbert, S.H. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs*. 54 : 187-211.
- Hobbs, N.T. 1996. Modification of ecosystems by ungulates. *Journal of Wildlife Management*. 60 : 695 - 713.
- Hofmann, R.R. 1989. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia*. 78 : 443-457.
- Holand, Ø. et al. 1998. Roe deer in northern environments: Physiology and behaviour. Pp. 117-138 in *The European roe deer: the biology of success* (R. Andersen, P. Duncan, and J. D. C. Linnell, eds.). Scandinavian University Press, Oslo, Norway.
- Holling, C.S. 1959. The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the european pine sawfly. *The Canadian Entomologist*. 91 : 293-320.
- Johnson, D. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology*. 61 : 65-71.

- Jones, O. R., J. G. Pilkington, et M. J. Crawley. 2006. Distribution of a naturally fluctuating ungulate population among heterogeneous plant communities: ideal and free? *Journal of Animal Ecology*. 75 : 1387-1392.
- Kie, J.G., R.T. Bowyer, M.C. Nicholson, B.B. Boroski, et E.R. Loft. 2002. Landscape heterogeneity at differing scales: effects on spatial distribution of mule deer. *Ecology*. 83 : 530-544.
- Lambertin, V. 1992. Carte géologique de la forêt domaniale de Chizé. Révision de l'aménagement de la forêt domaniale de Chizé, Office National des Forêts, Paris.
- Latham, J. 1999. Interspecific interactions of ungulates in European forests: an overview. *Forest ecology and management*. 120 : 13-21.
- Lenoir, J., J.C. Gégout, P.A. 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.
- Liberg, O., et al. 1998. Mating system, mating tactics and the function of male territoriality in roe deer. Pp. 221-256 in *The European roe deer: the biology of success* (R. Andersen, P. Duncan, et J.D.C. Linnell, eds.). Scandinavian University Press, Oslo, Norway.
- Linnell, J.D.C., et al. 1998. The European roe deer: A portrait of a successful species. Pp. 11-22 in *The European roe deer: the biology of success* (R. Andersen, P. Duncan, et J.D.C. Linnell, eds.). Scandinavian University Press, Oslo, Norway.
- Linnell, J.D.C., et R. Andersen. 1998. Territorial fidelity and tenure in roe deer bucks. *Acta Theriologica*. 43 : 67-75.

- Loison, A., C. Toïgo, et J.-M. Gaillard. 2003. Large herbivores in European alpine ecosystems: current status and challenges for the future. In: L. Nagy, G. Grabherr, C. Körner, DBA Thompson, editors. *Alpine Biodiversity in Europe*. Berlin: Springer. 351-366.
- Lone, K., L.E. Loe, E.L. Meisingset, I. Starnes, et A. Mysterud. 2015. An adaptive behavioural response to hunting: surviving male red deer shift habitat at the onset of the hunting season. *Animal Behaviour*. 102 : 127-138.
- Mabille, G., C. Dussault, J.-P. Ouellet, et C. Laurian. 2012. Linking trade-offs in habitat selection with the occurrence of functional responses for moose living in two nearby study areas. *Oecologia*. 170 : 965-977.
- Manly, B. F. J., L. L. McDonald, D. L. Thomas, T. L. McDonald, et W. P. Erickson. 2002. *Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies*. Second edition. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Mauget. C., R. Mauget, et A. Sempéré. 1999. Energy expenditure in European roe deer fawns during the suckling period and its relationship with maternal reproductive cost. *Canadian Journal of Zoology*. 77 : 389-396.
- Massé, A., et S.D. Côté. 2013. Spatiotemporal variations in resources affect activity and movement patterns of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) at high density. *Canadian Journal of Zoology*. 91 : 252-263.
- McArthur, R.H. et E.R. Pianka. 1966. On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist*. 100 : 603-609.

- McLoughlin, P. D., M. S. Boyce, T. Coulson, et T. Clutton-Brock, 2006. Lifetime reproductive success and density-dependent, multi-variable resource selection. *Proceedings of the royal society, london.* 273 : 1449-1454.
- McLoughlin, P.D., J.-M. Gaillard, M.S. Boyce, C. Bonenfant, F. Messier, P. Duncan, D. Delorme, B. Van Moorter, S. Saïd, et F. Klein. 2007. Lifetime reproductive success and composition of the home range in a large herbivore. *Ecology.* 88 : 3192-3201.
- Morellet N., H. Verheyden, J. -M. Angibault, B. Cargnelutti, B. Lourtet, et A. J. M. Hewison. 2009. The effect of capture on ranging behaviour and activity of the European roe deer *Capreolus capreolus*. *Wildlife Biology.* 15 : 278-287.
- Morellet, N., B. Van Moorter, B. Cargnelutti, J.-M. Angibault, B. Lourtet, J. Merlet, S. Ladet, et A.J.M. Hewison. 2011. Landscape composition influences roe deer habitat selection at both home range and landscape scales. *Landscape Ecology.* 26 : 999-1010.
- Morellet, N., et al. 2013. Seasonality, weather, and climate affect home range size in roe deer across a wide latitudinal gradient within Europe. *Journal of Animal Ecology.* 82 : 1326-1339.
- Morris, D.W. 1987. Ecological scale and habitat use. *Ecology.* 68 : 362-369.
- Morris, D.W. 2003. Toward an ecological synthesis: a case for habitat selection. *Oecologia.* 136 : 1-13.
- Murray, D.L., et S. Boutin. 1991. The influence of snow on Lynx and coyote movements: Does morphology affect behaviour? *Oecologia.* 88 : 463-469.

- Mysterud, A. 1999. Seasonal migration pattern and home range of roe deer (*Capreolus capreolus*) in an altitudinal gradient in southern Norway. *Journal of Zoology*. 247 : 479-486.
- Mysterud, A., et R.A. Ims. 1998. Functional responses in habitat use: availability influences relative use in trade-off situations. *Ecology*. 79 : 1435–1441.
- Mysterud., A., B.H. Bjornsen, et E. Ostbye. 1997. Effects of snow depth on food and habitat selection by roe deer *Capreolu capreolus* along an altitudinal gradient in south-central Norway. *Wildlife Biology*. 3 : 27-33.
- Mysterud, A., P.K. Larsen, R.A. Ims, et E. Østbye. 1999. Habitat selection by roe deer and sheep: does habitat ranking reflect resource availability?. *Canadian Journal of Zoology*. 77 : 776–783.
- Mysterud, A., R. Langvatn, N.G. Yoccoz, et N.C. Stenseth. 2001. Plant phenology, migration and geographical variation in body weight of a large herbivore: the effect of a variable topography. *Journal of Animal Ecology*. 70 : 915-923.
- Mysterud, A., R. Bischof, L.E. Loe, J. Odden, et 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.
- Nathan, R., W.M. Getz, E. Revilla, M. Holyoak, R. Kadmon, D. Saltz, et P.E. Smouse. 2008. A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 105 : 19052-19059.

- Neter, J., M.H. Kutner, C.J. Nachtsheim, et W. Wasserman. 1996. Applied linear statistical models. 4th ed. Irwin, Chicago, Illinois.
- Newton, I. 1989. Lifetime reproduction in birds. Academic Press, London.
- Nicholson, M.C., R.T. Bowyer, et J.G. Kie. 1997. Habitat selection and survival of mule deer: Tradeoffs associated with migration. *Journal of Mammalogy*. 78 : 483-504.
- Nilsen, E. B., J. D. C. Linnell, et R. Andersen. 2004. Individual access to preferred habitat affects fitness components in female roe deer. *Journal of Animal Ecology*. 73 : 44-50.
- Osco, T.J., M.N. Hiltz, R.J. Hudson, et S.M. Wasel. 2004. Moose habitat preference in response to changing availability. *Journal of Wildlife Management*. 68 : 576-584.
- Owen-Smith, N., J.M. Fryxell, et E.H. Merrill. 2010. Foraging theory upscaled: the behavioural ecology of herbivore movement. *Philosophical Transactions of the Royal Society Bulletin*. 365 : 2267-2278.
- Parker, K.L., C.T. Robbins, et T.A. Hanley. 1984. Energy expenditures for locomotion by mule deer and elk. *Journal of Wildlife Management*. 48 : 474-488.
- Pellerin, M., C. Calenge, S. Saïd, J.-M. Gaillard, H. Fritz, P. Duncan, et 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., J.-M. Gaillard, , P. Duncan, J.-P. Ouellet, et G. Van Laere. 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., G. Van Laere, P. Duncan, P. Kjellander, O. Liberg, D. Delorme, et D. Maillard. 2002. Variations in adult body mass in roe deer: the effects of population density at birth and of habitat quality. *Proceedings of the royal society, london*. 269 : 747-753.
- Pettorelli, N., J.-M. Gaillard, P. Duncan, D. Maillard, G. Van Laere et D. Delorme. 2003. Age and density modify the effects of habitat quality on survival and movements of roe deer. *Ecology*. 84 : 3307-3316.
- Pettorelli, N., J.O. Vik, A. Myrseth, J.-M. Gaillard, C.J. Tucker, et N.C. Stenseth. 2005. Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. *Trends in Ecology and Evolution*. 20 : 503-510.
- Pinheiro, J., D. Bates, S. DebRoy, D. Sarkar, and the R Development Core Team. 2015. nlme: linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3.1-113. URL: <http://CRAN.R-project.org/package=nlme>. Accessed 09/02/2015.
- Plard, F., J.-M. Gaillard, T. Coulson, A.J.M. Hewison, D. Delorme, C. Warnant, et C. Bonenfant. 2014. Mismatch Between Birth Date and Vegetation Phenology Slows the Demography of Roe Deer. *Plos Biology*. 12 : e1001828.
- Plummer, M. 2010. JAGS Version 2.1.0 user manual. Lyon, France.

- R Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.
- R Core Team. 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. "<http://www.R-project.org/>".
- Ramanzin, M., E. Stuardo, et D. Zanon. 2007. Seasonal migration and home range of roe deer (*Capreolus capreolus*) in the Italian eastern Alps. *Canadian Journal of Zoology*. 85 : 280-289.
- Redjadj, C., et al. 2014. Intra- and interspecific differences in diet quality and composition in a large herbivore community. *PlosOne*. 9 : e84756.
- Rettie, W.J., et F. Messier. 2000. Hierarchical habitat selection by woodland caribou: its relationship to limiting factors. *Ecography*. 23 : 466-478.
- Rice, C. G. 2008. Seasonal altitudinal movements of mountain goats. *Journal of Wildlife Management* 72 : 1706-1716.
- Richard, E., J.-M. Gaillard, S. Saïd, J.-L. Hamann, et F. Klein. 2010. High red deer density depresses body mass of roe deer fawns. *Oecologia*. 163 : 91-97.
- Richard, E., S. Saïd, J.-L. Hamann, J.-M. Gaillard. 2011. Toward an identification of resources influencing habitat use in a multi-specific context. *Plos One* 6 : e29048.
- Richard, E., N. Morellet, B. Cargnelutti, J.-M. Angibault, C. Vanpé, et A.J.M. Hewison. 2012. Ranging behaviour and excursions of female roe deer during the rut. *Behavioural Processes*. 79 : 28-35.

- Sabine, D.L., S.F. Morrison, H.A. Whitlaw, W.B. Ballard, J. Graham Forbes, et J. Bowman. 2002. Migration behaviour of white-tailed deer under varying winter climate regimes in New Brunswick. *Journal of Wildlife Management*. 66 : 718-728.
- Saïd, S., J.-M. Gaillard, P. Duncan, N. Guillon, N. Guillon, S. Servanty, M. Pellerin, K. Lefeuvre, K. Martin et G. Van Laere. 2005a. Ecological correlates of home range size in spring-summer for female roe deer in a deciduous woodland. *Journal of Zoology*, London. 267 : 301-308.
- Saïd, S., M. Pellerin, N. Guillon, F. Debias, et H. Fritz. 2005b. Assessment of forage availability in ecological studies. *European Journal of Wildlife Research*. 51 : 242-247.
- Saïd, S., J.-M. Gaillard, O. Widmer, F. Débias, G. Bourgoïn, D. Delorme, et C. Roux. 2009. What shapes intra-specific variation in home range size ? A case study of female roe deer. *Oikos*. 118 : 1299-1306.
- Schoener, T.W. 1971. Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 2 : 369-404.
- Sempéré, A., R. Mauge, et C. Mauge. 1998. Reproductive physiology of roe deer. *The European roe deer: the biology of a success* (eds R. Andersen, P. Duncan et J.D.C. Linnell), Scandinavian University Press, pp. 309-335.
- Senft, R.L., M.B. Coughenour, D.W. Bailey, L.R. Rittenhouse, O.E. Sala, et D.M. Swift. 1987. Large herbivore foraging and ecological hierarchies. *BioScience*. 37 : 789-799.

- Spiegelhalter, D., N. Best, B. Carlin, et A. Van Der Linde. 2002. Bayesian measures of model complexity and fit. *Journal of the Royal Statistical Society Bulletin*. 64 : 583-639.

- Stephens, D.W. et J.R. Krebs. 1986. *Foraging theory*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

- Swihart, R., et N. Slade. 1985. Testing for independence of observations in animal movements. *Ecology*. 66 : 1176-1184.

- Telfer, E. S., et J. P. Kelsall. 1984. Adaptation of some large North American mammals for survival in snow. *Ecology*. 65 : 1828-1834.

- Tixier, H. et Duncan, P. 1996. Are European roe deer browsers? A review of variations in the composition of their diets. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)*. 51 : 3-17.

- Tixier, H. et P. Duncan, J. Schevov, A. Yani, M. Gleizes, et M. Lila. 1997. Food selection by European roe deer (*Capreolus capreolus*): effects of plant chemistry, and consequences for the nutritional value of their diets. *Journal of Zoology, London*. 242 : 229-245.

- Urbano, F., F. Cagnacci, C. Calenge, H. Dettki, A. Cameron, and M. Neteler. *Wildlife tracking data management: a new vision*. *Philosophical transactions of the royal society*. 365 : 2177-2185.

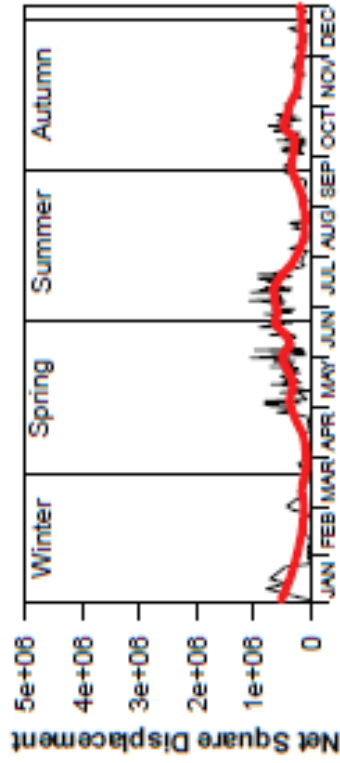
- Uzal, A., S. Walls, R.A. Stillman, et A. Diaz. 2013. Sika deer distribution and habitat selection: the influence of the availability and distribution of food, cover, and threats. *European Journal of Wildlife Resources*. 59 : 563-572.

- Van Beest F.M., A. Mysterud, L.E. Loe, et 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.
- Wahlstrom, L.K., et O. Liberg. 1995. Patterns of dispersal and seasonal migration in roe deer (*Capreolus capreolus*). *Journal of Zoology*. 235 : 455-467.
- Ward, J. 1963. Hierarchical grouping to optimize an objective function. *Journal of the American Statistical Association*. 58 : 236-244.
- White, G.C., et R.A. Garrott. 1990. *Analysis of wildlife radiotracking data*. Academic Press, San Diego, California.
- Widmer, O., S. Saïd, J. Miroir, P. Duncan, J.-M. Gaillard, et F. Klein. 2004. The effects of hurricane Lothar on habitat use of roe deer. *Forest Ecology and Management*. 195 : 237-242.

Annexe

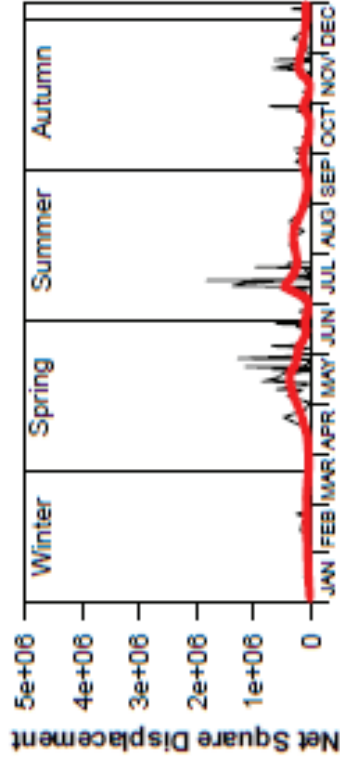
Annexe 1 : Annual variation in the net squared displacement for each roe deer (*Capreolus capreolus*; *Name_Year*) in the National Game and Wildlife Reserve of Les Bauges mountain range (Savoie, France) for each year in the monitoring period (2004-2008).

AGNES_06



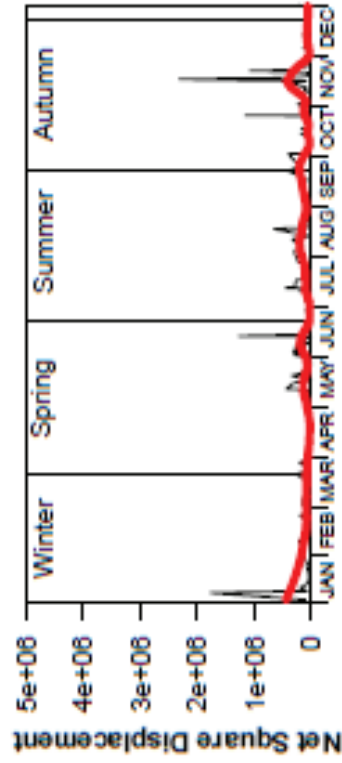
Date

AGNES_07



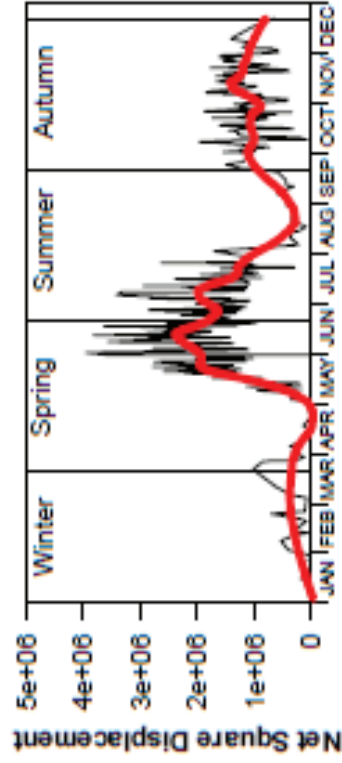
Date

ALAIN_06



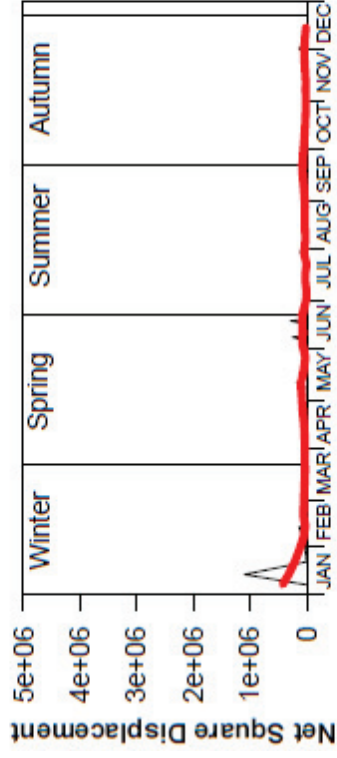
Date

ALAIN_07



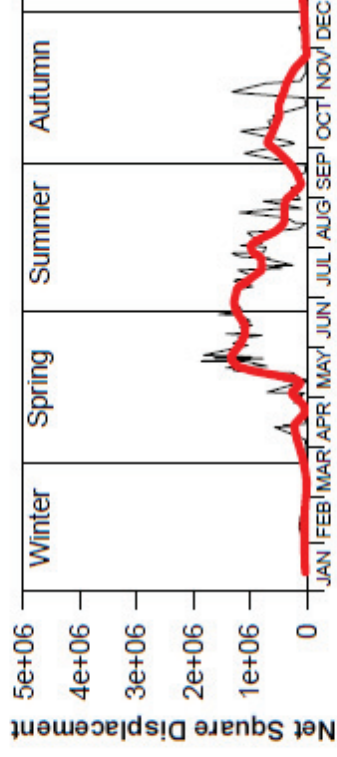
Date

AMANDINE_04



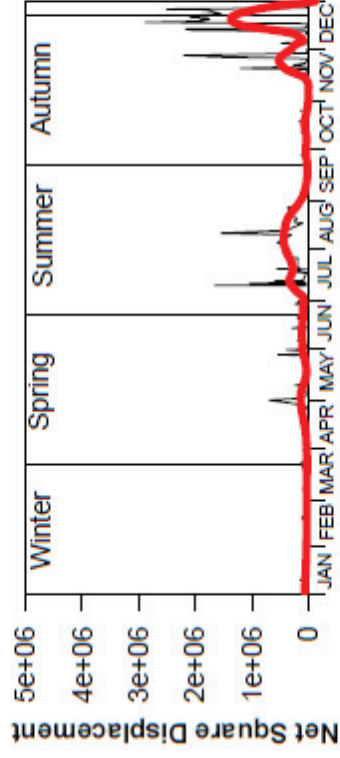
Date

AMANDINE_05



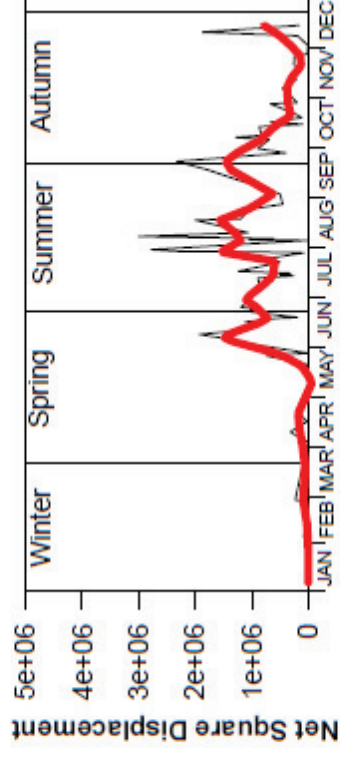
Date

AMANDINE_06



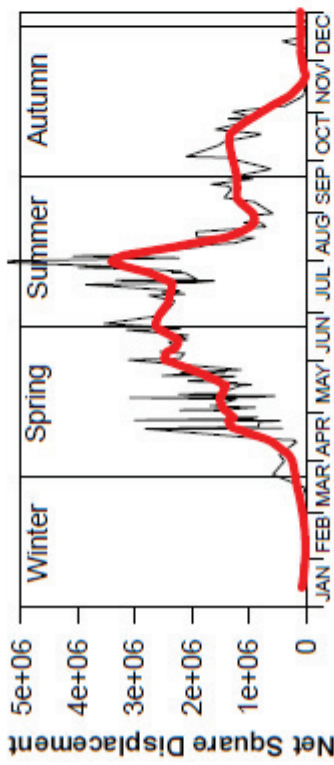
Date

AURELIEN_04



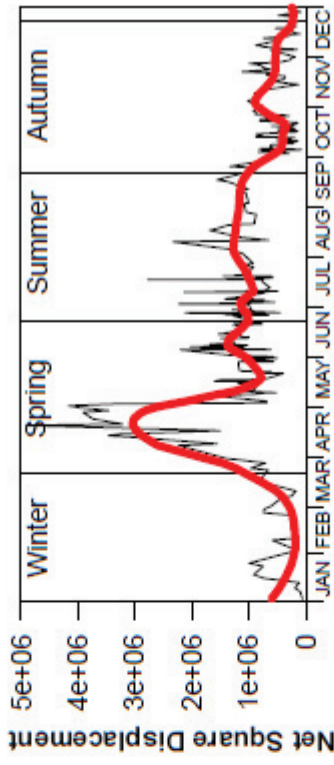
Date

AURELIEN_05



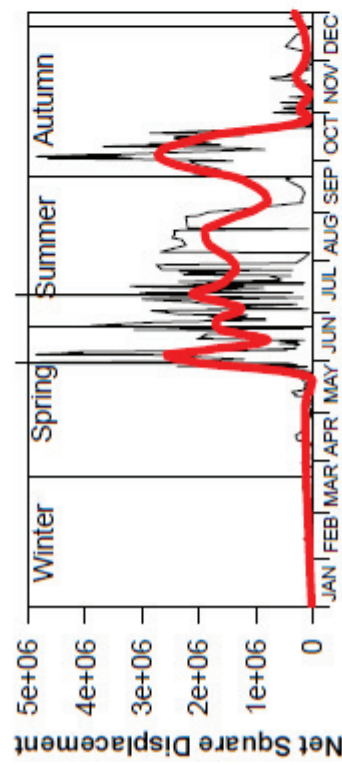
Date

BRUNO_06



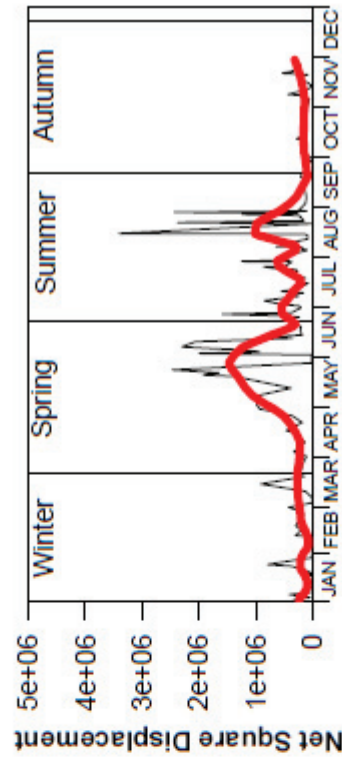
Date

BRUNO_07



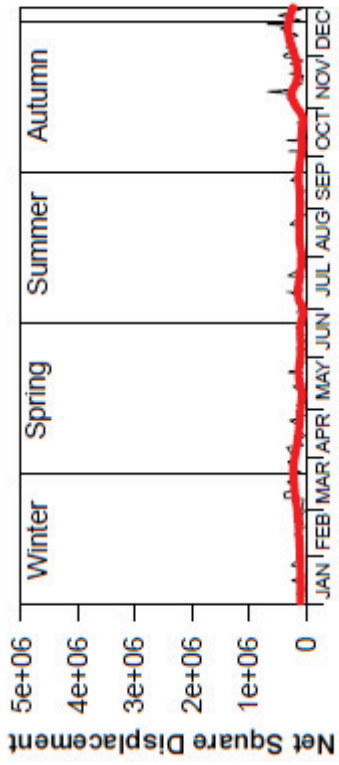
Date

BRUNO_08



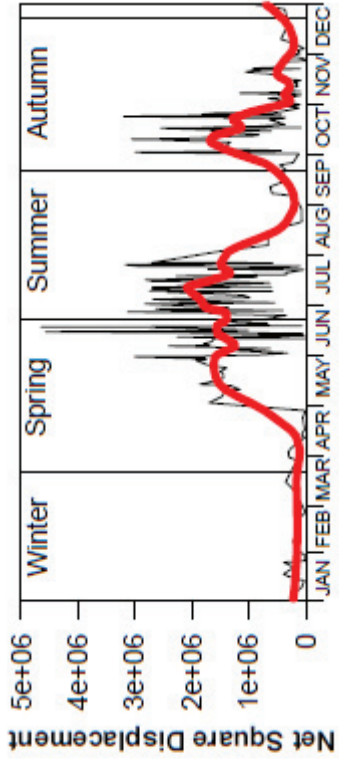
Date

EDWIGE_06



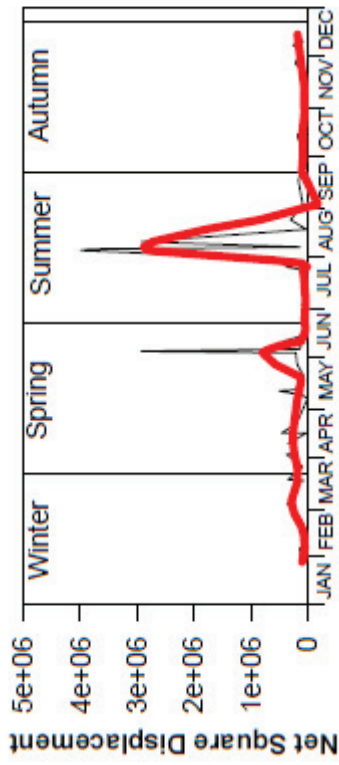
Date

EDWIGE_07



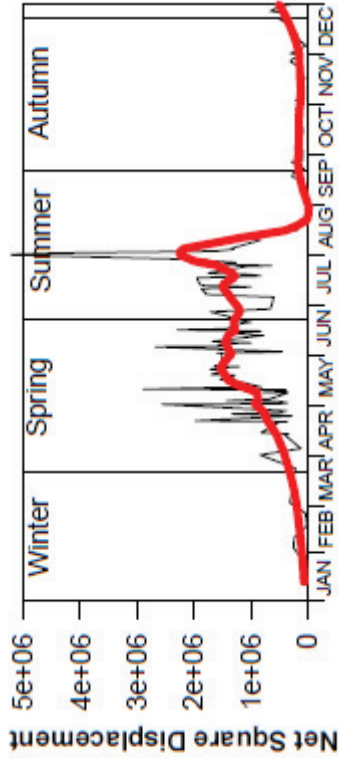
Date

ERIC_04



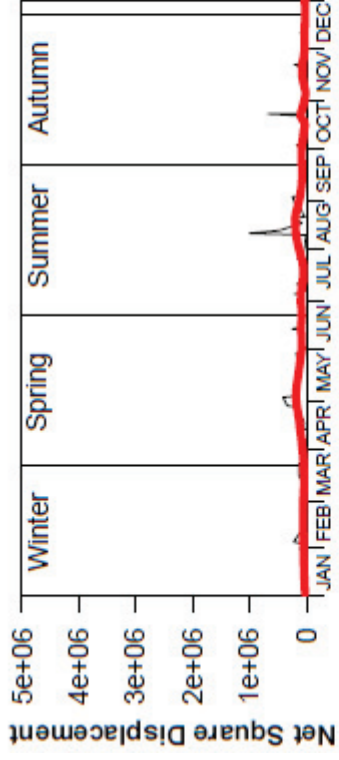
Date

ERIC_05

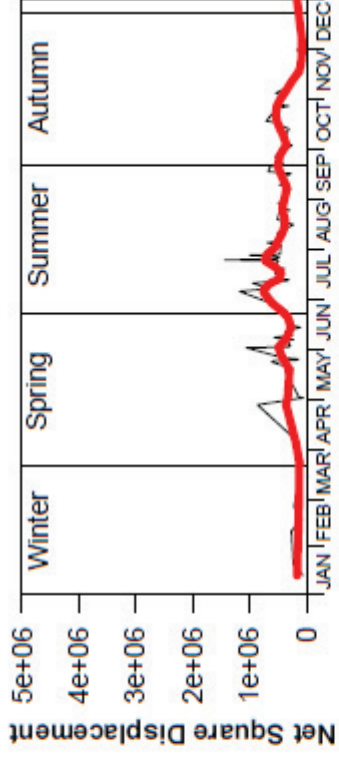


Date

ERIC_06

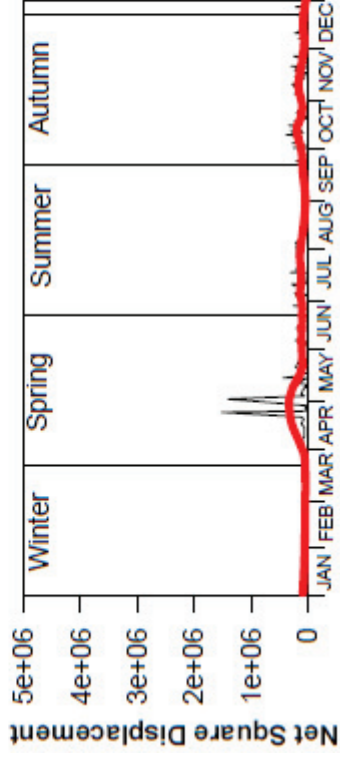


FLORENT_05



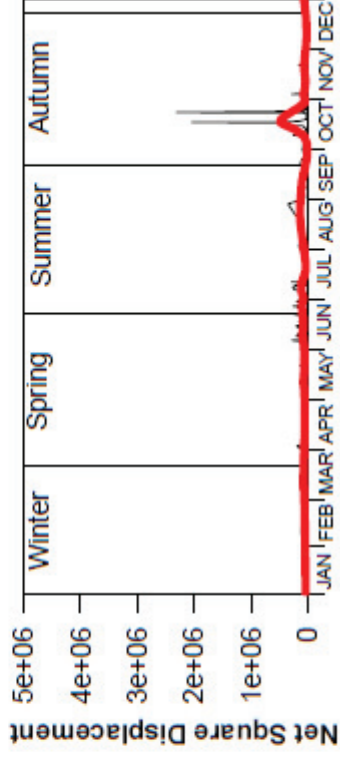
Date

FLORENT_06



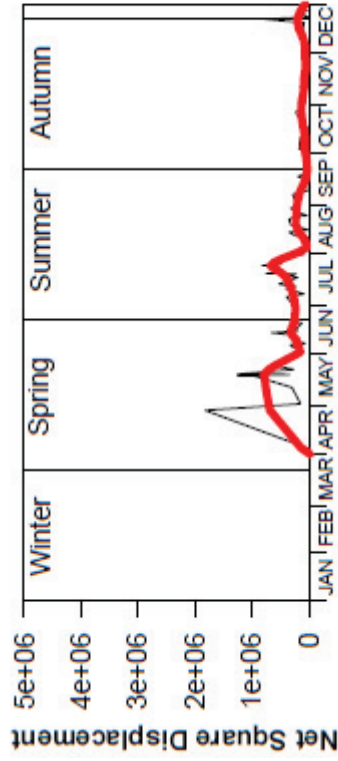
Date

FLORENT_07



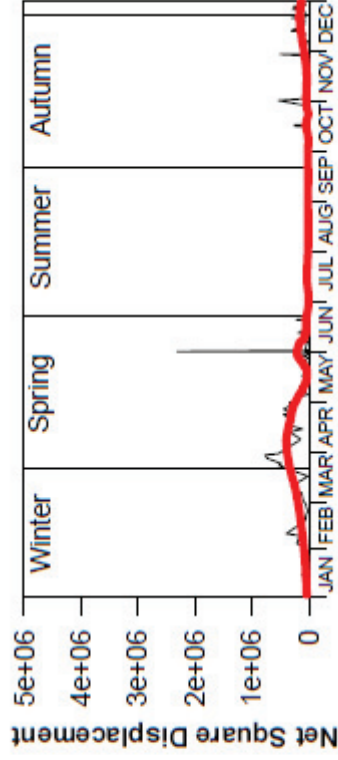
Date

GAELE_05



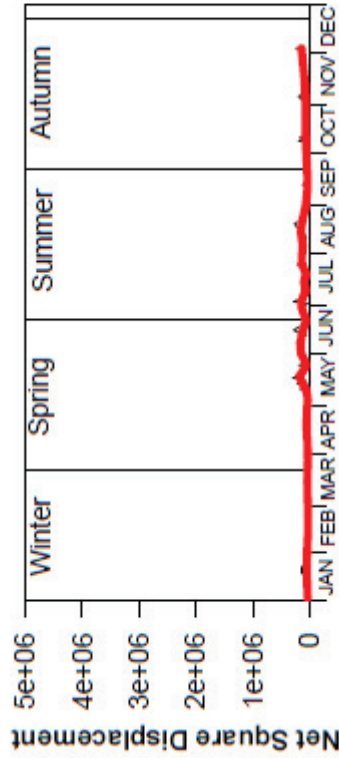
Date

GAELE_06



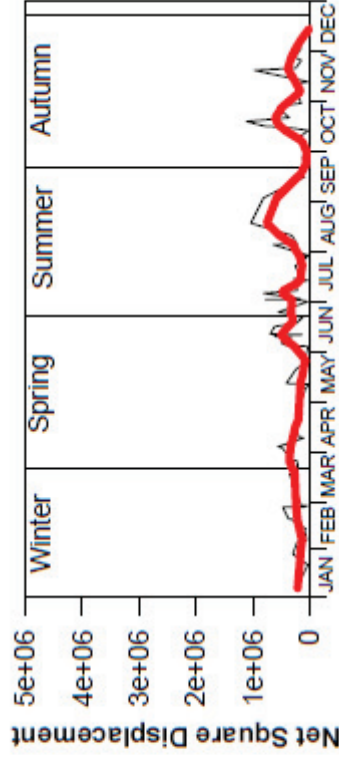
Date

GAELE_07



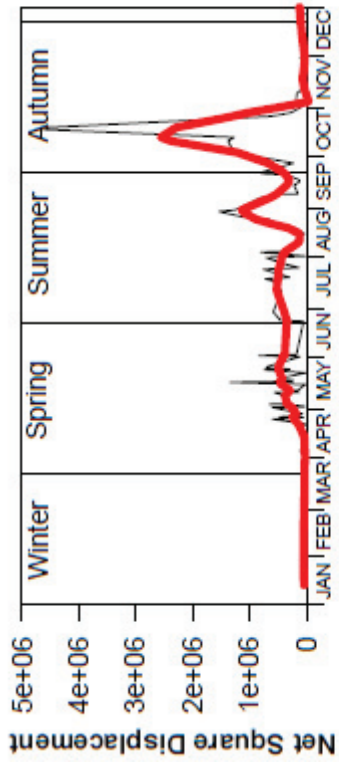
Date

GHYS_04



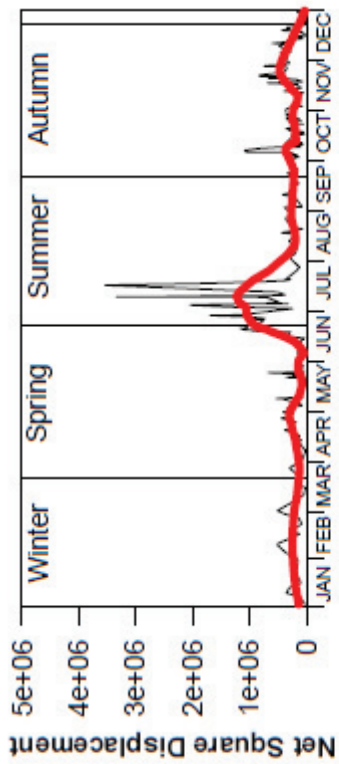
Date

GHYS_05



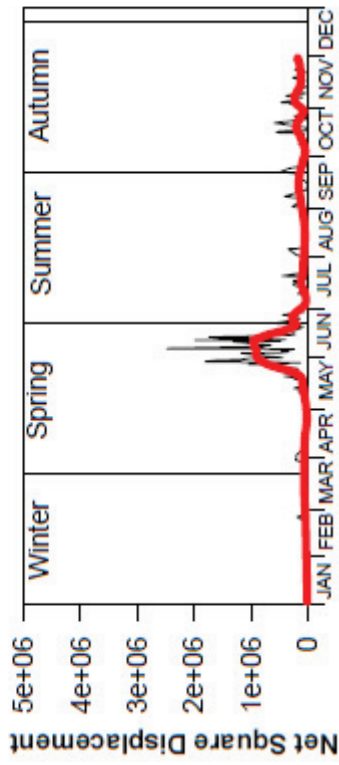
Date

GHYS_06



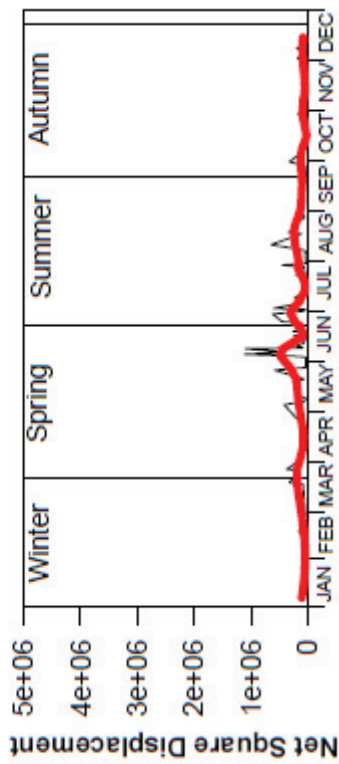
Date

GHYS_07



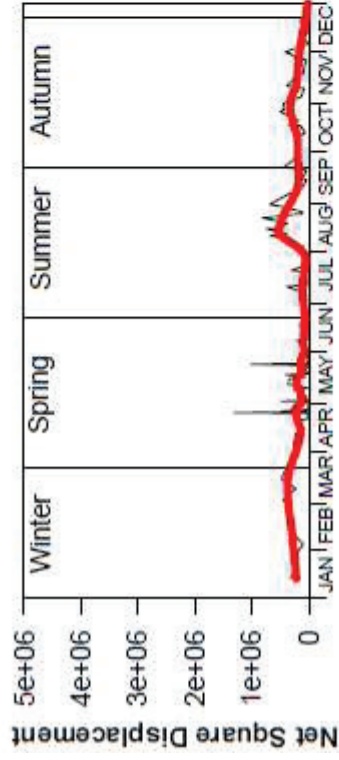
Date

INGRID_04



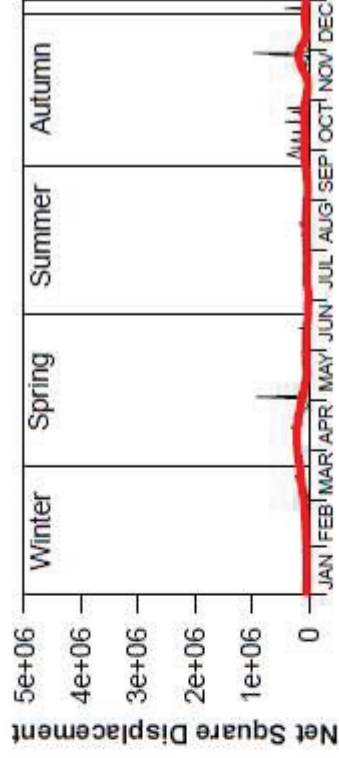
Date

INGRID_05



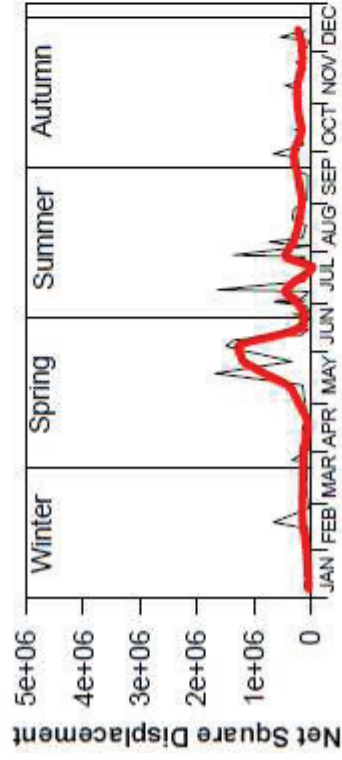
Date

INGRID_06



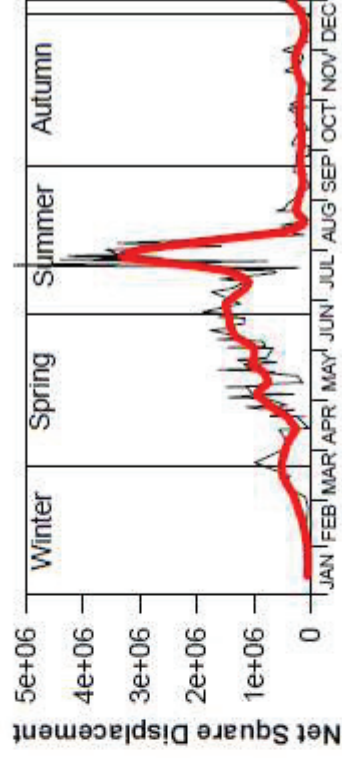
Date

JACQUELINE_04



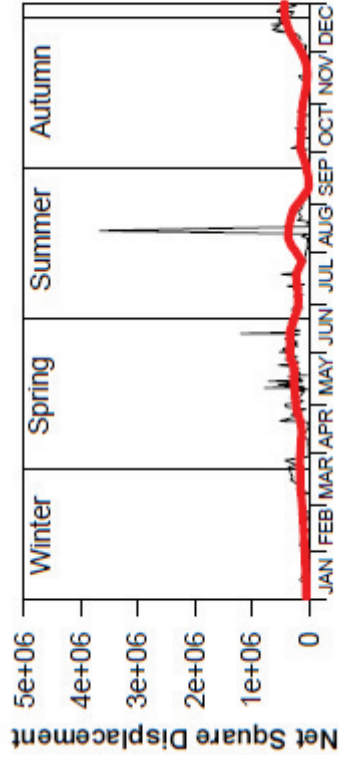
Date

JACQUELINE_05

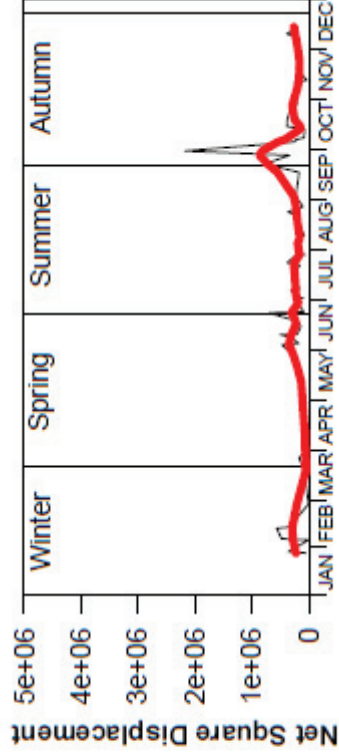


Date

JACQUELINE_06

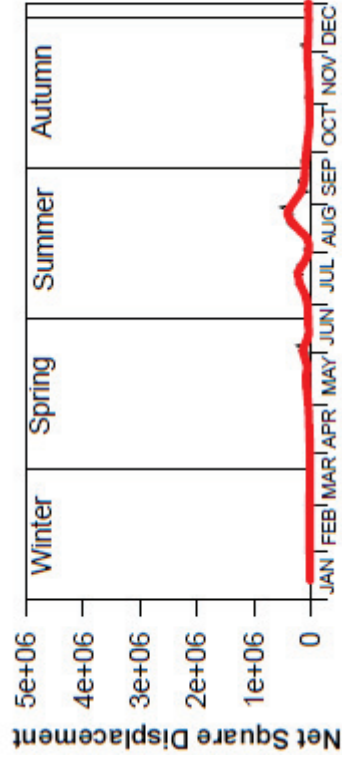


JULIETTE_04



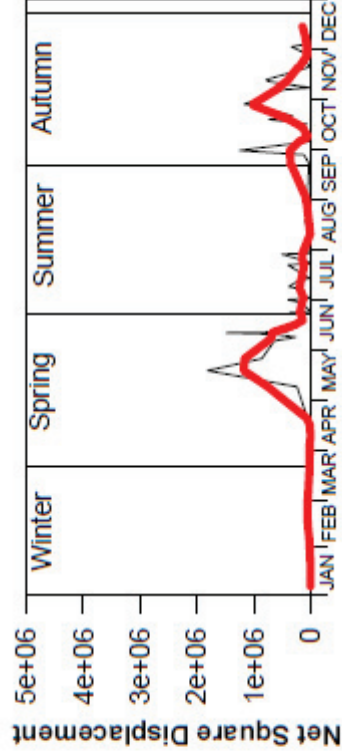
Date

JULIETTE_05



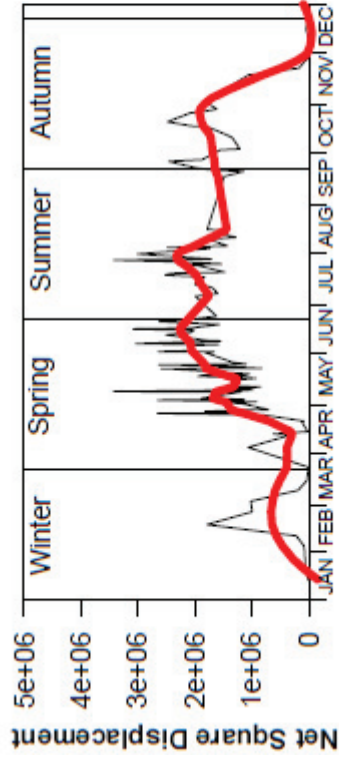
Date

LARRY_04



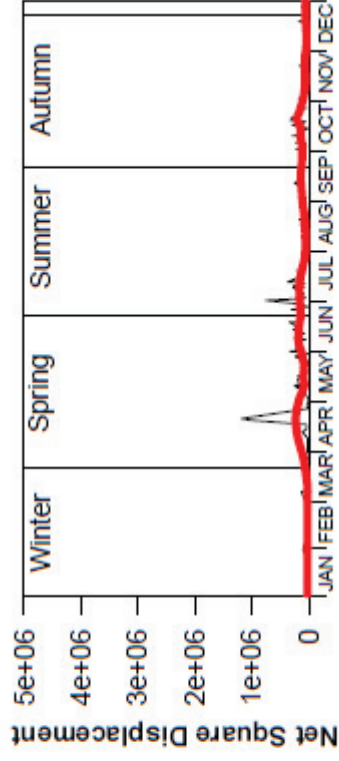
Date

LARRY_05



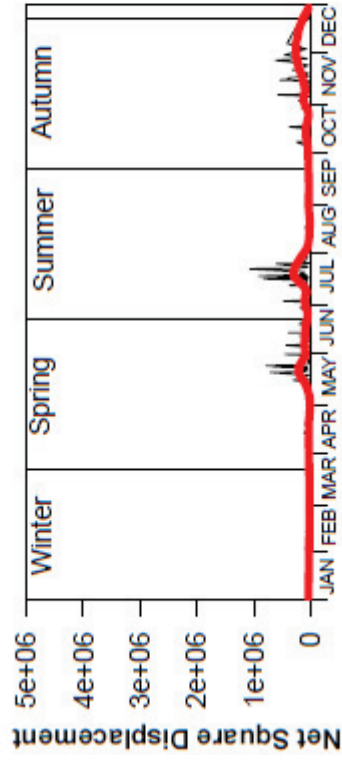
Date

LIONEL_06



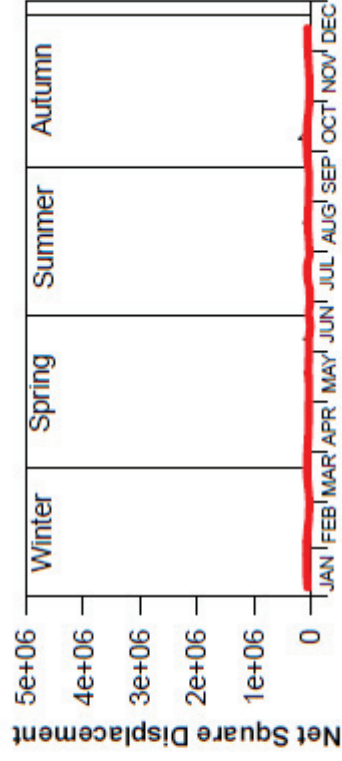
Date

LIONEL_07



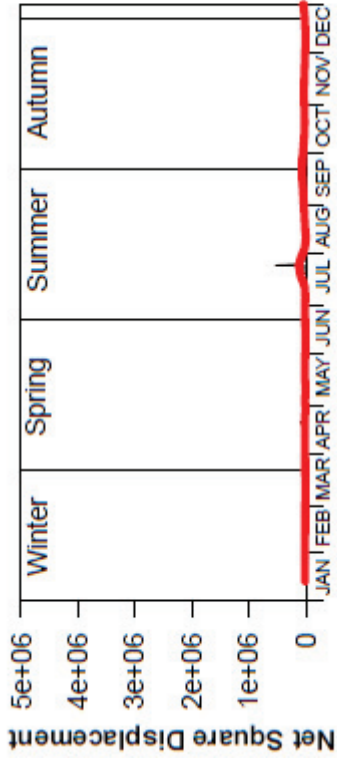
Date

MARYLINE_04



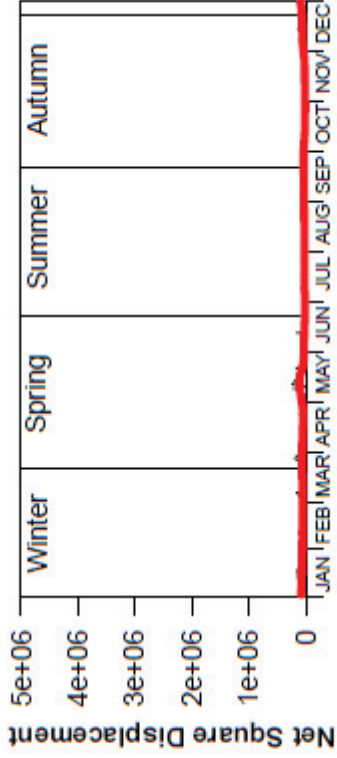
Date

MARYLINE_05



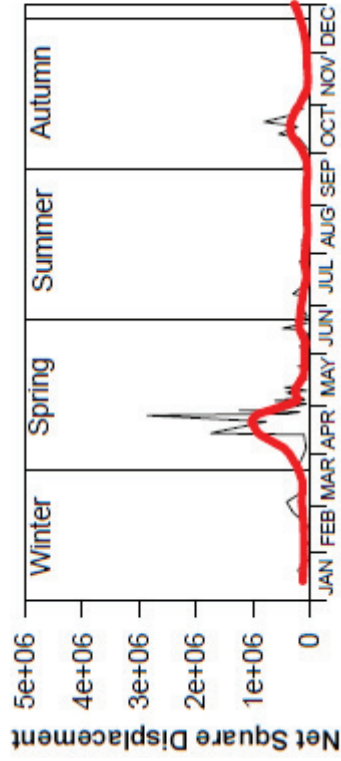
Date

MARYLINE_06



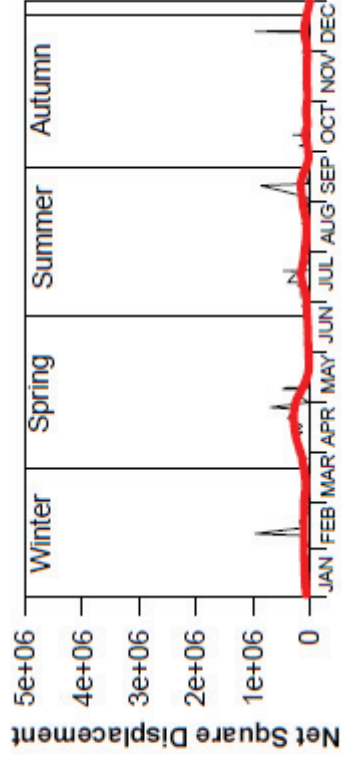
Date

MICKAEEL_05



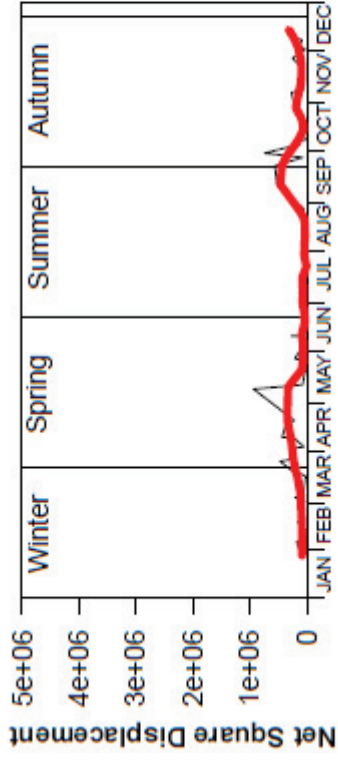
Date

MICKAEEL_06



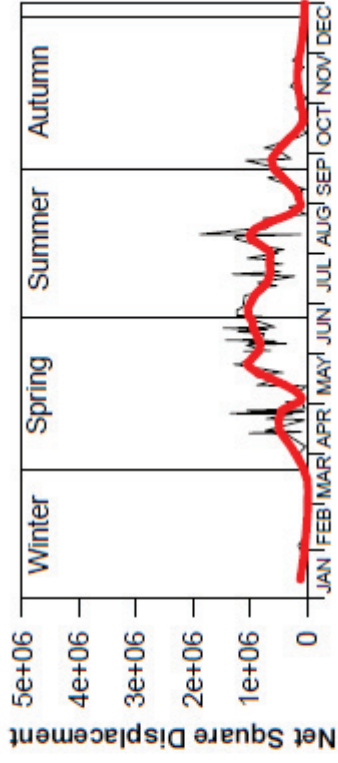
Date

NICOLAS_04



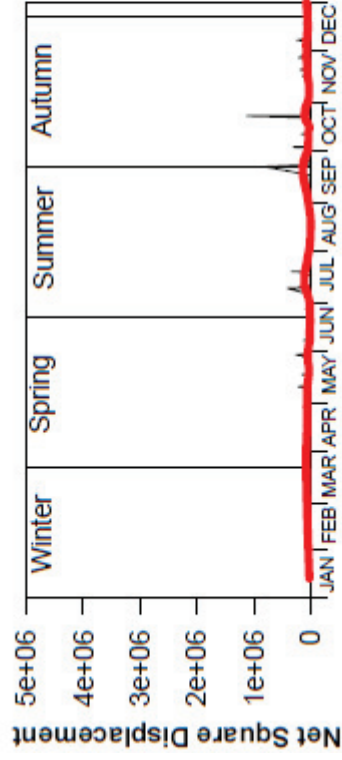
Date

NICOLAS_05



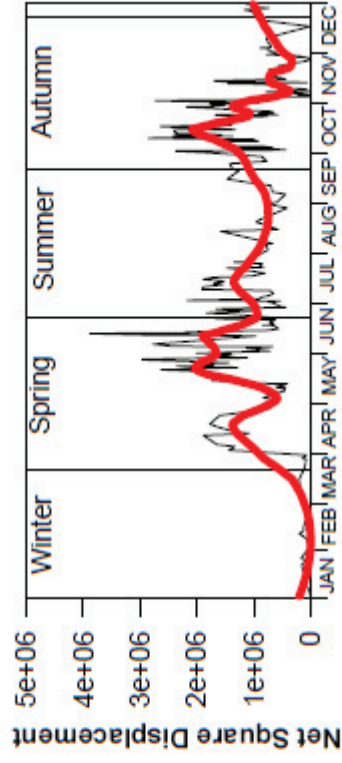
Date

NICOLAS_06



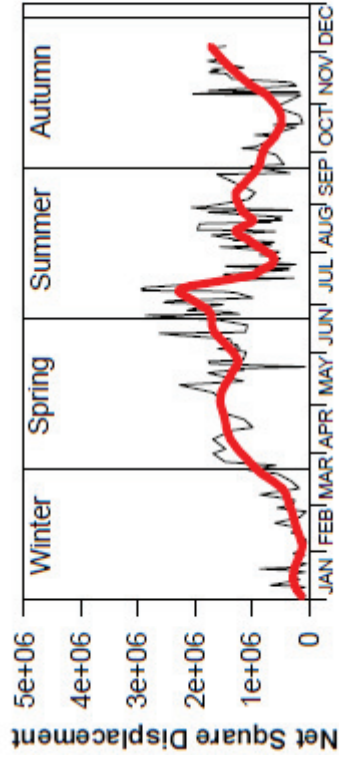
Date

PAULINE_07



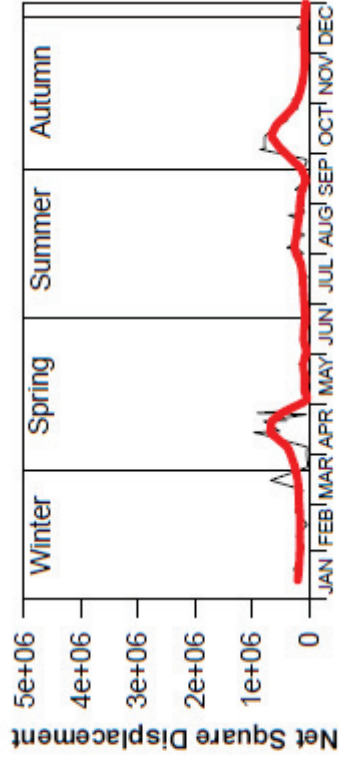
Date

PAULINE_08



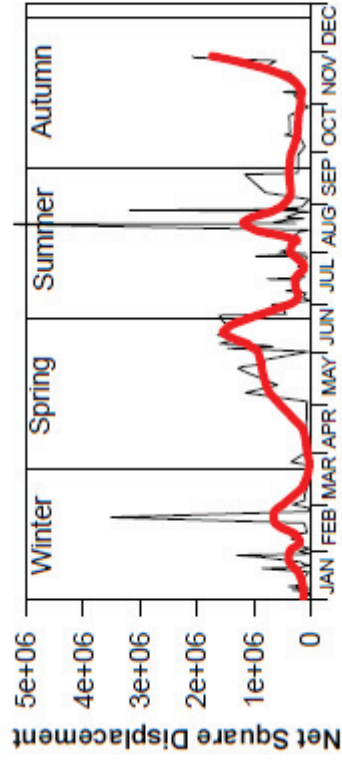
Date

STEPHANIE_05



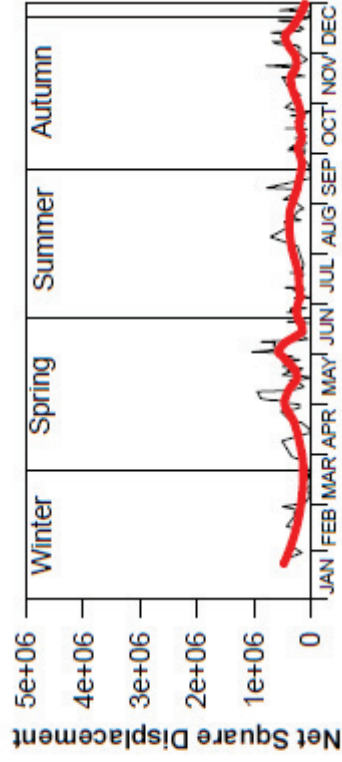
Date

SYLVESTRE_08



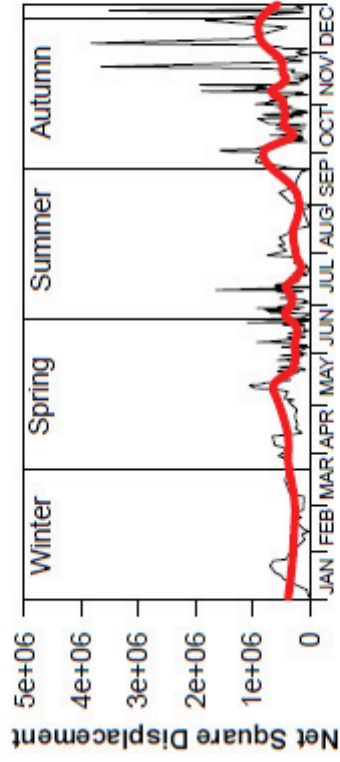
Date

THIBAUT_06



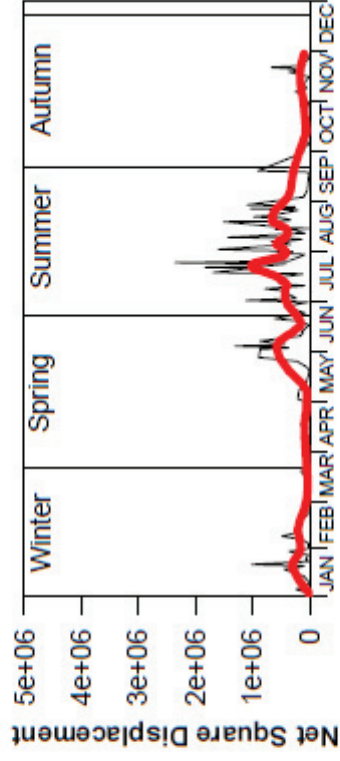
Date

THIBAUT_07



Date

THIBAUT_08

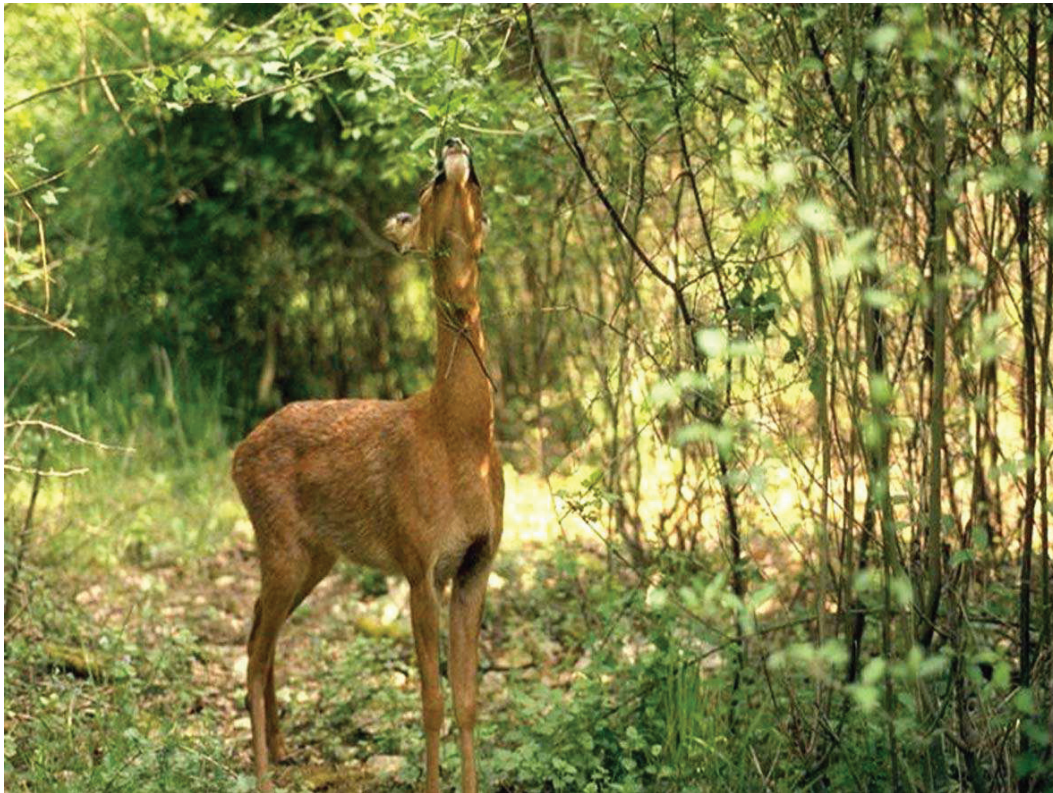


Date

Annexe 2: Accounting for resource availability when measuring the browsing intensity allows a better tracking of change in roe deer abundance.

Authors: William Gaudry, Jean-Michel Gaillard, Sonia Saïd, Christophe Bonenfant, Anders Mårell, Christophe Baltzinger, Agnès Rocquencourt. Accounting for resource availability when measuring the browsing intensity allows a better tracking of change in roe deer abundance.

Article à soumettre prochainement dans une revue scientifique de gestion de niveau internationale.



Photographie : Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage

Accounting for resource availability when measuring the browsing intensity allows a better tracking of change in roe deer abundance.

ABSTRACT

Indicators of Ecological Changes (IEC) have been proposed as a powerful alternative to population census to track changes over time in abundance of large herbivores. Among such indicators, the intensity of browsing has been shown to vary with population size of roe deer. However, according to the concept of functional response, observed variation in browsing intensity (the use) should depend on available resources (the availability). Potential confounding effects of resource availability has not yet been accounted for when establishing management tools based on browsing intensity. We aim here to fill the gap by analyzing the relationship between browsing intensity and population abundance in relation to vegetation availability in a roe deer population intensively monitored. A modified Aldous method was applied for 14 years during which the roe deer population was subject to an experimental manipulation of density. Using linear mixed models, we demonstrated that including the functional response to measure the browsing intensity allows getting a standardized metric that markedly improved the strength of the relationship between browsing intensity and roe deer population abundance. The browsing intensity responded to both roe deer abundance and plant availability. In addition, we found highly variable standardized browsing intensity according to the plant species considered. The standardized browsing intensity based on preferred plant species (like hornbeam) or on the entire plant community available to deer performed the best. Our findings demonstrate that using key ecological concepts to build IEC

for monitoring population abundance can markedly improve the accuracy of management of the plant-herbivore system.

Key words: *Capreolus capreolus*, functional response, Indicator of Ecological Change, plant-herbivore system, population monitoring, resource use.

Introduction

In forest ecosystems, the way large herbivores interact with their habitat relies on a complex interaction between herbivore density (Gill et al. 1996, Olesen and Madsen, 2008, Ward et al. 2008) and both the structure and the composition of the forest (Gill et al. 1996, Partl et al, 2002, Vospernik et Reimoser, 2008, Ward et al. 2008). In early forest succession stages, the absence of dense canopy favours a high proportion of light to reach the ground and thus increases the amount of understory vegetation that constitutes valuable food resources for herbivores (Gill et al. 1996, Olesen and Madsen, 2008, Vospernik et Reimoser, 2008). In late forest succession stages, the amount of available food resources decreases because of both canopy closure that restricts the proportion of light reaching the ground (Olesen and Madsen, 2008, Vospernik et Reimoser, 2008) and the growth of ligneous vegetation that outreaches browsing height (Partl et al. 2002, Olesen and Madsen, 2008). Indeed, the amount of available food resources varies depending on forest succession stage (forest structure), which generates a variation in the ecological carrying capacity over time (Myrsterud, 2006). Therefore only monitoring the population abundance of large herbivores is inappropriate for a suitable management. In the last decade, defining a set of indicators of ecological changes (hereafter referred as IEC) has been proposed as an alternative to traditional animal census techniques in order to monitor ungulate populations and to assess the state of the plant-herbivore system over time (Dale and Beyeler, 2001, Morellet et al. 2007). These IEC include information on

several components of the plant-herbivore system that vary in response to changes in herbivore abundance (Gaillard et al. 1996, Morellet et al. 2001, Garel et al. 2010). In the growing context of using IEC to successfully manage populations of large herbivores (Morellet et al. 2007, Maillard et al. 2010), a set of indicators have been defined and validated, encompassing information on animal performance (fawn body mass: Gaillard et al. 1996; hind foot length: Zannèse et al. 2006), animal abundance (kilometric index: Vincent et al. 1991; spotlight count: Garel et al. 2010) and herbivore pressure (browsing index: Morellet et al. 2001; oak browsing index: Chevrier et al. 2012). Relating IEC, such as the measures of herbivore pressure, to the impact that large herbivores have on forest regeneration and biodiversity is not straightforward and depends on many interacting factors, in most cases leading to non-linear relationships (Kirschbaum and Anacker 2005). First, forest composition (including tree species composition) differs greatly across study sites, making species-specific IEC applicable only to local (regional) conditions and less suitable for generalizations over broader environmental contexts. For instance, the oak browsing index developed by Chevrier et al. (2012) can only be applied in areas where oaks are widely distributed, and its interpretation should not be done without considering the amount of stands in the regeneration phase that are available at the level of the management unit. Second, according to the well-established concept of functional response (Holling 1959), plant availability should markedly influence the intensity of browsing by herbivores. Thus, the amount of plants consumed by herbivores depends on plant abundance (Spalinger and Hobbs, 1992, Partl et al. 2002), where a variety of functional responses are possible (Abrams, 1982). While including the functional response in predator-prey models is common place (Abrams, 1982), the functional response has never been used (but see Boulanger et al. 2009) to account for plant availability when using browsing intensity as an indicator of plant-herbivore systems (Aldous 1944, Morellet et al. 2001, Chevrier et al. 2012). For instance, the browsing index proposed by Morellet et al.

(2001), which encompasses the overall woody plant community simply classifies the sampling units as browsed when > 5% of the twigs available to roe deer (*Capreolus capreolus*) are browsed. We aim here to fill this gap by proposing a new browsing index measuring plant consumption while taking into account both the effects of herbivore density and vegetation availability.

The ideal strategy to assess the reliability of a candidate IEC like a browsing index involves manipulating herbivore density while recording the response of the IEC (Morellet et al. 2007). We took benefit from an experimental manipulation of roe deer density in the intensively monitored population of Trois-Fontaines and recorded resource use (browsing intensity) and availability (vegetation cover) between 1996 and 2009 (according to the Aldous (1944) method, modified by Ballon *et al.* 1992). Our findings demonstrate the importance of including functional response when analyzing the relationship between herbivore density and browsing intensity.

Methods

Study area

The study was conducted in the Territoire d'Etude et d'Expérimentation of Trois-Fontaines, a fenced 1,360 ha forest situated in the north eastern part of France (48°43' N, 2°61' W). The climate is characterized by cool winters (mean daily temperature of 2° C in January, data from Météo France) and warm summers (mean daily temperature of 19° C in July). The majority of the precipitation comes in the form of rain and is evenly distributed throughout the year (average precipitation in July/August is 130 mm, data from Météo France). The forest, which is managed by the Office National des Forêts, is dominated by oak (*Quercus sp.*; 63.5% of timber trees) and beech (*Fagus sylvatica*; 19% of timber trees) while

the forest coppice and under-storey are dominated by hornbeam (*Carpinus betulus*; Dray et al., 2008) and both ivy (*Hedera helix*) and blackberries (*Rubus fruticosus* agg.), respectively. Based on our current knowledge of both roe deer food habits (Tixier and Duncan, 1996, Tixier et al. 1997) and the mass of roe deer fawns (Gaillard et al. 1996), Trois-Fontaines is a highly productive forest (Pettorelli et al. 2006) that provides a suitable habitat for roe deer.

Roe deer population at Trois-Fontaines

Roe deer have been intensively monitored since 1975 using capture-mark-recapture methods (e.g. Gaillard et al. 1993b, 2003). From 1977 to 2000 the population density was maintained at about 14.7-18.4 deer/km² (200-250 individuals > 1 year of age) by culling (Gaillard et al. 2003). During this period the population was highly productive with all 2-years-old females breeding (Gaillard et al. 1998a) and the annual survival rate averaged 0.85 and 0.93 for adult males and females, respectively (Gaillard et al. 1993b). Then, from 2000 to 2005, roe deer removals stopped so as to provide an experimental manipulation of density. Consequently roe deer population abundance increased markedly and peaked in 2005 with about 32.6 deer/km² (mean=443 individuals; CI_{lower}=360; CI_{higher}=565; Figure 15, Gaillard et al. 2013). This experimental manipulation of density led roe deer to exhibit density-dependent responses notably with a decrease in both fawn body mass and fawn summer survival rate (Nilsen et al. 2009).

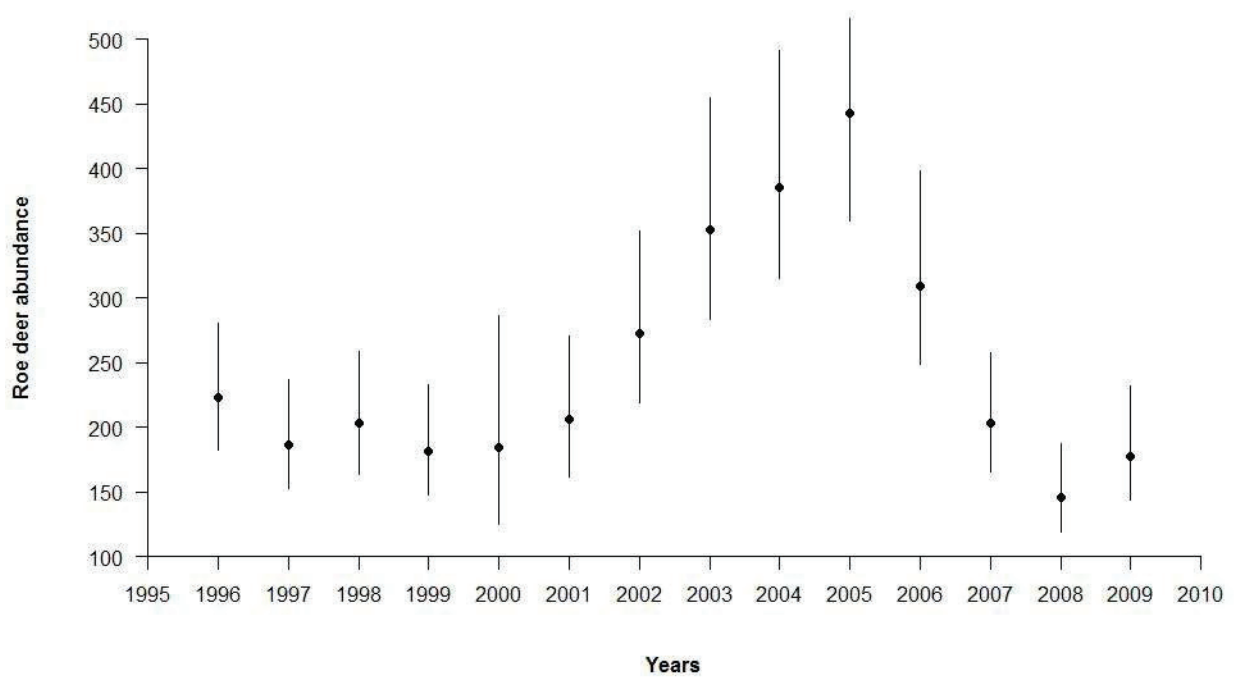


Figure 15: Variation in roe deer abundance among years during the study period at Trois-Fontaines (France) between 1996 and 2009. Abundance is measured as the number of roe deer older than 1 year of age in March and has been estimated using capture-mark-recapture methods. Vertical gray lines represent the 95% confidence interval of roe deer density estimates.

Vegetation sampling

We monitored resource use and availability according to a slightly modified version (Ballon et al. 1992) of the method developed by Aldous (1944) to sample vegetation. Vegetation surveys were conducted between 1996 and 2009 (each year except 2000, 2006 and 2008). To obtain a measure of plant consumption during the entire past winter, vegetation surveys took place at the end of winter (March-April) just before the start of vegetation growth (Morellet et al. 2001). Vegetation was sampled at each corner of a grid including 300

m by 300 m cells (1 plot/9 ha). We recorded vegetation at 144 sampling plots of 40 m² in the entire study area). In each sampling plot, we exclusively focused on woody plants potentially available to deer (< 120 cm above the ground) and measured both resource availability and use. Resource availability (hereafter “plant availability”) was measured for each species (or group of closely related species for which determination at the species level was not possible at the time of the year when vegetation surveys were performed) as the proportion of the sampling plot area covered by the given plant species (percentage plant cover). Resource use (hereafter “browsing intensity”) was measured as the proportion of buds and shoots browsed for a given species (or species group, see above). We used 6 classes for plant abundance and browsing intensity : absence (for browsing intensity only because when a given species was not present, it was not considered as an indicator); < 1% ; 1% to 5%; 5% to 20%; 20% to 50%; 50% to 75% and >75%. All plants with presence of scars on the last year’s growth (shoots of the growing season preceding the inventory) related to deer consumption were recorded as browsed. We excluded ivy (*Hedera helix*) from our analyses because consumption is difficult to determine on this plant species (Morellet et al. 2001). Finally we only considered in our analyses species that were present in at least 10 % of the sampling plots every year to get accurate estimates of the effect of plant availability and roe deer density on browsing intensity (Morellet et al. 2001). Furthermore, in relation to the functional response theory, we assumed that plant availability (*i.e.* plant cover) was a good proxy of food density and that browsing intensity (*i.e.* the proportion of buds and shoots consumed) was a good proxy for food intake rate.

Data analyses

We fitted linear mixed models to data using the lme4 package (Bates et al. 2011) in R (R Version 3.0.1, www.r-project.org, accessed 25 Nov 2013) to model the influence of both

roe deer density and plant availability on browsing intensity. We included the sampling plot identity ($N = 144$) as a random factor in all models to account for pseudo-replication (sensu Hurlbert 1984). As plant availability and browsing intensity were both categorical variables (i.e. expressed as percentage classes), we transformed them in quantitative continuous variables by attributing the median value of the percentage class and assigned a logit transformation to this dependent variable (Crawley, 2007). We first built different candidate models by pooling all plant species together (Table 5). Then, from the best model (Table 6), we built species-specific models for the ten most frequent plant species (Table 7). These two types of analysis allowed to assess how browsing intensity varied according to roe deer density when accounting for differences in plant availability. Finally, we used a variance inflation factor (VIF) by removing any independent variable that would have had a $VIF > 10$ (Neter et al. 1996) to avoid any co-linearity problems (Graham 2003).

Results

As expected, the best models included the additive effects of roe deer density and plant availability on browsing intensity (Random effect variance = 0.3009; SD = 0.54858). The proportion of buds and shoots browsed per plant species increased with roe deer density and plant availability, providing evidence for the existence of functional responses (Figure 16).

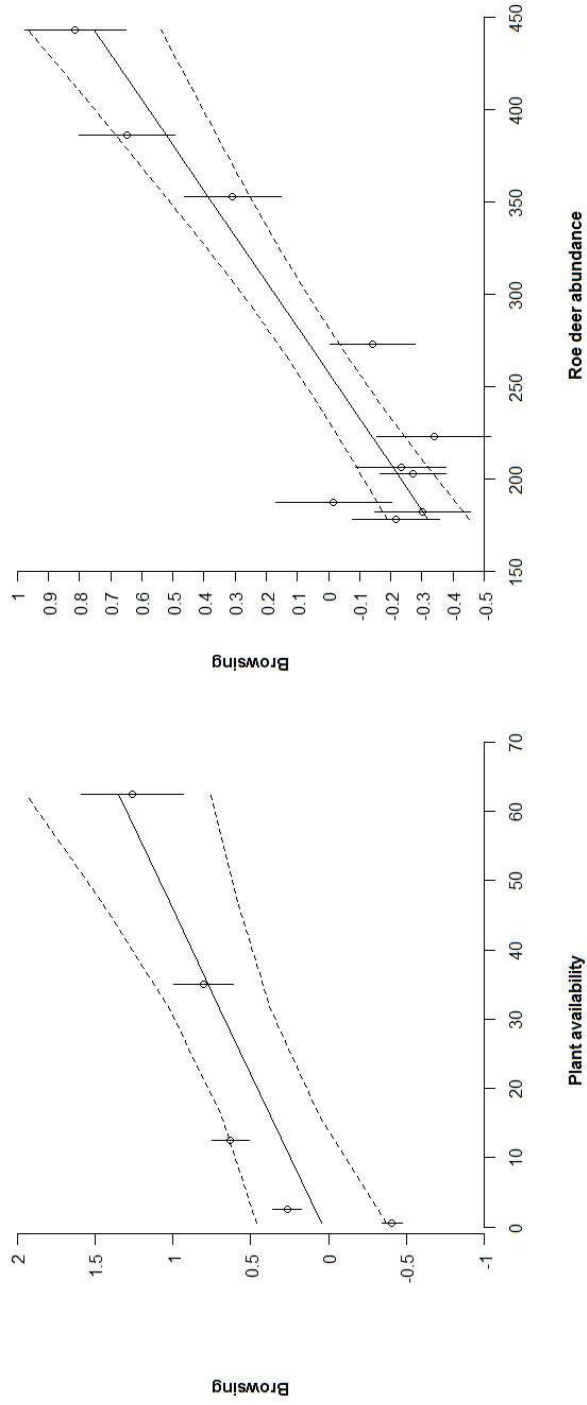


Figure 16: Change in browsing intensity in relation to plant availability (left) and change in browsing intensity in relation to roe deer density (right), with browsing intensity on a logit-scale. The solid black line corresponds to the browsing values estimated by our model while the dashed lines correspond to the 95% confidence boundaries.

The model including an interactive effect of roe deer density and plant availability on browsing intensity ranked in second position with an AIC score much greater than the best model (without interaction), meaning that the functional response remains stable independently of roe deer density fluctuations (Table 5).

Table 5: Candidate models (General Linear Mixed Models) fitted to investigate the response of browsing intensity (percentage of the number of buds and shoots browsed on a logit-scale) to changes in roe deer density and plant availability in Trois-Fontaines (France) between 1996 and 2009. Sample plot identity (N = 144 sample plots) is included as a random factor. Candidate models i are ranked according to the Akaike Information Criterion (AIC). k_i represent the number of parameters of model i , ΔAIC_i is the difference in AIC compared to the most parsimonious model and w_i refers to the Akaike weights. Best model appears in bold.

N°	Model	k_i	AIC	ΔAIC	w_i
3	Browsing ~ Roe deer density + plant availability	2	33283.52	0	0.99
4	Browsing ~ Roe deer density * plant availability	3	33303.01	19.48	5.8e-5
1	Browsing ~ plant availability	1	33492.51	208.92	4.3e-46
2	Browsing ~ Roe deer density	1	33510.79	227.26	4.5e-50
5	Browsing ~ Intercept	0	33706.14	422.61	1.7e-92

Our best model showed that for a given plant availability, the browsing intensity on plants increased with increasing roe deer density (Table 6). Likewise, at a given roe deer density, the browsing intensity on plants increased with increasing plant availability (Table 6).

Table 6: Coefficient (β) and associated standard error (SE) of the co-variates (roe deer density, plant availability) included in the selected model of variation in browsing intensity (percentage of the number of buds and shoots browsed on a logit-scale) at Trois-Fontaines

(France). The vegetation sample plot identity ($N = 144$ plots) is included as a random factor (Random effect variance = 0.3009; $SD = 0.54858$).

Covariables	B	SE
Intercept	-3.39	0.05
Plant availability	0.37	0.02
Roe deer density	0.39	0.02

When considering the plant species-specific models, we found a positive effect of roe density on browsing intensity in all plant species except oak (Table 7). We found a negative effect of plant availability on browsing for hornbeam, the most preferred plant species and a positive effect for species such as ash, oaks and hawthorn, while browsing intensity was unaffected by plant availability for the remaining 6 species or species groups (beech, blackberries, hazelnut, holly, honeysuckle and maples).

Table 7: Coefficient (β) and associated standard error (SE) of the covariates (roe deer density, plant availability) included in the selected model of variation in browsing intensity at Trois-Fontaines (France) for the 10 most frequent woody species. One model is built for every plant species and the vegetation sample plot identity ($N = 144$ plots) is consistently included as a random factor. The frequency column corresponds to the mean number of times a plant species is present in a sampling plot over the total monitoring period.

Species	Frequency (mean \pm SD)	Roe deer abundance			Plant availability	
		Int.	B	SE	β	SE
Carpinus b.	122.0 \pm 5.8	-5.30	0.0076	0.0005	-0.0110	0.0034
Acer sp.	84.5 \pm 5.6	-5.622	0.0053	0.0006	0.0154	0.0101
Fraxinus e.	51.8 \pm 5.5	-5.5222	0.0028	0.0006	0.0303	0.0131
Lonicera p.	40.7 \pm 3.9	-4.2093	0.0047	0.0009	0.0201	0.0132
Fagus s.	64.8 \pm 4.1	-5.5335	0.0022	0.0003	0.0048	0.0071
Ilex a.	26.0 \pm 5.7	-5.0445	0.0021	0.0009	-0.0005	0.0104
Crataegus m.	30.8 \pm 4.2	-4.1877	0.0035	0.0011	0.0480	0.0193
Quercus sp.	64.5 \pm 16.2	-4.4732	0.0002	0.0006	0.0342	0.0105
Corylus a.	64.1 \pm 8.1	-5.077	0.0036	0.0007	-0.0132	0.0134
Rubus sp.	112.2 \pm 9.9	-2.0460	0.0040	0.0006	0.0034	0.0033

Discussion

As expected, browsing intensity increased with both roe deer density and plant availability. Our findings demonstrate in addition that accounting for plant availability when measuring browsing intensity on woody plants by roe deer markedly improves the assessment of the effects of roe deer density on plant browsing. While previous studies of plant-herbivore

systems have previously identified the relationship between herbivore density and browsing intensity (Morellet et al. 2001, Kirschbaum and Anacker 2005, Chevrier et al. 2012), none of them included plant availability as a source of variation in browsing. As expected from the concept of functional response, browsing intensity increased with plant availability, all species confounded (Figure 16). Such differential use of resources in response to variation in resource availability has first been reported by Holling (1959) in the context of predation, and has subsequently been reported for a wide diversity of herbivore species (Partl et al. 2002, Hobbs et al. 2003, Heuermann et al. 2011). The mere existence of functional responses leads the monitoring of the influence of herbivore density on browsing intensity to be relevant only when browsing intensity is corrected for variation caused by variable resource availability. This is especially true in temperate forests where plant availability strongly varies over time, both within (seasonal variation) and across years (Gill et al. 1996, Partl et al. 2002). For instance, the amount of resources available to roe deer has been reported to decline with canopy closure (Gill et al. 1996) or to increase markedly following hurricanes (Partl et al. 2002). In the study site, plant availability increased a lot after the Lothar hurricane that hit the forest in December 1999 (Gaillard et al. 2003, Widmer et al. 2004). Lastly, in areas when different herbivore species occur in sympatry, changes in the relative abundance of species can lead plant availability to change a lot (Putman and Moore, 1998, Côté et al. 2004, Mysterud, 2006).

When building single plant species models, we found that the browsing intensity of all plant species but the oak increased with roe deer density. The most preferred plant species such as hornbeam, maples (*Acer sp.*), common honeysuckle (*Lonicera peryclimenum*) and blackberries (Tixier and Duncan, 1996) appeared to be the most intensively browsed, which again is in line with the concept of functional responses. Being highly selective for feeding (Tixier et al. 1997, Duncan et al. 1998), roe deer are especially responsive to changes in

availability of their preferred species. This is especially true for species such as hornbeam that appeared to be highly selected by deer especially when scarce. However, we also found a clear positive effect of roe deer density on browsing intensity of beech, which is known to be less preferred or avoided plant species by roe deer (Tixier et al. 1997). Consumption of beech by roe deer has already been reported (Olesen and Madsen, 2008), but roe deer should not be responsive to variation in beech abundance. The marked functional response of beech we found could rather indicate the existence of confounding factors. Thus, the probability of a less preferred plant species like beech to be browsed should increase when roe deer density is high (i.e. when most preferred species have been severely browsed), when the plant species is abundant (Olesen and Madsen, 2008), or when it is accompanied by highly preferred plant species (Ward et al. 2008). In Trois-Fontaines, the high availability of beech in areas where highly palatable species such as hornbeam occur is likely to explain why a marked increase in roe deer density has resulted in an increase of beech consumption. Additionally, many other sources of variations such as palatable under-storey vegetation (Ward et al. 2008), thermal cover (Partl et al. 2002, Moser et al. 2008) or modification of the diet composition associated to change in roe deer density (Gill et al. 1996) are susceptible to affect the browsing intensity exerted by herbivores on a single plant species. To conclude, considering the numerous sources of variation cited above that can affect browsing intensity by herbivore, we encourage managers to use an overall measure from a single analysis that combines the most common plant species present in the study area.

Conclusion

Tracking changes in herbivore density over time with high accuracy is one of the most important challenges that managers have to face considering the increase in ungulate-human conflicts (Coté et al. 2004, Myrsterud, 2006). The metric of browsing index exposed here

represents a powerful tool for detecting changes in roe deer density over time. As proposed by Morellet et al., (2007) every parameter responding to change in herbivore density constitutes a new IEC. Therefore this browsing index can be considered as part of the existent family of IEC. Such index should be very useful for managers as it remains a very easy to use tool informing accurately about the changes over time of the plant-herbivore system.

Acknowledgments

L'Office National des Forêts (ONF) provided funding for vegetation surveys through the agreement "convention cadre Cemagref/ONF". We are grateful to Pascal Normant, Gerald Goujon, Jean-Pierre Hamard, Olivier Widmer, Antoine Mételli and the other field operators for field assistance and vegetation surveys

Literature cited

- Abrams, P. A. 1982. Functional responses of optimal foragers. *American Naturalist* 120: 382-390.
- Aldous, S. E. 1944. A deer browse method. *Journal of Mammalogy* 25: 130-136.
- Ballon, P., B. Guibert, J.-P. Hamard, and Y. Boscardin. 1992. Evolution of roe deer browsing pressure in the forest of Dourdan. *Proceedings of the International symposium Ungulés. Ungulates 91, Toulouse, France, 2-6 September 1991, pp. 513-518.*
- Bates, D., M. Maechler, and B. Bolker. 2011. *lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and* classes. R package version 0.999375-39. <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>.

- Boulanger, V., C. Baltzinger, S. Saïd, P. Ballon, J.-F. Picard, and J.-L. Dupouey. 2009. Ranking temperate woody species along a gradient of browsing by deer. *Forest ecology and management*. 258 : 1397-1406.

- Chevrier, T., S. Saïd, O. Widmer, J. -P. Hamard, C. Saint-Andrieux, and J. -M. Gaillard. 2012. The oak browsing index correlates linearly with roe deer density: a new indicator for deer management? *European Journal of Wildlife Research* 58: 17-22.

- 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* 35: 113-47.

- Crawley, M. J. 2007. *The R book*, 1st edition. J. Wiley and Sons, The Atrium, Southern Gate, Chichester, West Sussex, England.

- Dale, V. H., and S. C. Beyeler. 2001. Challenges in the development and use of ecological indicators. *Ecological Indicators* 1: 3-10.

- Dray, S., S. Saïd, and F. Débias. 2008. Spatial ordination of vegetation data using a generalization of Wartenberg's multivariate spatial correlation. *Journal of Vegetation Science* 19: 45-56.

- Gaillard, J. -M., D. Delorme, J. -M. Boutin, G. Van Laere, B. Boisaubert, and R. Pradel. 1993. Roe deer survival patterns: a comparative analysis of contrasting populations: *Journal of Animal Ecology* 62: 778-791.

- Gaillard, J. -M., D. Delorme, J. -M. Boutin, G. Van Laere, and B. Boisaubert. 1996. Body mass of roe deer fawns during winter in 2 contrasting populations. *Journal of Wildlife Management* 60: 29-36.

- Gaillard, J.-M., P. Duncan, D. Delorme, G. Van Laere, N. Pettorelli, D. Maillard, and G. Renaud. 2003. Effects of hurricane Lothar on the population dynamics of European roe deer. *Journal of Wildlife Management*, 67: 767-773.

- Gaillard, J.-M., A.J.M. Hewison, F. Klein, F. Plard, M. Douhard, R. Davison, and C. Bonenfant. 2013. How does climate change influence demographic processes of widespread species? Lessons from the comparative analysis of contrasted populations of roe deer. *Ecology letters*. 16 : 48-57.

- Garel, M., C. Bonenfant, J. -L. Hamann, F. Klein, and J. -M. Gaillard. 2010. Are abundance indices derived from spotlight counts reliable to monitor red deer *Cervus elaphus* populations? *Wildlife Biology* 16: 1-8.

- Gill, R. M. A., A. L. Johnson, A. Francis, K. Hiscocks, and A. J. Peace. 1996. Changes in roe deer (*Capreolus capreolus* L.) population density in response to forest habitat succession. *Forest Ecology and Management* 3: 1-41.

- Graham, M. H. 2003. Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology* 84: 2809-2815.

- Heuermann, N. F. Van Langevelde, S. E. Van Wieren, and H. H. T. Prins. 2011. Increased searching and handling effort in tall swards lead to a Type IV functional response in small grazing herbivores. *Oecologia* 166: 659-669.

- Holling, C. S. 1959. The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the European pine sawfly. *Canadian Entomologist* 91: 293-320.

- Hobbs, N.T., J. E. Gross, L. A. Shipley, D. E. Spalinger, and B. A. Wunder. 2003. Herbivore functional response in heterogeneous environments: a contest among models. *Ecology* 84: 666-681.

- Hurlbert, S. H. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs* 54: 187-211.

- Kirschbaum, C.D., and B.L. Anacker. 2005. The utility of Trillium and Maianthemum as phyto-indicators of deer impact in northwestern Pennsylvania, USA. *Forest ecology and management*. 217 : 54-66.

- Maillard D, J. -M. Gaillard, A. J. M. Hewison, P. Ballon, P. Duncan, A. Loison, C. Toïgo, 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, R. Putman, editors. *European ungulates and their management in the 21st century*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.

- Moser, B., M. Schütz, and K. E. Hindenlang. 2008. Resource selection by roe deer: Are windthrow gaps attractive feeding places? *Forest Ecology and Management* 255: 1179-1185.

- 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* 29: 1243-1252.

- Morellet, N., J. -M. Gaillard, A. J. M. 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.
- Mysterud, A. 2006. The concept of overgrazing and its role in management of large herbivores. *Wildlife Biology* 12: 129-141.
- Neter, J., M. H. Kutner, C. J. Nachtsheim, and W. Wasserman. 1996. *Applied Linear Statistical Models, Fourth Edition*. Edited by Irwin, Chicago, Illinois, USA. pp. 1408.
- Nilsen, E. B., J. -M. Gaillard, R. Andersen, J. Odden, D. Delorme, G. Van Laere, and J. D. C. Linnell. 2009. A slow life in hell or a fast life in heaven: demographic analyses of contrasting roe deer populations. *Journal of Animal Ecology* 78: 585-594.
- Olesen, C.R., and P. Madsen. 2008. The impact of roe deer (*Capreolus capreolus*), seedbed, light and seed fall on natural beech (*Fagus sylvatica*) regeneration. *Forest Ecology and Management* 159: 87-100.
- Partl, E., V. Szinovatz, F. Reimoser, and J. Schweiger-Alder. Forest restoration and browsing impact by roe deer. *Forest Ecology and Management* 159: 87-100.
- Putman, R. J., and N. P. Moore, 1998. Impact of deer in lowland Britain on agriculture, forestry and conservation habitats. *Mammal Review* 28: 141-164
- R Core Team. 2013. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.

- Spalinger, D. E., and N. T. Hobbs. Mechanisms of foraging in mammalian herbivores: new models of functional response. *The American Naturalist* 140: 325-348.
- Tixier, H., and P. Duncan. 1996. Are European roe deer browsers? A review of variations in the composition of their diets. *Revue d'Ecologie. (Terre Vie)* 51: 3-17.
- Tixier, H., P. Duncan, J. Scehovic, A. Yani, M. Gleizes, and M. Lila. 1997. Food selection by European roe deer (*Capreolus capreolus*): effects of plant chemistry, and consequences for the nutritional value of their diets. *The Zoological Society of London*. 242: 229-245.
- Vospernik, S., and S. Reimoser. 2008. Modelling changes in roe deer habitat in response to forest management. *Forest Ecology and Management* 255: 530-545.
- Vincent, J. -P., J. -M. Gaillard, and E. Bideau. 1991. Kilometric index as biological indicator for monitoring forest roe deer populations. *Acta Theriologica* 36: 315-328.
- Widmer, O., S. Saïd, J. Miroir, P. Duncan, J. -M. Gaillard, and F. Klein. 2004. The effects of hurricane Lothar on habitat use of roe deer. *Forest Ecology and Management* 195: 237-242.
- Ward, A. I., P. C. L. White, N. J. Walker, and C. H. Critchley. Conifer leader browsing by roe deer in English upland forests: Effects of deer density and understorey vegetation. *Forest Ecology and Management* 256: 1333–1338.
- Zannèse, A., A. Bâisse, J. -M. Gaillard, A. J. M. Hewison, K. Saint-Hilaire, C. Toïgo, G. Van Laere, and N. Morellet. 2006. Hind foot length: a new biological indicator for

monitoring roe deer populations at a landscape scale. *Wildlife Society Bulletin* 34: 351-358.

**Annexe 3: Fiche de terrain utilisée dans le cadre de
la création de la carte d'habitat de la forêt de
Bouxwiller (La Petite Pierre).**

Date :					
Météo :					
Hauteur	Espèce 1	Recouvrement 1	Espèce 2	Recouvrement 2	
<0,5m					
0,5 à 2m					
2 à 7m					
> 7m					
Estimation de la Visibilité:		Eté	Hiver		
Stade de développement	Semi	Fourré	Gaulis	Perchis	Futaie
Visibilité:		Alimentation disponible à une hauteur < 2m			

Visibilité :

1:Très clair > 100m

2:Assez clair 40 à 100m

3:Moyen 10 à 40m

4:Dense 1 à 10m

5:Très dense <1m

Alimentation disponible à une hauteur < 2m :

1:Rien à très sporadique

2:Peu présente

3:Moyenne

4:Très présente

5:Très dense

Rappel sur les stades de développement du peuplement:

Semi: 0 - 50 cm, **Fourré:** 50 - 2 m, **Gaulis:** diamètre des troncs de l'ordre de 5cm; 2 à 7m,

Perchis: diamètre entre 10 et 15 cm; 20 m de haut, **Futaie:** diamètre supérieur à 30 cm; 50 m de haut

Annexe 4 : Article de vulgarisation des résultats obtenus dans le chapitre 1 paru dans la revue Herbivorie Info ainsi que dans la lettre d'information du réseau ongulés sauvages.

Se développer dans un environnement à forte saisonnalité, présentant par exemple un fort taux d enneigement en hiver, nécessite de mettre en place plusieurs stratégies de survie. L'une d'elle concerne les déplacements spatiaux inter-saisonniers, qu'on appelle les migrations. Qu'en est-il des chevreuils vivant en milieu alpin ? Sont-ils sédentaires ? Ou plutôt migrants comme leurs confrères des forêts boréales ?

Où aller en hiver ?

L'aire de répartition du chevreuil (*Capreolus capreolus*) s'étend de la forêt boréale scandinave jusqu'aux zones arides presque désertiques de la péninsule ibérique. Pour survivre dans des conditions environnementales aussi contrastées, le chevreuil adopte différentes stratégies d'utilisation de l'espace. Dans des conditions où les saisons sont peu marquées (hiver doux, peu ou pas d'enneigement), le chevreuil est sédentaire évoluant au sein d'un domaine vital excédant rarement 50 hectares. Au contraire, dans les environnements nordiques où les conditions climatiques saisonnières sont plus contrastées (fort enneigement l'hiver), seule une faible proportion de la population est sédentaire. La majorité des chevreuils effectuent des migrations sur près de 10 km entre leur domaine vital d'hiver et d'été dont la taille est souvent supérieure à 100 hectares.

Suivre les mouvements des chevreuils grâce au colliers VHF

Les différentes stratégies d'utilisation de l'espace par le chevreuil évoluant en plaine et dans les environnements nordiques ont fait l'objet de nombreuses études mais le comportement d'utilisation de l'espace par le chevreuil en milieu alpin reste peu documenté. Notre objectif est donc de comprendre comment le chevreuil adapte son comportement d'utilisation de l'espace en fonction des conditions climatiques saisonnières mais aussi en fonction de la pente et de l'altitude dans les montagnes des Alpes.

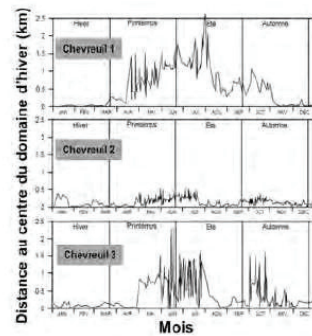


Fig. 1 : Exemple de déplacement de 3 chevreuils au cours de l'année. La courbe représente la distance à un lieu de référence pris en hiver. Le chevreuil 1 est migrateur, le chevreuil 2 sédentaire, et le chevreuil 3 est sédentaire tout en faisant la navette vers des zones éloignées en été et en automne.

de colliers VHF dans le massif des Bauges (Savoie, France) que nous avons localisés environ une fois par jour. Parmi les différentes méthodes disponibles pour étudier la localisation et les mouvements d'animaux équipés de colliers émetteurs, nous en avons choisi une développée plus particulièrement pour étudier les migrations: en pre-

Trois stratégies dans les Bauges : rester sédentaire, migrer et faire la navette.

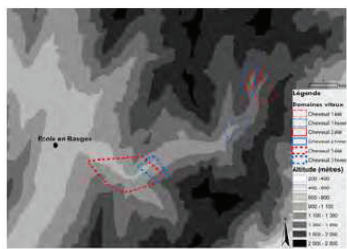


Fig. 2 : Evolution de la position du domaine vital de 3 chevreuils entre les saisons d'été et d'hiver dans le Massif des Bauges (Savoie, France). Le chevreuil 1 est migrateur alors que les chevreuils 2 et 3 sont sédentaires mais avec une stratégie différente.

nant comme référence une localisation de chaque individu en hiver (au mois de janvier lorsque les animaux sont au cœur de leur domaine vital), nous avons calculé la distance entre ce point de référence et chacune des localisations suivantes au cours de l'année. Ces localisations nous ont permis d'établir le patron de déplacement de chaque individu au fil des saisons (Fig. 1).

Des chevreuils baujus essentiellement sédentaires

Alors qu'une large proportion des animaux évoluant dans des environnements où les hivers sont très marqués a un comportement migratoire (70% en forêt boréale norvégienne), nous avons mis en évidence dans le massif des Bauges que seulement 11% des individus effectuent une migration entre leur domaine vital hivernal situé à faible altitude et leur domaine vital estival situé à plus haute altitude (exemple illustré par le chevreuil 1 sur la figure 2). La majorité des animaux (89%) doivent donc être considérés comme sédentaires. Parmi les animaux sédentaires il existe là encore deux stratégies. La première consiste à résider dans un même domaine vital peu importe la saison (chevreuil 2 sur la figure 2). La seconde stratégie consiste à augmenter la taille du domaine vital au cours de l'été en réalisant de nombreux allers-retours entre les habitats riches des vallées et ceux situés plus hauts en altitude (chevreuil 3 sur la figure 2) mais sans stabiliser leurs activités en altitude comme les individus migrants.

William Gaudry

Brèves herbivores (suite) :

Stéphane Marin a été le premier à observer un chevreuil et sa mère lors d'un comptage tétas lyre (coqs sur places de chant) dans le secteur d'Orgeval le 5 mai 2014.

Extrait de la lettre d'information n°19 (Janvier 2015) du réseau ongulés sauvages.

Quelles stratégies pour faire face aux variations saisonnières des conditions climatiques en montagne ? Le cas du chevreuil dans le massif des Bauges (Savoie, France).

William GAUDRY(ONCFS)

Contexte de l'étude

L'aire de répartition du chevreuil (*Capreolus capreolus*) s'étend de la forêt boréale scandinave jusqu'aux zones arides presque désertiques de la Péninsule ibérique. Pour survivre dans des conditions environnementales aussi contrastées, le chevreuil adopte différentes stratégies d'utilisation de l'espace. Dans des conditions où les saisons sont peu marquées (hiver doux, peu ou pas d'enneigement), il adopte un comportement sédentaire évoluant au sein d'un domaine vital excédant rarement 50 hectares. Au contraire, dans des environnements aux conditions climatiques saisonnières plus contrastées (fort enneigement l'hiver), seule une faible proportion de la population est sédentaire, la majorité des individus effectuant des migrations sur près de 10 km entre le domaine vital d'hiver et

d'été, dont la taille est souvent supérieure à 100 ha. Dans ce contexte le comportement migratoire des animaux constitue une adaptation aux variations spatiales et temporelles de la disponibilité des ressources alimentaires. Ainsi, au cours de l'hiver, l'épais manteau neigeux limite l'accès des animaux à la nourriture, provoquant leur migration vers des forêts denses de plus faibles altitudes où l'accès aux ressources alimentaires est favorisé par une moindre épaisseur de neige. A l'inverse, à l'approche de l'été, le développement d'une quantité importante de végétation riche en nutriments dans les habitats situés plus en altitude, incite les chevreuils à quitter leur domaine vital hivernal pour rejoindre celui d'été.



Objectifs de l'étude

Alors que les différentes stratégies d'utilisation de l'espace par le chevreuil évoluant en plaine et dans les environnements nordiques ont déjà fait l'objet de nombreuses études, son comportement en milieu alpin reste peu documenté. Notre objectif est de comprendre comment le chevreuil adapte son comportement d'utilisation de l'espace en fonction des conditions climatiques saisonnières, mais aussi en fonction de la pente et de l'altitude. Pour cela, nous avons suivi pendant cinq années consécutives 25 chevreuils équipés de collier VHF dans le massif des Bauges (Savoie, France), que nous avons localisés environ une fois par jour. Ces localisations nous ont permis d'établir le patron de déplacement de chaque individu au fil des saisons.

Résultats de l'étude

Les résultats de notre étude mettent en évidence que les chevreuils adaptent leur stratégie d'utilisation de l'espace en fonction des conditions climatiques saisonnières. En hiver, ils réduisent l'amplitude de leurs déplacements dès que le couvert neigeux est supérieur à 20 cm. Ce comportement s'explique notamment par le coût énergétique associé aux mouvements, qui augmente avec l'épaisseur de neige.



B. Hämann



B. Bellon

Contrairement à la saison d'hiver, le printemps et l'été correspondent à une période où la disponibilité en ressources alimentaires est plus élevée. Durant cette période, les animaux se déplacent davantage puisque la neige ne restreint plus leurs mouvements. Les plus grands déplacements des chevreuils sont principalement orientés vers les habitats situés en altitude, où ils peuvent accéder à des ressources alimentaires de grande qualité. Ainsi, les coûts énergétiques élevés associés aux déplacements vers les habitats situés en altitude semblent être compensés par la qualité des ressources alimentaires qu'ils y trouvent. Cependant, afin de limiter les coûts énergétiques liés à de tels déplacements, les chevreuils exploitent les milieux les moins pentus, les pentes fortes étant utilisées dans le cadre des déplacements plus courts.

Alors qu'une large proportion des animaux évoluant dans des environnements où les hivers sont très marqués adopte un comportement migratoire (70 % en forêt boréale norvégienne), nous avons mis en évidence dans le massif des Bauges que seulement 11 % des individus effectuent une migration entre leur domaine vital hivernal situé à faible altitude et leur domaine vital estival situé à plus haute altitude (exemple illustré par le chevreuil 1 sur la figure 1). La majorité des animaux (89 %) doit donc être considérée comme sédentaire. Parmi ces derniers il existe là encore deux stratégies : la première consiste à résider dans un même domaine vital quelle que soit la saison (chevreuil 2 sur la figure 1) ; la seconde stratégie consiste à augmenter la taille du domaine vital au cours de l'été en réalisant de nombreux allers et retours entre les habitats riches des vallées et ceux situés plus en altitude (chevreuil 3 sur la figure 1), mais sans stabiliser leurs activités en altitude comme les individus migrateurs.

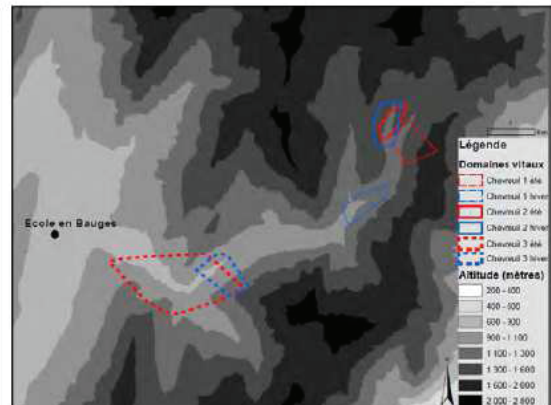


Figure 1 : Evolution de la position du domaine vital de 3 chevreuils entre l'été et l'hiver dans le Massif des Bauges (Savoie, France). Le chevreuil 1 est migrateur alors que les chevreuils 2 et 3 sont sédentaires, mais avec des stratégies différentes.



T. Chevrier

Cet article est tiré d'une étude réalisée par : W. Gaudry, S. Saïd, J-M. Gaillard, T. Chevrier, A. Loison, D. Maillard et C. Bonenfant.