



HAL
open science

Rôles de la structure du paysage et du degré de socialité sur la sélection d'habitat et la mobilité animale : une approche comparative chez les grands herbivores.

Juliette Seigle-Ferrand

► To cite this version:

Juliette Seigle-Ferrand. Rôles de la structure du paysage et du degré de socialité sur la sélection d'habitat et la mobilité animale : une approche comparative chez les grands herbivores.. Sciences agricoles. Université Savoie Mont Blanc, 2021. Français. NNT : 2021CHAMA009 . tel-03600850

HAL Id: tel-03600850

<https://theses.hal.science/tel-03600850v1>

Submitted on 7 Mar 2022

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

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

THÈSE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ SAVOIE MONT-BLANC

Spécialité : **Biodiversité - Ecologie - Environnement**

Arrêté ministériel : 25 Mai 2016

Présentée par

Juliette SEIGLE-FERRAND

Thèse dirigée par **Anne LOISON**,
codirigée par **Glenn YANNIC** et
coencadrée par **Mathieu GAREL** et **Pascal MARCHAND**

préparée au sein du **Laboratoire d'ECologie Alpine (LECA)**
dans **l'École Doctorale Chimie et Sciences du Vivant**

**Rôles de la structure du paysage et
du degré de socialité sur la sélection
d'habitat et la mobilité animale : une
approche comparative chez les
grands herbivores.**

Thèse soutenue publiquement le **10 Mars 2021**,
devant le jury composé de :

Madame Christiane GALLET

Professeur, Université Savoie Mont-Blanc, Présidente

Monsieur Martin-Hugues ST-LAURENT

Professeur, Université du Québec, Rapporteur

Monsieur Pierrick BLANCHARD

Maître de conférence, Université Toulouse 3, Rapporteur

Madame Barbara ZIMMERMANN

Professeur, Campus Evenstad (Norvège), Examinatrice

Madame Cécile VANPE

Ingénieur, Office Français pour la Biodiversité, Examinatrice

Madame Anne LOISON

Directrice de recherche, Université Savoie Mont-Blanc, Directrice de thèse

Monsieur Glenn YANNIC

Maître de conférence, Université Savoie Mont-Blanc, Codirecteur de thèse

Monsieur Mathieu GAREL

Ingénieur, Office Français pour la Biodiversité, Membre invité

Monsieur Pascal MARCHAND

Ingénieur, Office Français pour la Biodiversité, Membre invité

*Je n'ai jamais compris
ce que je ne suis pas censée ressentir
comme un oiseau en vol dans un ciel gonflé
mon esprit est déchiré par l'éclair
qui s'élançe de derrière le tonnerre*

4.48 Psychose de Sarah Kane

REMERCIEMENTS

Ça y est, je commence la partie tant attendue, celle que l'on lit dans les autres thèses en se disant « Vivement que ce soit mon tour », déjà parce qu'elle est synonyme de fin de rédaction, et ensuite parce que que serait ma thèse sans toutes les personnes que je vais citer ici ? Pas grand-chose, c'est certain ! Trois ans de thèse c'est long et cela peut être fastidieux, surtout avec cette année 2020. Surtout lorsque l'on attrape la covid-19 15 jours avant de rendre le manuscrit. Alors forcément il y a beaucoup de gens à remercier. Je m'excuse donc par avance pour la longueur de ces remerciements.

Tout d'abord, je voudrais remercier les membres de mon jury, pour m'avoir fait l'honneur d'accepter d'évaluer ce travail : Mesdames Barbara Zimmerman, Christiane Gallet et Cécile Vanpé et Messieurs Martin-Hugues Saint-Laurent et Pierrick Blanchard. Merci également aux membres de mes comités de suivi individuel : Marion Valeix, Björn Reinekin et Mark Hewison. Merci pour vos conseils, idées et encouragements aux cours de ces comités. Je voudrais également remercier l'Université Savoie Mont-Blanc, pour avoir financé ce travail. Merci à tous ceux qui ont permis la récolte et l'analyse des précieuses données sur les ongulés de cette thèse. Merci à toutes les personnes de l'ANR « Mov-It » pour les données utilisées et toutes les discussions, relectures et conseils qui ont été échangés.

Je remercie également Anne, Glenn, Mathieu et Pascal, mes encadrants, de m'avoir donné la possibilité de faire une thèse et de m'avoir encadrée pendant ces 3 années qui n'ont pas toujours été simples. Merci pour votre aide, vos retours, les échanges que l'on a pu avoir tout au long de ce travail et de m'avoir appris le métier de chercheur, des statistiques à la réflexion scientifique en passant par la rédaction d'articles.

Merci également à toutes les personnes du LECARTELE, c'est grâce à vous que l'aventure humaine de la thèse prend tout son sens ! Merci pour les repas à la cafèt', pour les apéros, pour la bonne ambiance en général qui règne. Merci de m'avoir donnée la chance de faire de l'enseignement, merci Victor, chasseur-cueilleur-pêcheur à ses heures perdues, de m'avoir nourrie pendant ces 3 années ;) et de m'avoir offert le privilège de collaborer avec toi, merci Etienne et Christiane d'avoir veillé à mon moral, merci à Florent (Bonjour Florent !) pour ses vices alimentaires, son aide dans le choix de la police ;) et pour les apéros. Et bien sûr merci à Maxime pour ses coucous quotidiens et son aide dans l'administratif ! Merci à JP, Nadine, Jeanno, Geneviève, David, Vincent, Léo, Seb, Nicolas, Alexis et à tous les autres ! Merci à ceux qui ont été de passage ou qui sont partis : Jim, Antoine, Johan, Lucie, Amélie, Olivia, Keyvan et tous les autres. Merci à tous, tout simplement. Un merci spécial aux DR adjoints qui m'ont permis de sortir de ma grotte et rejoindre le bureau 225.

Le bureau 225, on y vient ! Le bureau pour la Science de demain ! Merci à Jim (tu feras toujours partie de ce bureau ;)), Jérémy, Chloé, Baptiste et Camille. Merci pour votre bonne humeur et votre soutien sans faille, à tout moment et quoiqu'il arrive. Ce bureau, c'est une deuxième famille : on y trouve le café, le thé et les gâteaux comme chez grand-

mère, les blagues de beauf du tonton Roger, les chamailleries entre frères et sœurs, les apéros et soirées entre cousins, mais surtout l'affection et le soutien d'une deuxième famille. Spéciale dédicace à Chloé pour ses aides ggplots et son puzzle, à Baptiste pour ses playlists salvatrices et son humour douteux ;), et à Jérem pour toutes les petites douceurs ! Merci pour tout en fait. Merci d'avoir supporté mes soupirs, mes couinements quand je chante avec mon casque, et mes crises de nerfs ! Quand on pense au bureau 225, on pense forcément aux visiteurs de passage, je pense à toi Marjo ;). Merci pour toutes les randos, de m'avoir donné le virus du vélo de route, de m'accompagner au ski de fond, de me relire, de me faire rire, de boire des bières avec moi et de me prêter Taoupettou de temps en temps ;). Comme autre visiteur, dans un autre style, nous avons le pique-assiette du bureau, j'ai nommé JC. Merci pour tes gâteaux loupés ;), d'être mon punching ball, pour tes rides en voiture, pour tes relectures, conseils et séances de psychologie. Merci d'avoir été là pour moi, de m'avoir soutenu, je te dois beaucoup. Et Merci au « Café du matin » plus généralement, sans cela, le premier confinement aurait été très long ! Alors merci pour tout !

En dehors de Chambéry, il y a aussi tous les autres doctorants, de Lyon, de Grenoble ou d'ailleurs. Merci à Laure, d'avoir fait le relais entre Grenoble et Chambéry (comment vont-ils faire maintenant qu'on a fini les deux ?) et de venir m'ouvrir à chaque fois que je viens au labo. Merci aux doctorants de Lyon, mes amis depuis le master et même depuis la licence pour certains, de m'accueillir toujours avec joie chez vous : merci à Vincent pour nos discussions métaphysiques et tes merveilleuses blagues ;), à Elisa, Elodie, Lucie. Merci Elise d'être là depuis le début des galères : le concours véto et comme si cela ne suffisait pas, nous sommes parties toutes les deux dans une thèse ;). Merci de m'avoir emmenée sur le terrain avec toi et pour tous ces moments passés ensemble. Merci à la team de choc Ongulés/ONCFS/Mov-It : Agathe, Laura et Kamal. On aura tout fait ensemble : le boulot, la méta-analyse (spéciale dédicace à Kamal), les congrès, les réunions, les séminaires, les soirées (surtout), les apéros-zoom pendant le confinement, les séances de sport et j'en passe. Merci d'avoir été là, merci pour les relectures et vos encouragements. Kamal, il ne reste plus que toi ;).

C'est le moment de remercier mes amis sans qui le confinement aurait été terrible : la team Jura : Lise, Marika, Emilie, Célia, Alice et Lauriane (et Pamela !!), la team balade du dimanche sous la pluie où on se perd : les Gaudin, la team Cheval : Clé, Camille et Cassou, la team lédonienne : Rémi, Clément et Juliette, la team musique : Marie (un spécial merci pour toutes relectures rapides, tes questions ;) et de m'avoir fait les courses pendant ma quarantaine), PYG et Alice, la team aventure : Sabinou et Hélènou, la team lyonnaise : Julie et Elise et bien-sûr la team Dryas® : Marjo et Tiphaine, merci de m'accompagner pour la suite dans un projet à vos côtés qui m'inspire et me motive ☒.

Nous en arrivons enfin à la partie concernant ma famille. Merci à maman et papa, d'avoir fait de moi la personne que je suis, je suis fière de vous avoir et des valeurs que vous m'avez apportées. Merci ensuite à mon frère, Antoine, d'être toujours présent et pour ton soutien (il me parle du pot de thèse depuis un an), de m'avoir donné le goût des citations, d'être si inspirant et d'être toi. Merci à vous trois pour les relectures, la mise en

page, de m'avoir accepté à la maison même avec la Covid et d'avoir subi deux quarantaines, mais surtout merci de me supporter, dans tous les sens du terme. Merci à la bibou's family d'être là, de m'accueillir le week-end, avec une spéciale dédicace à Oscar : merci d'être si mignon sans le faire exprès (peut-être que si en fait).

Le plus important pour la fin : Bibou. Merci de m'avoir rejoint à Chambéry. Je pourrais également te remercier pour tout le soutien et l'amour que tu m'apportes, la motivation, les réveils et les petits dej, pour nos sorties VTT et de ski, pour toute la logistique que tu as pris en main entièrement pendant cette dernière ligne droite, pour les massages pendant mes migraines, pour tes câlins pendant mes pleurs, et j'en passe. Mais je vais plutôt te dire une seule chose : 156 000 soleils. Et merci.

TABLE DES MATIERES

CHAPITRE 1 : INTRODUCTION	1
Partie 1 : Contexte général	5
1. L’anthropocène et ses conséquences	5
2. Les populations animales à l’ère de l’anthropocène.....	9
3. Partage du territoire, conflits et méthodes de gestion.....	11
Partie 2 : Contexte théorique	15
1. Structure du paysage et écologie du mouvement	15
a. Définition du paysage	15
b. Hétérogénéité du paysage	16
c. De la dynamique des populations à l’avènement de l’écologie comportementale et du mouvement.....	18
2. L’écologie du mouvement	19
a. Paysage des ressources	20
b. Paysage du risque	21
c. Les compromis entre risque et ressource	22
d. Paysage des interactions sociales	23
i. Interactions interspécifiques	23
ii. Interactions intraspécifiques.....	24
e. L’importance des échelles spatio-temporelles	27
f. A l’échelle du domaine vital	28
i. Définition du domaine vital	28
ii. Disponible et réponse fonctionnelle	30
g. Caractéristiques spécifiques et individuelles	31
i. Etat interne et capacités motrices	31
ii. Zoom sur la socialité	32
Partie 3 : Objectif et structures de la thèse	34
CHAPITRE 2 : MATERIELS ET METHODE	37
Partie 1 : Modèles d’étude : Chamois, Mouflon, Bouquetin, Chevreuil et Cerf .	41
1. Taxonomie et systématique	41
2. Aire de répartition	41
Cas des espèces de montagne	42

Cas des ongulés de plaine	44
3. Caractéristiques morphologiques	44
4. Organisation sociale et reproduction	45
5. Régime alimentaire et habitat	47
Partie 2 : Sites d'études	49
1. Situations géographiques	49
2. Climat	49
3. Habitat	50
4. Structure du paysage	51
5. Protocole et données	53
Partie 3 : Focus sur la RNCFS du Caroux-Espinouse.....	55
1. Caractéristiques environnementales	55
2. Activités humaines	57
CHAPITRE 3: A systematic review of within-population variation in the size of home range across ungulates: what do we know after 50 years of telemetry studies?	
61	
Abstract	67
Introduction	69
Materials and methods	73
1. Literature survey	73
2. Literature analysis and retrieval of article and species metadata	74
3. Extraction of results	76
4. Descriptive and statistical analysis	77
Results	78
1. Studies and species	78
2. Telemetry and estimators of the size of home ranges	83
3. Descriptive summary of studied variables	84
4. Methodological covariables and seasonal variation influencing papers' results	85
5. Influence of species-specific life history traits on findings	87
Discussion	87
1. More support to the resource than to the landscape heterogeneity hypothesis	88
2. Study design and statistical considerations.....	88

a.	Sample size and the problem of statistical power	88
b.	Technological improvements and estimates of the size of home ranges	88
c.	Environmental variables: their number, measurement and meaning	89
3.	Temporal and spatial scales	90
a.	Seasonality	90
b.	Temporal definition of seasonal period	90
4.	Accounting for life history traits	93
a.	Body mass	93
b.	Group size	93
c.	Diet	93
5.	Other drivers of variation in the size of individual home ranges	94
a.	Individual attributes	94
b.	Population density	94
c.	Coexistence with other species	94
6.	Recommendations	95
	Acknowledgments.....	98
	Author Contributions Statement.....	98
	Supplementary Material	99
1.	Supplementary Tables	99
2.	Supplementary Figures	107
	CHAPITRE 4: On this side of the fence: functional responses to the density of linear landscape features shapes the home range of large herbivores	109
	Abstract	115
	Introduction	117
	Material and methods.....	120
1.	Study areas and species	120
2.	GPS data and home range computation	122
3.	Linear landscape features	123
4.	Influence of linear landscape features and of their availability on the position of the home range core and periphery	123

Results	126
1. Influence of linear landscape features on the position of the home range core and periphery	126
2. Functional responses	127
Discussion	131
Acknowledgements	134
Authors' contributions	134
Supplementary material.....	134
CHAPITRE 5: Look both ways: propensity to cross linear landscape features depends on perceived risk in a large herbivore	
161	
Abstract	167
Introduction	169
Materials and methods	170
1. Sites	170
2. Anthropogenic linear features (ALF)	171
3. Intensity of use of ALF by humans	171
4. Monitoring of spatial behaviour	171
5. Statistical analyses	171
Results	172
Discussion	174
Acknowledgements.....	176
Supplementary material.....	176
1. S1: supplementary information on intensity of use of ALF by humans	176
2. S2: supplementary information on habitat	177
3. S3: supplementary information on climate	178
4. S4: supplementary information on number of crossings by mouflon	179
5. S5: supplementary information on statistical analyses	180
CHAPITRE 6 : Formation des dyades de mouflons et sélection d'habitat : quel lien ? Etude préliminaire chez le mouflon méditerranéen (<i>Ovis gmelini musimon</i> x <i>Ovis</i> sp.).....	
181	

Résumé	185
Introduction	187
Matériel et méthodes	190
1. Sites	190
2. Suivi des mouflons	192
3. Établissement des dyades	193
4. Évènements de fusion	193
5. Sélection d'habitat pendant les évènements de fusion	194
Résultat.....	195
1. Evènements de fusion	195
2. Sélection d'habitat lors des évènements de fusion	195
Discussion	196
Figure supplémentaire	200
CHAPITRE 7 : DISCUSSION	201
Partie 1 : Synthèse et discussion des résultats principaux	205
1. Synthèse des résultats principaux	205
2. Discussion des résultats	207
a. La taille du domaine vital dépend du paysage et des traits d'histoire de vie	207
b. Les domaines vitaux sont bordés par des structures linéaires du paysage	209
c. ... mais modulés par le risque... ..	210
d. ... et par les conspécifiques.	211
Partie 2 : Comportement spatial et démographie	212
Partie 3 : Perspectives.....	215
1. Prises en compte d'autres variabilités inter-individuelles	215
a. Effets des facteurs internes	215
b. Personnalité	215
c. Familiarité	217
2. Effet de la prédation sur la formation des groupes	218

3. Quantifier l'impact humain sur la faune sauvage avec l'« anthropause »	219
Partie 4 : Conclusion	220
RÉFÉRENCES	223
ANNEXES	293
Annexe 1 : Game species adjust their space use under contrasting conditions of human hunting	295
Annexe 2 : Impact de la prédation naturelle par le loup (<i>Canis lupus</i>) sur la socialité du mouflon méditerranéen (<i>Ovis gmelini musimon</i> × <i>Ovis sp.</i>)	315
Annexe 3 : Réseau Ongulés sauvages. Lettre d'information n°23 de Février 2019	319

LISTES DES FIGURES

CHAPITRE 1

Figure 1 : Tirée de Monastersky (2014). Représentation des principales menaces sur les espèces, selon le « Living Planet Index ». La principale est : chasse, pêche et autres formes d'exploitations. La dégradation et la perte d'habitat sont également des menaces importantes. Le changement climatique deviendra un facteur de plus en plus important avec le temps. 5

Figure 2 : Tirée de Stelder, (2014). Réseau routier en Europe en 2012. En rouge les routes principales et en vert les routes secondaires. 6

Figure 3 : Tirée de Kuemmerle et al., (2016). Schémas spatiaux des changements dans la zone des grandes catégories d'utilisation des terres en Europe : (A) surface des terres cultivées ; (B) surface des pâturages ; (C) déprise agricole ; (D) : remise en culture agricole ; (E) : surface des forêts ; (F) : surface urbaine. Les changements se réfèrent à la période 1990–2006 (A), (B), (E), (F) et 2001–2012 (C), (D). L'échelle fait référence aux changements de surface relative dans une cellule de grille de 3 × 3 km². 8

Figure 4 : Tirée de Linnell et al., (2020) ; Cartes de répartition des ongulés sauvages indigènes en Europe. A) sanglier, B) chevreuil, C) cerf élaphe, D) élan, E) renne sauvage, F) bison d'Europe, G) chamois des Alpes (en bleu) et isards (en rouge), H) bouquetin des Alpes (en bleu) et bouquetin ibérique (en rouge). 10

Figure 5 : Tiré de Chassagneux (2020) : Aire de répartition du cerf élaphe en France en (a) 1985 et (b) 2010. 11

Figure 6 : Tirée de Guibert, (2008). Evolution comparée du montant total des indemnisations versées par les instances cynégétiques pour les dommages causés par le grand gibier et des prélèvements de sangliers en France entre 1970 et 2006. 13

Figure 7 : Tirée de Burel & Baudry, (1999). Représentation des éléments de base d'une structure paysagère. 17

Figure 8 : Cadre théorique relatif au déplacement animal et ses quatre composantes, tel que proposé par Nathan (2008). Les relations entre les composantes et le déplacement résultant sont indiqués par des flèches. 20

Figure 9 : Illustration de la comparaison temporelle entre la composition des structures sociales stables et des structures en fission-fusion 26

Figure 10 : Illustration du continuum d'échelles spatio-temporelles de sélection d'habitat par les grands herbivores (Johnson, 1980; Senft et al., 1987) 28

Figure 11 : Organisation générale de la thèse. 35

CHAPITRE 2

Figure 1 : aire de répartition actuelle du chamois, mouflon, bouquetin, chevreuil et cerf. 43

Figure 2 : Photographies de chevreuil, chamois, mouflon, bouquetin et cerf. La ligne du haut correspond aux mâles, celle du bas aux femelles. Crédit photographies (de gauche à droite, de haut en bas) : J.-L. Hamann, J. Seigle-Ferrand, D. Maillard, D. Maillard, D. Maillard, B. Bellon, A. Duparc, D. Maillard, D. Maillard, D. Maillard.	45
Figure 3 : Organisation sociale des cinq espèces étudiées, selon leur sexe, et selon les saisons. Pour les espèces dimorphiques, les groupes présentent une ségrégation sexuelle.	46
Figure 4 : Cycle annuel de reproduction des cinq espèces étudiées (Duparc, 2016; Marchand, 2013; Richard, 2010).	47
Figure 5 : Régime alimentaire et préférence d’habitat des 5 espèces étudiées. Le classement du régime alimentaire est tiré de Hofmann (1989). La taille et les caractéristiques morpho-physiologiques (e.g. rumen, taille de la mâchoire, glandes salivaires) d’une espèce influencent en partie la sélection des ressources alimentaires et à plus large échelle la sélection d’habitat (Clauss et al., 2010).	48
Figure 6 : Carte des localisations des sites d’études et leurs caractéristiques environnementales.	49
Figure 7 : Températures moyennes mensuelles estivales (Juin-Septembre) et hivernales (Décembre-Mars) en degrés Celsius (A, B) et précipitations cumulées estivales et hivernales en millimètres (C, D) pour tous les sites : Chizé, Trois-Fontaines (TF), La Petite Pierre (LPP), Aurignac (AU), Caroux (CA), Les Bauges (BA) et le Bargy. Les stations météo à proximité ne sont pas toutes au sein du site d’étude.	50
Figure 8 : Gradient de fermeture du milieu (i.e. pourcentage de milieu fermé) dans le site d’étude associé au type de végétation dominant et gradient de l’hétérogénéité du paysage pour tous les sites. L’hétérogénéité du milieu a été estimée à partir du coefficient de variation de l’edge density (McGarigal and Marks, 1995). Les carrés verts foncés représentent des patchs forestiers, en vert des patchs de milieu ouvert (e.g. prairie), en jaune des patchs agricoles et en gris de patchs rocheux. Les motifs (rayures, losanges, carrés...) au sein des carrés représentent l’hétérogénéité de l’habitat au sein du patch.	51
Figure 9 : Gradient de densité de structures anthropiques de chaque site. Chaque carré correspond à un sous-ensemble aléatoire de 4 km ² de chaque site d’étude, pour une comparaison visuelle de la densité des structures linéaires entre les sites. En noir, les routes, en gris les chemins, en marron les crêtes, en vert les lisières entre milieu ouvert et fermé, en vert foncé les lisières entre peuplements et en bleu les fonds de vallée. Chaque diagramme en araignée a la même échelle (de 0 à 6000 m / km ²) pour faciliter la comparaison visuelle de la densité des caractéristiques linéaires du paysage entre les sites.	52
Figure 10 : Principaux types de végétation représentés sur le massif du Caroux-Espinouse (Hérault). Cette carte a été dérivée d’une image prise par le satellite SPOT en juillet 2005 (Tronchet 2008). La surface au contour noir correspond aux limites de la zone protégée. Elle couvre une large majorité de l’aire d’étude de la population de mouflons,	

centrée sur la Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage et le plateau du Caroux.
.....56

Figure 11 : Nombre de traces de techniciens présents sur le terrain cumulé par mois et par heure au sein de la RNCFS.57

Figure 12 : Distribution d'utilisation des trajectoires des techniciens de la réserve du Caroux-Espinouse, i.e. la densité de probabilité donnant la fréquence relative d'occurrence d'un technicien dans un plan bidimensionnel (x, y). En grisé : les limites de la zone protégée, en noir : les structures linéaires anthropiques (routes, pistes et chemins).
.....58

Figure 13 : Localisation des pièges photographiques sur les itinéraires de randonnée au sein de la RNCFS.59

Figure 14 : Nombre de groupes de randonnée cumulé par mois et par heure présents au sein de la RNCFS.60

CHAPITRE 3

Figure 1: Schematic summary of the applied methodological framework. The aim of this systematic review is to assess the support of the empirical literature about (1) the Ecological drivers of the size of individual home range (Resource, Landscape heterogeneity and Risk); (2) how species specific lifestyle traits (Body mass, Group Size and Diet) and (3) seasonal resource variation (Productive vs non-productive season) impact the level of support to the biological hypothesis, while taking into account methodological variables. Each article was assessed to determine whether the relationship between the size of individual home range and the ecological metric support hypotheses about the ecological drivers. The results in the article were considered supporting the hypothesis concerning ecological drivers if at least one metric was retained. The probability to support a hypothesis was evaluated using the collected data across all case studies from the review. 72

Figure 2: PRISMA flow diagram, according to the PRISMA statement by Liberati et al. (2009) and recommended by Nakagawa and Poulin (2012). 74

Figure 3: (A) Number of articles published each year. (B) Number of articles per species. Dots depict species for which we were able to retrieve information on seasonal relationships between the size of home range and biomass of vegetation during the productive (green dots) and non-productive (blue dots) periods and retained in the final comparative analysis (see PRISMA; Figure 2). (C) Map of the countries where studies took place. Numbers of publications per country are indicated by different colors..... 79

Figure 4: (A) Evolution of tracking methods used in the 33 selected articles (GPS, VHF) according to a 10-year time period. The width of the bars corresponds to the percentage of articles by time-period. The percentages given in the bars are the percentage of articles with data collected with GPS vs VHF per time period; (B) Evolution of home range estimators used in the 33 articles according to time period. The percentages correspond to the proportions of articles per time-period for each home range estimator. (C) Distribution of the number of individuals per case-study (n=39) according to tracking

method; (D) Distribution of the number of locations used for home range calculation in the 39 case studies according to the tracking method..... 84

Figure 5: Venn diagrams for (A) the number of case studies testing each ecological driver, i.e. a relationship between the size of home range and resource, landscape heterogeneity or risk indices and combinations of these. (B) Number of metrics tested per case study, per period and for each ecological driver. (C) Proportion of case studies that contained at least one metric supporting the biological hypotheses, for each ecological driver and season..... 85

Figure 6: Effect of (A) the sample size (log transformed; if the positioning system was GPS, the season was the non-productive season, the number of metrics was 4.07 and the ecological driver was the resource one). (B) the positioning system (if the season was the non-productive one, the number of metrics was 4.07, the ecological driver was the resource one and the sample size was 3.07 (log-transformed)). (C) the number of metrics tested (if the sample size was 3.06 (log-transformed), the positioning system was GPS and the season was the non-productive season) on the probability to have at least one metric supporting the biological hypotheses. These results correspond to the model that explains the probability of support for each hypothesis according to the different methodological features accounted for differences among case studies. (D) Effect of diet (if the positioning system was GPS, the sample size was 3.18 (log-transformed) and the season was the non-productive season) on the probability to have at least one metric supporting biological hypothesis. This model was performed on a subset of our sample with the resource hypothesis only and the case studies studying the two seasons. The response variable for the 4 panels is binomial, whereby 0 means that the authors concluded that their hypothesis was not supported, and 1 otherwise (see Figure 1). The band in the panel A, C and D correspond to confidence interval (95%)..... 86

Figure S1: Proportions of metrics consistent with hypothesis (“Same as expected”), not-consistent with hypothesis (“Contrary to expected”), and unknown because we only have non-significant p-values or a non-selected variable in a model selection. For metrics consistent or not-consistent with hypothesis, we further distinguished significant from non-significant relationships. All the metrics included in our study were used to construct this graph. 107

Figure S2: Venn diagrams for the number of relationships tested for each category of variables (“N”). “C” represents the number of consistent relationships with initial authors’ expectations for each tested category of variables (resource, risk and/or heterogeneity; see Introduction), “NC” the non-consistent relationships and “NS” the non-significant/retained relationships..... 108

CHAPITRE 4

Figure 1: Map of the study sites. Each square corresponds to a 4km² random block of each study site for visual comparison of the density of linear features among sites. In black: road, in grey: track, in brown: ridge, in blue: valley bottom, in green: forest edge between open and closed habitats, in dark green: forest edge between tree stands. On the topographical map of France, colours represent elevation, from green (0 meters a.s.l.)

to brown (4810m a.s.l.). Each spider chart has the same scale (from 0 to 6000m/km²) to facilitate visual comparison of the density of linear landscape features among sites. For each site, the studied species are indicated. For the pictograms: ©C. Saint-Andrieux. **122**

Figure 2: (a) Conceptualization of how selection of linear landscape features should vary from the core to the periphery of the individual home range when these features are preferentially found at the home range periphery (H1a, blue regression line), within the home range core (H1b, red regression line) or randomly distributed across the home range (selection index of 1 along core/periphery continuum, constant grey line, H0). Home range is indicated on the right side by a red line while grey lines correspond to linear features. The grey boxes correspond to the UD percentage chosen to represent the core and the periphery of the home range. (b) Conceptualization of how selection at the periphery of the home range for a given linear feature should vary with the density of this feature in the local area (dotted circle). We expected this selection to attenuate when the density of the linear feature increased in the local environment due to the costs of memory, but also because animals require a minimal area to live. Home range is indicated at the bottom by a red line while grey lines correspond to linear features. **124**

Figure 3: Relative position of linear features in the home range of each species and site for both sexes. Hatched squares correspond to non-tested relationships, white squares correspond to an absence of selection, blue squares correspond to selection at the periphery of the home range (90-95% segment; H1a) and red squares correspond to selection within the home range core (0-5% and 5-10% segments; H1b; see Fig. 2a and Figs.10:18 in supplementary material). Squares with an asterisk indicate an equivocal pattern concerning selection of that linear feature in the home range core or periphery. Species are first ranked by habitat type (mountain vs forest species) and body mass (from smaller to larger species; Table S1) and then by topographical complexity of the study site (from lower to higher elevation range; Table 1). **127**

Figure 4: Functional responses in the selection of each linear feature in the home range periphery (density ratio in the 95% segment) relative to the density of each linear feature in the local area, from (a) to (f) for females and from (g) to (l) for males (see Fig. 2b). The grey curves correspond to relationships between density ratios in the 95% segment and in the local area only for populations for which the null or gam models were selected (Table 5). The dotted lines indicate that the null model was selected while solid lines indicate that the gam model was selected. The curve in bold represents a global model where all populations-species for a given sex and linear feature were pooled in order to include the entire continuum of local densities: red curves for females, the blue curve for males, with year, month (nested in year), individual identity and population as random factors. **130**

Figure S1: Functional response in the positioning of each linear feature in home range periphery (density ratio in the 95% section) relative to density of each linear feature on the available range for chamois in Les Bauges. Each point represents an individual averaged over months. Standard deviations are represented for both density ratios and densities in the available range. In red: females, in blue: males. The curve in bold represents the gamm function of the response (with 95% confidence intervals): the red

curve for females, the blue curve for males, with year, month (nested in year), individual identity as random factors. As we illustrate the functional response, we represent only linear features that were selected in the home range periphery or found to be evenly distributed in home ranges. 140

Figure S2: Functional response in the positioning of each linear feature in home range periphery (density ratio in the 95% section) relative to density of each linear feature on the available range for mouflon in Les Bauges. Each point represents an individual averaged over months. Standard deviations are represented for both density ratios and densities in the available range. The curve in bold represents the gamm function of the response (with 95% confidence intervals), with year, month (nested in year), individual identity as random factors. As we illustrate the functional response, we represent only linear features that were selected in the home range periphery or found to be evenly distributed in home ranges..... 141

Figure S3: Functional response in the positioning of each linear feature in home range periphery (density ratio in the 95% section) relative to density of each linear feature on the available range for mouflon in the Caroux-Espinouse massif. Each point represents an individual averaged over months. Standard deviations are represented for both density ratios and densities in the available range. In red: females, in blue: males. The curve in bold represents the gamm function of the response (with 95% confidence intervals): the red curve for females, the blue curve for males, with year, month (nested in year), individual identity as random factors. As we illustrate the functional response, we represent only linear features that were selected in the home range periphery or found to be evenly distributed in home ranges. 142

Figure S4: Functional response in the positioning of each linear feature in home range periphery (density ratio in the 95% section) relative to density of each linear feature on the available range for ibex in the Bargy massif. Each point represents an individual averaged over months. Standard deviations are represented for both density ratios and densities in the available range. In red: females, in blue: males. The curve in bold represents the gamm function of the response (with 95% confidence intervals): the red curve for females, the blue curve for males, with year, month (nested in year), individual identity as random factors. As we illustrate the functional response, we represent only linear features that were selected in the home range periphery or found to be evenly distributed in home ranges..... 143

Figure S5: Functional response in the positioning of each linear feature in home range periphery (density ratio in the 95% section) relative to density of each linear feature on the available range for roe deer in Chize. Each point represents an individual averaged over months. Standard deviations are represented for both density ratios and densities in the available range. The curve in bold represents the gamm function of the response (with 95% confidence intervals), with year, month (nested in year), individual identity as random factors. As we illustrate the functional response, we represent only linear features that were selected in the home range periphery or found to be evenly distributed in home ranges. 144

Figure S6: Functional response in the positioning of each linear feature in home range periphery (density ratio in the 95% section) relative to density of each linear feature on the available range for roe deer in Trois Fontaines. Each point represents an individual averaged over months. Standard deviations are represented for both density ratios and densities in the available range. The curve in bold represents the gamm function of the response (with 95% confidence intervals), with year, month (nested in year), individual identity as random factors. As we illustrate the functional response, we represent only linear features that were selected in the home range periphery or found to be evenly distributed in home ranges. **145**

Figure S7: Functional response in the positioning of each linear feature in home range periphery (density ratio in the 95% section) relative to density of each linear feature on the available range for roe deer in Aurignac. Each point represents an individual averaged over months. Standard deviations are represented for both density ratios and densities in the available range. In red: females, in blue: males. The curve in bold represents the gamm function of the response (with 95% confidence intervals): the red curve for females, the blue curve for males, with year, month (nested in year), individual identity as random factors. As we illustrate the functional response, we represent only linear features that were selected in the home range periphery or found to be evenly distributed in home ranges. **146**

Figure S8: Functional response in the positioning of each linear feature in home range periphery (density ratio in the 95% slice) relative to density of each linear feature on the available rang for roe deer in Les Bauges. Each point represents an individual averaged over months. Standard deviations are represented for both density ratios and densities in the available range. The curve in bold represents the gamm function of the response (with 95% confidence intervals), with year, month (nested in year), individual identity as random factors. As we illustrate the functional response, we represent only linear features that were selected in the home range periphery or found to be evenly distributed in home ranges. **147**

Figure S9: Functional response in the positioning of each linear feature in home range periphery (density ratio in the 95% section) relative to density of each linear feature on the available rang for red deer in La Petite Pierre. Each point represents an individual averaged over months. Standard deviations are represented for both density ratios and densities in the available range. The curve in bold represents the gamm function of the response (with 95% confidence intervals), with year, month (nested in year), individual identity as random factors. As we illustrate the functional response, we represent only linear features that were selected in the home range periphery or found to be evenly distributed in home ranges. **148**

Figure S10: Variation in the relative densities (density ratio) of linear landscape features in sections of space differentially used by Chamois from Les Bauges. Coloured polygons indicate 95% interval (95% CI). A focal linear landscape feature was considered included/rejected in the corresponded home range section of females (red-shaded 95% CI) or males (blue-shaded 95% CI) if it was more/less present than expected from a

random distribution of the local feature within the home range (dashed black line representing this reference value) when 95% CI did not include 1..... 149

Figure S11: Variation in the relative densities (density ratio) of linear landscape features in sections of space differentially used by Mouflon from Les Bauges. Coloured polygons indicate 95% interval (95% CI). A focal linear landscape feature was considered included/rejected in the corresponded home range section of females (red-shaded 95% CI) if it was more/less present than expected from a random distribution of the local feature within the home range (dashed black line representing this reference value) when 95% CI did not include 1..... 150

Figure S12: Variation in the relative densities (density ratio) of linear landscape features in sections of space differentially used by Mouflon from Caroux-Espinouse massif. Coloured polygons indicate 95% interval (95% CI). A focal linear landscape feature was considered included/rejected in the corresponded home range section of females (red-shaded 95% CI) or males (blue-shaded 95% CI) if it was more/less present than expected from a random distribution of the local feature within the home range (dashed black line representing this reference value) when 95% CI did not include 1..... 151

Figure S13: Variation in the relative densities (density ratio) of linear landscape features in sections of space differentially used by Ibex from Bargy massif. Coloured polygons indicate 95% interval (95% CI). A focal linear landscape feature was considered included/rejected in the corresponded home range section of females (red-shaded 95% CI) or males (blue-shaded 95% CI) if it was more/less present than expected from a random distribution of the local feature within the home range (dashed black line representing this reference value) when 95% CI did not include 1. 152

Figure S14: Variation in the relative densities (density ratio) of linear landscape features in sections of space differentially used by Roe deer from Chize. Coloured polygons indicate 95% interval (95% CI). A focal linear landscape feature was considered included/rejected in the corresponded home range section of females (red-shaded 95% CI) if it was more/less present than expected from a random distribution of the local feature within the home range (dashed black line representing this reference value) when 95% CI did not include 1..... 153

Figure S15: Variation in the relative densities (density ratio) of linear landscape features in sections of space differentially used by Roe deer from Trois Fontaines. Coloured polygons indicate 95% interval (95% CI). A focal linear landscape feature was considered included/rejected in the corresponded home range section of females (red-shaded 95% CI) if it was more/less present than expected from a random distribution of the local feature within the home range (dashed black line representing this reference value) when 95% CI did not include 1..... 154

Figure S16: Variation in the relative densities (density ratio) of linear landscape features in sections of space differentially used by Roe deer from Aurignac. Coloured polygons indicate 95% interval (95% CI). A focal linear landscape feature was considered included/rejected in the corresponded home range section of females (red-shaded 95% CI) or males (blue-shaded 95% CI) if it was more/less present than expected from a

random distribution of the local feature within the home range (dashed black line representing this reference value) when 95% CI did not include 1. 155

Figure S17: Variation in the relative densities (density ratio) of linear landscape features in sections of space differentially used by Roe deer from Les Bauges. Coloured polygons indicate 95% interval (95% CI). A focal linear landscape feature was considered included/rejected in the corresponded home range section of females (red-shaded 95% CI) if it was more/less present than expected from a random distribution of the local feature within the home range (dashed black line representing this reference value) when 95% CI did not include 1. 156

Figure S18: Variation in the relative densities (density ratio) of linear landscape features in sections of space differentially used by Red deer from La Petite Pierre. Coloured polygons indicate 95% interval (95% CI). A focal linear landscape feature was considered included/rejected in the corresponded home range section of females (red-shaded 95% CI) if it was more/less present than expected from a random distribution of the local feature within the home range (dashed black line representing this reference value) when 95% CI did not include 1. 157

Figure S19: Variation in the relative densities (density ratio) of linear landscape features in sections of space differentially used by Mouflon in Caroux-Espinouse massif. Coloured polygons indicate 95% confidence interval (95% CI). A focal linear landscape feature was considered to be selected/avoided in the corresponding home range section of females (red-shaded 95% CI) or males (blue-shaded 95% CI) if it was more/less present than expected from a random distribution of the feature within the home range (the dashed black line represents this reference value) when the 95% CI did not include the value of 1. To compare the two methods, the first panel presents results from the KDE method while the second presents results from the aKDE method. 158

Figure S20: Variation in the relative densities (density ratio) of linear landscape features in sections of space differentially used by female red deer in La Petite Pierre. Coloured polygons indicate 95% confidence intervals (95% CI). A focal linear landscape feature was considered to be selected/avoided in the corresponding home range section (red-shaded 95% CI) if it was more/less present than expected from a random distribution of the feature within the home range (the dashed black line represents this reference value) when the 95% CI did not include the value of 1. To compare the two methods, the first panel presents results from the KDE method while the second presents results from the aKDE method. 159

CHAPITRE 5

Figure 1: (A) NGWR map where GPS-collared mouflon were tracked between 2017 and 2019 in the Caroux-Espinouse massif. The grey shading corresponds to closed habitat, the white shading to open habitat. The solid lines represent ALFs used by wildlife biologists: in green, ALF that were rarely used, in yellow, those with a moderate intensity of use, and in red those were used most frequently (see Methods). The black line represents the NGWR borders within which hunting was forbidden and other human activities were restricted. (B) The number of GPS tracks of wildlife biologists per hour in

the wildlife reserve (In black). The total number of GPS tracks of wildlife biologists per hour per segments according to their used is also depicted: segments that were used rarely (green), moderately (yellow) and frequently (red)..... 170

Figure 2: (A) Effect of the period of the day and the index of human activity on the propensity for mouflon to cross ALF per hour; the plot represents the predicted values for the average proportion of open habitats in the data set, i.e. 45%. The letters below or above the 95% CIs indicate significant differences in the number of crossings in relation to the human activity index and the period of the day. (B) Effect of the proportion of open habitat on the propensity for mouflon to cross ALF; the plot represents the predicted values for a low value of human activity and during night-time). The histogram corresponds to the distribution of the proportion of open habitat in the segments included in our dataset. Effect sizes were adjusted for differences in period length, for the density of ALF in a 200m buffer around the given segment, for the interaction between the coordinates of sections and for the number of observed movement steps within that given buffer (see “Methods”)..... 174

Figure S1: Density histogram of the wildlife biologist speed (km/h) for each step in the wildlife reserve. Segments on the left of the vertical line (5km/h), were travelled on foot, and, on the right, by motor vehicle. We removed speeds corresponding to wildlife biologist stops, i.e., when the speed is lower than 3 km/h. 176

Figure S2: Number of GPS tracks performed by wildlife biologists per month in the Caroux-Espinouse National Game and Wildlife Reserve..... 177

Figure S3: Projection of local habitat variables around segments of anthropogenic linear features in the correlation circle derived from a normed Principal Component Analysis (PCA). Axes 1 and 2 explain 93% of the total variance (first x-axis: 60%, second y-axis: 29%). Slope, visibility, elevation and proportion of open habitats were calculated in a 200-m strip on either side of the focal segment. 177

Figure S4: (A) Intra-annual variation in NDVI (Normalized Difference Vegetation index, Reed et al., 1994, Pettorelli et al., 2005) in the Caroux-Espinouse massif (period 2000-2017), extracted from MODIS MOD13Q1 - MODIS/Terra Vegetation Indices 16-Day L3 Global 250m SIN Grid (Didan, 2015). (B) Ombrothermal diagrams of Météo France stations in Aires, Cambon-et-Salvergues, Fraise-Murat and Fraise-sur-Agout (period 1990-2018) located on the Caroux-Espinouse massif. The red polygon corresponds to the focal study period..... 178

Figure S5: Distribution of the number of crossing events per ALF (n = 939, mean=5.18, sd=26.2, min=1, max=60) by Mediterranean mouflon in the Caroux-Espinouse National Game and Wildlife Reserve. 179

CHAPITRE 6

Figure 1 : (A) Description du massif du Caroux-Espinouse (carte en médaillon au centre), où les évènements de fusion du mouflon méditerranéen ont été étudiés entre 2010 et 2019. Les types d'habitat sont détaillés dans la légende au centre de la figure. Les villages et hameaux, regroupés dans la catégorie « autres », ont été exclus des analyses car ils

représentaient un pourcentage infime des superficies disponibles (en moyenne 0.2%, intervalle de 0.01 à 0.8%). Pour plus d'informations sur la fonctionnalité des classes d'habitat utilisées dans cette étude, voir Tableau 1. (B) Localisations de tous les points de fusion entre dyades d'individus équipés de colliers GPS considérés dans l'analyse. Seulement 12% des points sont à l'extérieur de la réserve, et parmi eux, seulement 18% sont en période de chasse. Dans les deux cartes, le polygone noir correspond aux limites de la RNCFS..... **191**

Figure 2 : Variation saisonnière dans la sélection de l'habitat pendant les évènements de fusion selon le type de la dyade (Femelle-Mâle, Femelle-Femelle, Mâle-Mâle) de mouflon méditerranéen (n=201 individus suivis) du Caroux-Espinouse. En rouge, les évènements de fusion hors réserve, en bleu au sein de la réserve. « Habitat fermé » correspond aux habitats de type conifères, « habitat ressource » aux plateaux herbeux et « habitat refuge » aux pentes rocheuses supérieures à 30° (voir Tableau 1). Les bandes rouges et bleues autour des courbes correspondent aux intervalles de confiance à 95%, cet intervalle est dans certains cas imperceptible du fait de la taille de la figure. Les bandes grises correspondent à la période de chasse. Les relations sont modélisées pour chaque type d'habitat et pour les trois types de dyade à l'aide de modèles mixtes additifs généralisés comprenant l'identité de la dyade comme facteur aléatoire. **196**

Figure S1 : Période de suivi des 183 mouflons du Caroux-Espinouse. **200**

CHAPITRE 7

Figure 1 : Schéma des principaux résultats des différents chapitres de la thèse et leurs articulations entre eux. J'ai évalué dans la littérature un impact du paysage alimentaire, modulé par le régime alimentaire de l'espèce considérée, sur la taille de domaines vitaux d'ongulés dans le monde. Je n'ai pas identifié d'effet(s) du paysage de la peur ni de l'hétérogénéité du paysage. Un effet des éléments linéaires du paysage sur l'établissement des domaines vitaux, selon leur densité locale dans le paysage, a été mis en lumière. Concernant les éléments linéaires anthropiques, un effet sur les trajectoires des individus a été étudié, modulé par la fréquentation humaine. Pour finir, l'ajout du paysage des interactions sociales à celui du paysage alimentaire et de la peur dans l'étude de l'écologie spatiale a révélé que la formation de groupe avait lieu préférentiellement dans les habitats ressources..... **207**

Figure 2 : Tirée de Say-Sallaz et al. 2019. a) Schéma conceptuel des composants de la prédation et des liens entre les différents composants et la dynamique de population. b) Représentation des connaissances empiriques dans la littérature. La taille du rectangle et la largeur du lien sont proportionnelles au nombre d'études portant sur les différents composants de la prédation et sur les liens entre les différents composants. Les couleurs brune, orange et blanche représentent respectivement la proportion d'études qui ont trouvé un effet proactif du risque de prédation, un effet réactif du risque de prédation et celles qui n'ont pas trouvé d'effet..... **213**

LISTE DES TABLEAUX

CHAPITRE 2

- Tableau 1 :** Taxonomie et systématique des 5 espèces étudiées. 41
- Tableau 2 :** Caractéristiques morphologiques des cinq espèces, selon les sexes. Les valeurs correspondent à l'intervalle de confiance à 80%. Données obtenues à partir de la base de données Mov-it. 45
- Tableau 3 :** Caractéristiques des protocoles de suivis, des techniques de captures, ainsi que des mesures faites sur les animaux, sur chaque site d'études. 54
- Tableau 4 :** Statistiques descriptives des trajectoires GPS des techniciens de la RNCFS en véhicule et à pieds. 58

CHAPITRE 3

- Table 1:** Characteristics of the species included in the 33 selected papers (productive and non-productive seasons). Species are ranked by Latin name. See Supplementary Table S8 for references. 76
- Table 2:** Information about the 33 selected papers (productive and non-productive seasons). The column “comment” indicates the study of several populations. The last three columns indicate the category of variables tested in each paper (resource, landscape heterogeneity and risk; see Figure 1). 80
- Table 3:** Biological interpretations provided by authors to explain results that were retained as opposite to initial biological hypothesis, per category of variable (Resource availability and landscape heterogeneity). 91
- Table 4:** Recommendations for authors that should help quantitative studies aiming at evaluating the effect of the environment and life history traits on the size of home range. 96
- Table S1:** Information about the variables used in the 33 selected papers (productive and non-productive season). For each variable, the unit and the category (Resource, Heterogeneity and Risk) for both productive and non-productive seasons. 99
- Table S2:** Model selection table summarizing the different models explaining the level of support for ecological drivers. These models include the effect of season (productive vs non-productive) and categories of variables (resources and heterogeneity, “Cat”) and methodological features: the number of variables tested (“#Var”), the home range estimator (KDE, MCP, or other, denoted “estHR”), the number of locations used to compute the home range (“#XY”), the sample size (number of individuals collared, “#Indiv), and the positioning system (GPS vs VHF, denoted “Pos”). “k” is the degrees of freedom of each model, “ $\Delta AICc$ ” is the difference in AICc between the focal model and the model with the lowest AICc, and “Weight” is conditional probabilities for each model. 103
- Table S3:** Model selection table summarizing the different models explaining the level of support for ecological drivers. These models include the baseline model of Table S2:

categories of variables (resources and heterogeneity, “Cat”) and methodological features: the number of variables tested (“#Var”), the sample size (number of individuals collared, “#Indiv), the positioning system (GPS vs VHF, denoted “Pos” and life history traits: group size (“Gs”), the diet (Diet) and body mass (BM, log-transformed). “k” is the degrees of freedom of each model, “ $\Delta AICc$ ” is the difference in AICc between the focal model and the model with the lowest AICc, and “Weight” is conditional probabilities for each model. **104**

Table S4: Model selection table summarizing the different models explaining the level of support for ecological drivers, performed on the subset of case studies focusing on the effect of resources and studying the two seasons. These models include the variables selected in Table S2: the effect of season (productive vs non-productive) and methodological features: the number of variables tested (“#Var”), the sample size (number of individuals collared, “#Indiv), the positioning system (GPS vs VHF, denoted “Pos”), to which we added the diet (Diet) and body mass (BM, log-transformed). “k” is the degrees of freedom of each model, “ $\Delta AICc$ ” is the difference in AICc between the focal model and the model with the lowest AICc, and “Weight” is conditional probabilities for each model. **105**

Table S5: Characteristics of species of the 33 selected papers (productive and non-productive season) and references associated. Species were ranked by latin name..... **106**

CHAPITRE 4

Table 1: Characteristics of each species, study site, monitoring period, sex, number of GPS-collared individuals and sampling design. Species were first ranked by habitat type (mountain vs forest species) and body mass (from smaller to larger species; Table 1 in supplementary material) and then by topographic complexity of the study site (for lower to higher elevation range; Table 1). For foraging specialization, we use “+” signs to indicate proximity to the “obligate browser” or “obligate grazer” ends of the gradient (i.e. nuancing the usual “intermediate feeder” terminology, based on collective knowledge from the long-term programs; see also Péron et al., 2018). **119**

Table 2: Expected functions (text) and position (color) in the home range of anthropogenic and natural linear features for each species. In blue, the linear feature was expected to be selected at the home range periphery. In white, no selection was expected. In red, the linear feature was expected to be selected in the core home range. Species were first ranked by habitat type (mountain vs forest species) and body mass (from smaller to larger species; Table 1 in supplementary material) and then by topographic complexity of the study site (for lower to higher elevation range; Table 1). See text for details. **121**

Table 3: Model selection evaluating the relationship between density ratio in the 95% section of the home range and the density of linear features in the local area, for each species, site and for both sexes. The selected models (lowest AICc, with a minimum $\Delta AICc$ of 2) are reported in the table. GAM models were selected when the density ratio_{95%} varied non linearly in relation to the density of the focal linear feature in the local area. Null models were selected when the density ratio_{95%} was constant

irrespective of the density of the linear feature in the local area. Boxes with “untested” correspond to linear features selected in the home range core (Fig.4). Species were first ranked by habitat type (mountain vs forest species) and body mass (from smaller to larger species; Table 1 in supplementary material) and then by topographic complexity of the study site (for lower to higher elevation range; Table 1)..... **129**

Table S1: Characteristics of each species and study site. Species are first ranked by habitat type (mountain vs. forest species) and body mass (from small to large species; Table 1 in supp. material) and then by topographic complexity of study site (for low to high elevation range; Table 1). **135**

Table S2: Density median of each linear feature (m/km²) in the available range of individuals in a given site, with 2.5% and 97.5% quantile in each site. Sites are ordered by topographic complexity. **136**

Table S3: Model selection table summarizing the shape of the relationship between density ratio in 95% section with the density of linear features in the available range, for each species, site and for both sexes. The selected models (lowest AICc) are in bold type. $\Delta AICc$ is the difference in AICc between the focal model and model with the lowest AICc. We ranked mountain species before forest species. Inside these categories, species are ordered by body mass (Table 1 in supplementary material), then by topographic complexity of sites (Table 1). **137**

Table S4: Pearson correlation coefficients of density ratio in the 95% section estimated with different smoothing factors (h) for kernel densities, and aKDE, for each population. **139**

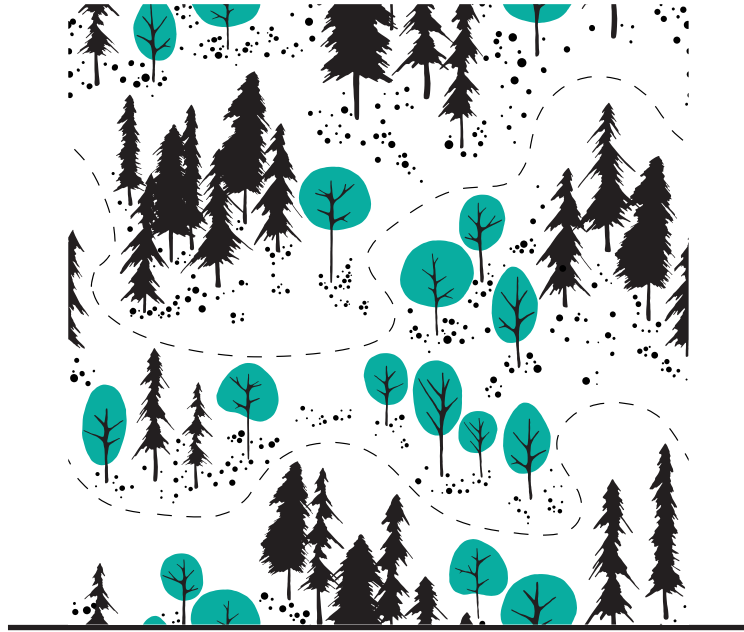
CHAPITRE 5

Table 1: Model selection for the number of ALF crossings by mouflon in the Caroux-Espinouse. The variables considered were the period of the day (“Period”; night-time or dawn/dusk), the human activity index (“Freq”; low, medium or high) and the proportion of open habitat (“Habitat”), as well as the two-way interactions between Period and Freq and Habitat , respectively. “df” is the degrees of freedom of each model, “ $\Delta AICc$ ” is the difference in AICc between the focal model and the model with the lowest AICc, and “weight” is the relative likelihood of each model. Bold type highlights the retained model ($\Delta AICc < 2$). **173**

Table 2: Estimated coefficients with their standard errors for the retained model explaining the effects of the human use intensity and the local habitat on the number of ALF crossings. (see Table 1). **173**

CHAPITRE 6

Tableau 1 : Caractéristiques des trois types d’habitat utilisés dans l’analyse des habitats sélectionnés par les mouflons lors des évènements de fusion. La colonne « Risque » inclue le risque par la prédation par la chasse et le dérangement. La colonne « Codes » correspond au nom utilisé dans les résultats, et notamment dans la Figure 2. **192**



CHAPITRE 1

Peu importe si le début paraît petit.

Henry David Thoreau

INTRODUCTION

PARTIE 1 : CONTEXTE GENERAL

1. L'anthropocène et ses conséquences

L'Anthropocène, ou « l'Ère de l'humain », est une époque caractérisée par l'impact significatif des activités humaines sur la Terre, où l'influence de l'être humain sur les écosystèmes est devenue une « force géologique » majeure (Zalasiewicz et al., 2019). L'impact de l'Homme s'est en effet considérablement intensifié depuis le début de l'industrialisation entre 1760 et 1880, provoquant la fin de l'Holocène postérieur qui a débuté à la dernière glaciation (Cooper et al., 2018; Waters et al., 2016). Les activités humaines ont ainsi montré leur capacité à provoquer des modifications importantes de l'environnement à travers de multiples processus comme l'artificialisation des terres, l'exploitation des populations, la pollution des milieux ou l'introduction d'espèces invasives (IPBES, 2019; Sala et al., 2000 ; Figure 1).

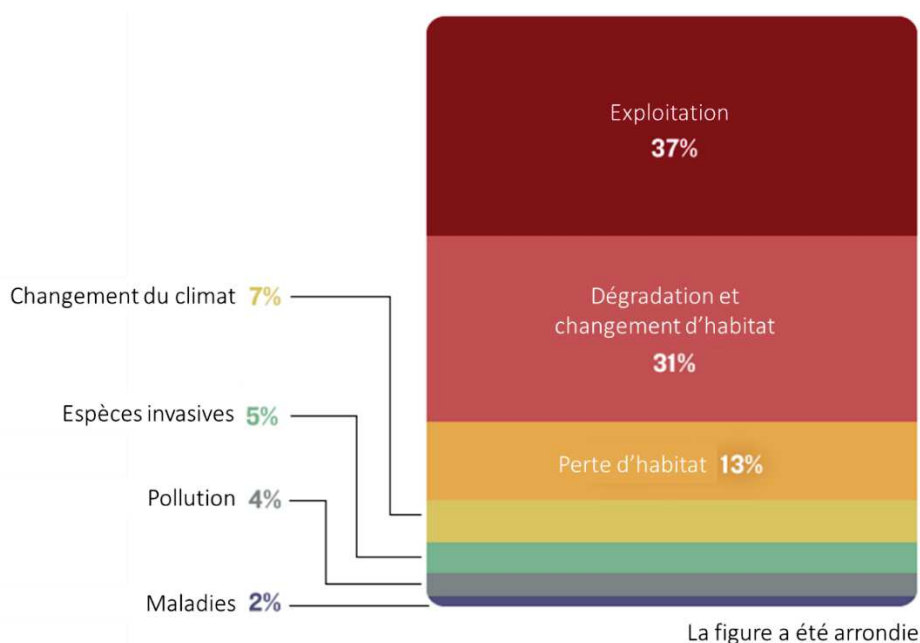


Figure 1 : Tirée de Monastersky (2014). Représentation des principales menaces sur les espèces, selon le « Living Planet Index ». La principale est : chasse, pêche et autres formes d'exploitations. La dégradation et la perte d'habitat sont également des menaces importantes. Le changement climatique deviendra un facteur de plus en plus important avec le temps.

Le changement d'utilisation des terres a notamment provoqué de multiples impacts sur le paysage. Le couvert forestier a par exemple considérablement augmenté depuis le XIXe siècle dans plusieurs chaînes de montagnes d'Europe (Bebi et al., 2017),

principalement en raison de la réduction ou de l'abandon des zones agricoles (Baldock, 1996; Gellrich et al., 2007). Ces impacts humains, tels que l'agriculture et la gestion forestière, ont entraîné la fragmentation des écosystèmes forestiers, qui a conduit à son tour à des changements microclimatiques et structurels importants dans le paysage, en particulier le nombre et les types de lisière des forêts (Keenan et al., 2015), éléments structurels du paysage très importants (Wang et al., 2020). En plus de cela, de nombreuses structures anthropiques marquent également le paysage, la présence de routes, d'autoroutes et de bâtiments ayant fortement augmenté (Figure 2). En effet, entre 1957 et 2012 en Europe, le réseau routier est passé de 146.7 millions de km à 421.8 (Stelder, 2014) soit une multiplication par 2.9. Ces constructions peuvent former des barrières physiques au mouvement (e.g. Vos & Chardon, 1998), mais sont également une source potentielle de perturbation à travers l'activité humaine associée (e.g. Carricondo-Sanchez et al., 2020; Cole et al., 2015). Par exemple, Mladenoff et al., (1995) ont constaté que les loups (*Canis lupus*) étaient associés à des régions à faible densité de routes, soulignant qu'ils n'évitaient pas les routes en tant que telles, mais que les routes représentaient une présence humaine potentielle et donc un risque pour les animaux (voir aussi Chapitre 5 pour un exemple chez un herbivore).

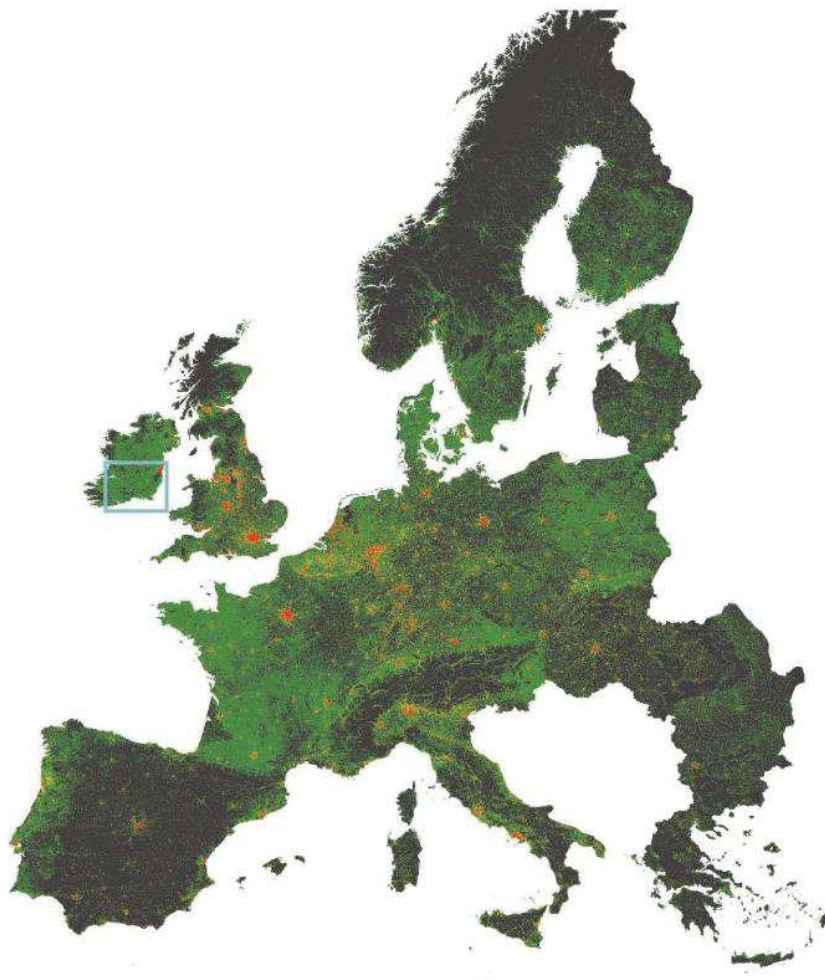


Figure 2 : Tirée de Stelder, (2014). Réseau routier en Europe en 2012. En rouge les routes principales et en vert les routes secondaires.

D'autres études montrent que les structures linéaires anthropiques ou naturelles qui découpent le paysage peuvent aussi être utilisées par les animaux pour se déplacer ou pour trouver des proies (e.g. pour les loups, Eriksen et al., 2009; Lesmerises et al., 2012; Zimmermann et al., 2014). Si à l'heure actuelle 80% de la surface de la Terre demeurent sans route, la fragmentation des milieux n'en est pas moins marquée avec le découpage de cette surface en environ 600 000 patchs, dont plus de la moitié font moins de 1 km² et 7% seulement sont d'une superficie de plus de 100 km² (Ibisch et al., 2016). Cette fragmentation se traduit donc pour les animaux par une réduction de la taille et à l'isolement accru des patchs d'habitat (Andrén, 1994), généralement accompagnée d'une perte absolue de l'habitat principal (Fahrig, 2019; Jaeger, 2000). Cependant, l'impact de la fragmentation sur l'abondance et la distribution des espèces n'est pas nécessairement fort et négatif (Fahrig, 2003, 2019). Il semblerait même que les effets de la fragmentation de l'habitat sont généralement faibles et positifs (Fahrig, 2019), ouvrant des pistes pour la conservation des espèces. En particulier, les efforts de conservation locaux seront considérablement aidés si les chercheurs reconnaissent la valeur de conservation de tous les morceaux d'habitat, pas seulement de ceux qui sont grands et contigus (Fahrig, 2019). S'il est maintenant clair que les barrières paysagères et/ou la fragmentation de l'habitat ont des effets marqués sur les mouvements à grande échelle telles que la migration ou la dispersion (Schtickzelle and Baguette, 2003; Tucker et al., 2018; Turner, 1996), limitant potentiellement les flux génétiques (Frankham et al., 2002; Martínez et al., 2002) et impactant la survie des petites populations (Turner, 1996; Wilcox and Murphy, 1985), l'intérêt pour l'étude des effets des structures du paysage sur les mouvements des animaux à des échelles spatiales plus petites est plus récent (e.g. Leblond et al., 2010). En effet, il semble probable qu'un nombre de plus en plus croissant de mouvements quotidiens soit entravé ou bloqué par des éléments du paysage naturels et/ou anthropiques (Dyer et al., 2002; Sánchez-Prieto et al., 2010). Par conséquent, il est important d'identifier comment, pourquoi, quand et où les individus se déplacent en réponse à des paysages en évolution rapide et dominés par l'Homme (Andrén, 1994; Banks et al., 2007 ; voir les Chapitres 4 et 5).

De nombreux impacts humains sur l'environnement ont été étudiés, aussi bien dans les écosystème terrestres à travers par exemple les changements d'utilisation des terres que dans les écosystèmes aquatiques en lien avec la pollution de ces milieux et leurs aménagements (Grimm et al., 2008; C. Johnson & St-Laurent, 2011; Seto et al., 2011; St-Laurent et al., 2009). L'impact des activités humaines se fait aussi ressentir sur le climat local et régional ou encore à travers l'augmentation de la prédation par les animaux de compagnie (Radeloff et al., 2010). En Alberta (Canada), la destruction des habitats du caribou des bois (*Rangifer tarandus*) pour l'exploration des gaz de schistes a entraîné un très fort déclin de la plupart des populations, conduisant certaines jusqu'à l'extinction (Hebblewhite, 2017). La fragmentation d'habitat naturel, tels que les forêts de feuillus, se sont produites dans une grande partie de l'Europe et ont été exacerbées par l'évolution des pratiques agricoles et le développement des centres urbains et voies de communication (Figure 3 ; Sotherton, 1998).

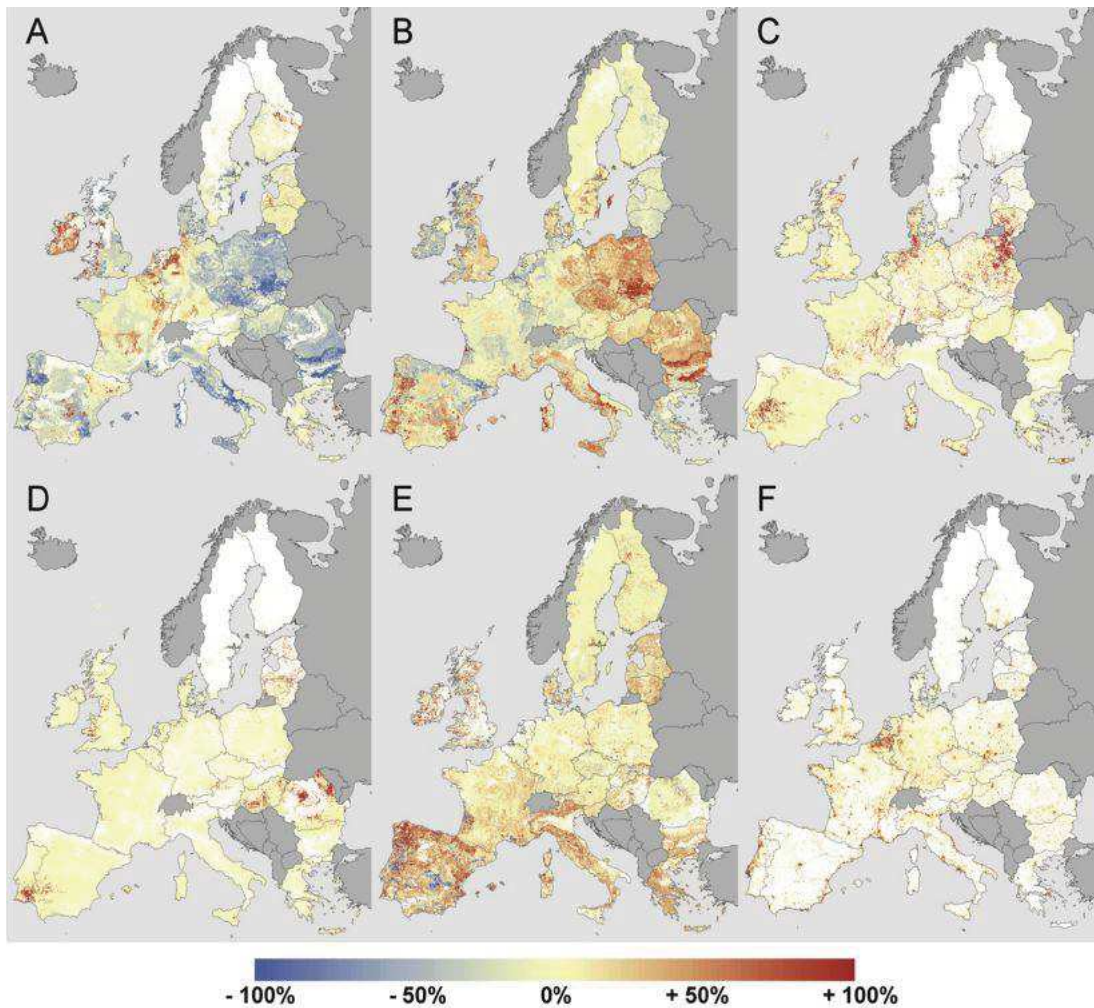


Figure 3 : Tirée de Kuemmerle et al., (2016). Schémas spatiaux des changements dans la zone des grandes catégories d'utilisation des terres en Europe : (A) surface des terres cultivées ; (B) surface des pâturages ; (C) déprise agricole ; (D) : remise en culture agricole ; (E) : surface des forêts ; (F) : surface urbaine. Les changements se réfèrent à la période 1990–2006 (A), (B), (E), (F) et 2001–2012 (C), (D). L'échelle fait référence aux changements de surface relative dans une cellule de grille de $3 \times 3 \text{ km}^2$.

De plus, l'augmentation de la taille des champs est, entre autres, la conséquence d'une perte de haies, pourtant très importantes pour la connectivité écologique du paysage. En outre, le paysage moderne est de plus en plus urbanisé, provoquant la perte et la dégradation de l'habitat à l'échelle mondiale (Zhou et al., 2015). De nombreux éléments et structures nouveaux se superposent aux paysages traditionnels qui deviennent très fragmentés et perdent leur identité. De nouveaux paysages se créent (Antrop, 2004), caractérisés par une homogénéisation généralisée de la diversité des paysages traditionnels existants (Kuemmerle et al., 2016; Plieninger et al., 2016).

Comprendre comment les animaux sont influencés par l'ensemble de ces processus anthropiques est ainsi de plus en plus nécessaire. C'est en effet à travers leur impact sur l'environnement, et essentiellement sur les habitats, que les activités humaines ont souvent le plus grand effet sur les écosystèmes (Sala et al., 2000), à travers le changement climatique (Sebastián-González et al., 2019; Walther et al., 2002), la fragmentation (par

exemple via les réseaux de transport), la destruction de l'habitat (13 millions d'hectares de forêts détruits dans le monde chaque année ; Brooks et al., 2002; Matson et al., 1997), les changements dans l'utilisation des terres (e.g. l'intensification de l'agriculture ou inversement la désertion agricole ; Foley et al., 2005; MacDonald et al., 2000), ou la surexploitation (Conover and Munch, 2002; Milner-Gulland and Bennett, 2003; Myers and Worm, 2003).

2. Les populations animales à l'ère de l'anthropocène

La répartition des espèces et les structures des communautés, c'est-à-dire les relations entre les populations d'espèces différentes, ont considérablement fluctué en lien avec cette pression croissante que les activités humaines leur imposent (Boivin et al., 2016). L'impact cumulé des activités humaines a notamment conduit de nombreuses espèces, comme les grands mammifères, à un déclin sévère et à des extinctions régionales. Des coûts démographiques associés à l'échec d'une espèce à modifier sa phénologie en réponse à un monde en mutation peuvent être élevés. En effet, les espèces qui parcourent de longues distances et dépendent de plusieurs types d'habitats sont susceptibles d'être affectées de manière disproportionnée par les actions humaines (Sanderson et al., 2006). La construction de routes, le développement agricole et la construction de barrages créent des barrières pour les espèces migratrices à longue distance (Hardesty-Moore et al., 2018). Par exemple, Harris et al. (2009) ont rapporté que sur les 24 ongulés migrateurs de grande taille qu'ils ont examiné, six migrations ont été perdues du fait des infrastructures anthropiques. Chez le chevreuil (*Capreolus capreolus*), c'est le réchauffement climatique qui peut avoir des effets délétères sur la survie des jeunes et la valeur sélective des femelles qui ne seraient pas capable d'ajuster la période de mise bas à des printemps de plus en plus précoces (Plard et al., 2014). Ces impacts négatifs se retrouvent chez de nombreuses espèces d'ongulés sauvages de la planète, notamment en Asie (59% des espèces classées de vulnérables à éteintes par l'IUCN) et en Afrique (31% des espèces classées de vulnérables à éteintes par l'IUCN ; Ripple et al., 2015).

Parallèlement aux déclinés observés à l'échelle mondiale chez de nombreuses espèces, l'état des populations d'ongulés sauvages s'est paradoxalement considérablement amélioré en Europe à partir du XX^e siècle (Carpio et al., 2020; Linnell and Zachos, 2010). Cette expansion a été également observée en Amérique du Nord (Côté et al., 2004). Depuis les années 1960, les ongulés ont bénéficié d'une combinaison de facteurs qui ont conduit à l'augmentation des populations d'ongulés sauvages dans toute l'Europe. Ces facteurs incluent une exploitation réduite et une protection accrue, couplées à des changements de gestion du bétail (Speed et al., 2019), de l'expansion des forêts, de la déprise agricole, d'une migration des populations des milieux ruraux vers les centres urbains, de la quasi-disparition de leurs prédateurs naturels (e.g. le loup et le lynx *Lynx lynx* ; Breitenmoser et al., 1993; Jędrzejewski, 2011), et du développement d'institutions de gestion de la faune et de réintroduction active (principalement sous l'impulsion des chasseurs). Des programmes de réintroduction en Europe ont également favorisé une augmentation du nombre d'ongulés, à la fois en nombre d'individus, en

distribution géographique mais aussi en terme diversité d'espèces. A titre d'exemple, la population de bouquetins des Alpes (*Capra ibex*) a été réduite à quelques dizaines d'individus (Stüwe et al., 1994), localisés dans une réserve de chasse en 1856 (aujourd'hui Parc National du Grand Paradis) et est maintenant répandue dans toutes les Alpes. La population était estimée à plus de 55 000 individus à la fin des années 2015 (Brambilla et al., 2020). Le sanglier (*Sus scrofa*) constitue un autre exemple marquant en Suède. En effet, alors que l'espèce a été conduite à l'extinction au XVII^e siècle avant d'être réintroduite dans les années 2000. La population de sangliers s'est maintenant rétablie de manière durable et était estimée à plus de 150 000 individus (Magnusson, 2010). De même, la diversité spécifique des ongulés en Europe a été encouragée puisque des espèces exogènes ont été introduites localement afin de rendre disponible de nouveaux gibiers (e.g. mouflon méditerranéen *Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp. ; Weller, 2001). Les ongulés sauvages sont donc un modèle idéal pour explorer les défis et les opportunités associés à la coexistence Homme et faune sauvage. Le fort accroissement démographique des populations d'ongulés en Europe - c'est-à-dire cette augmentation au cours du temps du nombre d'individus - a en outre été accompagné d'une expansion géographique importante de toutes les espèces et la colonisation de nouveaux territoires (Figure 4).

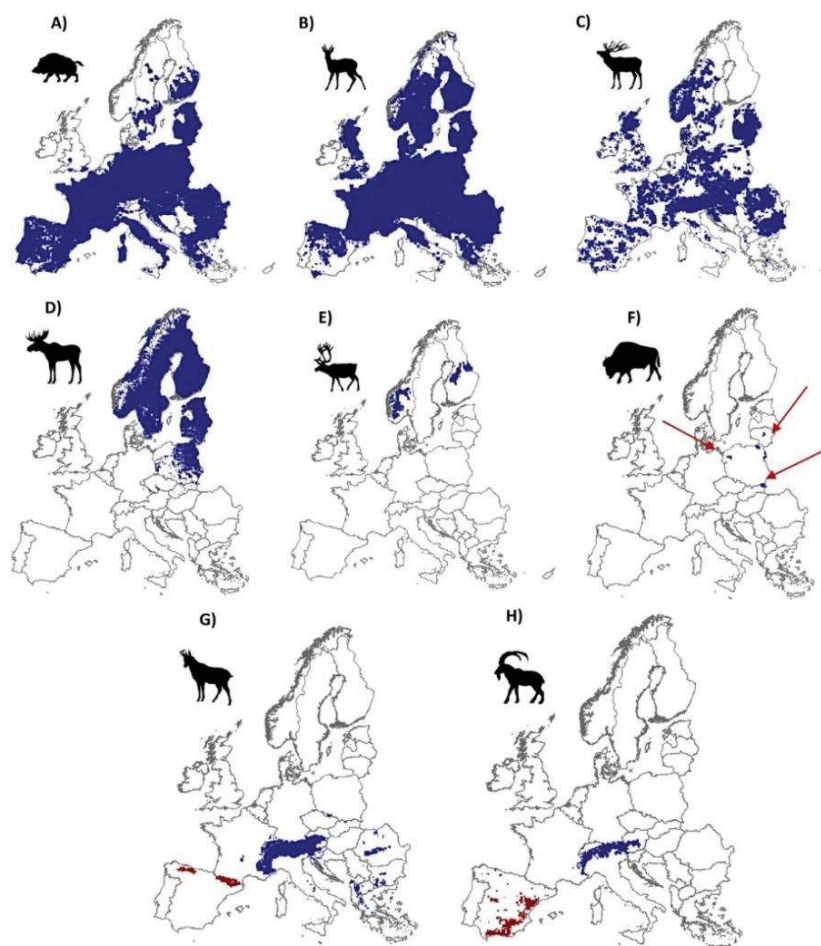


Figure 4 : Tirée de Linnell et al., (2020) ; Cartes de répartition des ongulés sauvages indigènes en Europe. A) sanglier, B) chevreuil, C) cerf élaphe, D) élan, E) renne sauvage, F) bison d'Europe, G) chamois des Alpes (en bleu) et isards (en rouge), H) bouquetin des Alpes (en bleu) et bouquetin ibérique (en rouge).

En effet, les espèces d'ongulés de montagne et de plaine d'Europe occupent de plus en plus d'espace. Par exemple, l'aire de répartition française des ongulés de montagne en 2016 correspond respectivement à 159% et 121% de l'aire utilisée en 1988 par le chamois (*Rupicapra rupicapra*) et l'isard (*Rupicapra pyrenaica*). De même, la répartition du cerf élaphe (*Cervus elaphus*) est passée de 13% du territoire métropolitain en 1985 (72 000 km²) à près de 30% en 2010 (161 000 km²) (Figure 5). L'expansion démographique et géographique des ongulés n'est pas sans conséquences sur les activités humaines, ils constituent donc un exemple marquant de la gestion de la cohabitation entre faune sauvage et activités humaines, posant la question de leur gestion.

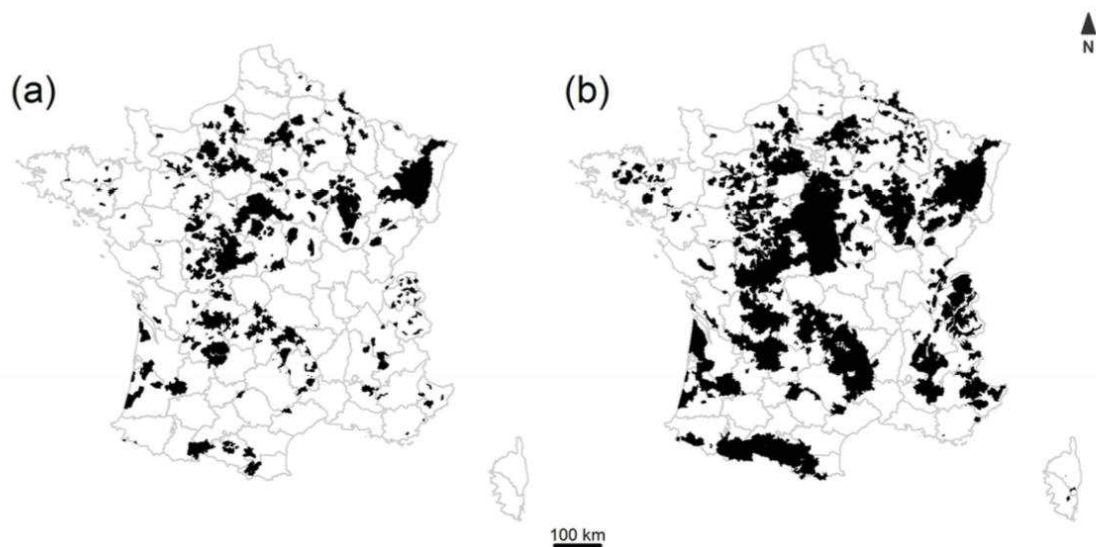


Figure 5 : Tiré de Chassagneux (2020) : Aire de répartition du cerf élaphe en France en (a) 1985 et (b) 2010.

3. Partage du territoire, conflits et méthodes de gestion

En Europe, la majeure partie de l'aire de répartition des ongulés sauvages se trouve en dehors des zones protégées (29.5 % de la France), et ces espèces se retrouvent confrontées aux activités humaines (e.g. la chasse, Linnell et al., 2015; van Beeck Calkoen et al., 2020), entraînant donc un large éventail d'interactions entre les ongulés et les humains. Ces interactions peuvent avoir des conséquences positives, mais aussi négatives selon les utilisateurs de la nature, faisant apparaître alors des problématiques de gestion (Fortin et al., 2020; Martin et al., 2020). Ces conséquences positives ont été rassemblées dans ce que nous pouvons peut appeler les services écosystémiques, définis par Daily (1997) comme étant « les conditions et les processus par lesquels les écosystèmes naturels et les espèces qui les composent, soutiennent et favorisent la vie humaine ». Les services écosystémiques peuvent être classés en quatre grandes catégories : les services d'approvisionnement, de soutien, culturels et de régulation (MA, 2005).

Dans un premier temps, le rétablissement des ongulés sauvages d'Europe au cours du XX^e siècle (Linnell and Zachos, 2010) a précédé et facilité le retour des grands

carnivores d'Europe dans la seconde moitié du 20^{ème} siècle (Chapron et al., 2014). En effet, les ongulés constituent la majeure partie du régime alimentaire des deux principales espèces de carnivores d'Europe qui sont le lynx européen et le loup gris (Linnell et al., 2020). Au-delà de leur rôle de proies, les carcasses d'ongulés tués par les carnivores, ou mourant d'autres causes, leurs déjections ainsi que leur pression d'herbivorie provoquent un large éventail d'interactions écologiques avec la végétation et le sol, modifiant la structure et la distribution des espèces végétales ainsi que des vertébrés et invertébrés du sol (Danell et al., 2006; Melis et al., 2004, 2007; Wikenros et al., 2013). Ces espèces sont donc considérées comme des ingénieurs des écosystèmes (Linnell et al., 2020). De plus, certaines des espèces sont emblématiques de nos massifs montagneux d'Europe, comme le bouquetin. Parallèlement, les ongulés fournissent des revenus économiques importants dans beaucoup de régions d'Europe, à travers des pratiques récréatives (la chasse au trophée ou l'écotourisme, Hobbs, 1996; Milner-Gulland & Bennett, 2003).

Dans un contexte de « rewilding », i.e. la volonté d'ensauvager l'Europe avec plus d'espace pour la nature, la faune et les processus naturels (Perino et al., 2019), la présence d'ongulés sauvages est essentielle pour la restauration du fonctionnement des écosystèmes. Malgré cela, les taux élevés de pâturage ou de broutage peuvent avoir des impacts négatifs sur la productivité de l'écosystème et sur les espèces dont la conservation est préoccupante (Ramirez et al., 2018; Velamazán et al., 2017). Leurs effets peuvent améliorer ou réduire les processus et les modèles naturels qui peuvent affecter directement la régénération forestière, la structure de la forêt et le fonctionnement de l'écosystème (Ramirez et al., 2018). Le pâturage peut entraver la succession écologique, c'est-à-dire le processus naturel d'évolution des écosystèmes, et empêcher ainsi la prolifération de la végétation dans les écosystèmes ouverts, pouvant être considérée comme un effet à la fois positif ou négatif selon les objectifs de conservation. Du fait de l'abrutissement et de la consommation des cultures entre autres, les compensations de dégâts agricoles en France ont considérablement augmenté (dont 87% sont imputés au sanglier), en passant de moins de 10 millions d'euros par an avant 1990 à plus de 30 millions depuis 2010 en France et en Italie à eux seuls (Figure 6 ; Apollonio et al., 2010; Massei et al., 2015). Le nombre croissant de collisions, du fait d'environ 7,3 millions de km de voies publiques de différentes tailles sillonnant le paysage européen, provoquent également une forte dépense estimée annuellement en France entre 115 et 180 millions d'euros (Vignon and Barbarreau, 2008). Ces collisions entraînent des blessures et des pertes de vies humaines, ainsi que des dommages aux véhicules, et représentent une source majeure de mortalité des ongulés (Putman et al., 2011; Quaglietta et al., 2019). De plus, la superposition des aires de distribution des populations d'ongulés sauvages et domestiques, leurs exigences écologiques parfois proches et le partage de ces espaces provoquent le risque d'une augmentation de transmission de pathogènes (Ferroglio et al., 2010; Linnell et al., 2020; Simpson, 2002). Certaines zoonoses impliquent des ongulés comme réservoirs, comme le sanglier ou le bouquetin des Alpes. C'est le cas de la tuberculose à *Mycobacterium bovis* et la brucellose (Martin et al., 2011). À l'inverse, la trichinellose représente un exemple de maladie qui peut être directement transmise à l'Homme par la consommation de viande de sanglier (Rostami et al., 2018). Cependant, il

a été également montré que les souches bactériennes impliquées dans les infections pouvaient provenir des espèces domestiques puis être transmises aux espèces sauvages (e.g. la brucellose en 1993 dans les élevages domestiques où les bouquetins ont joué le rôle de relais silencieux). De même, certaines souches circulent dans un système complexe impliquant l'environnement et plusieurs « hôtes » dont les bovins et plusieurs espèces sauvages (Hars et al., 2013). La gestion de ces zoonoses pourrait donc également passer par une gestion différente des mouvements d'ongulés domestiques, et par leur suivi sanitaire en amont.

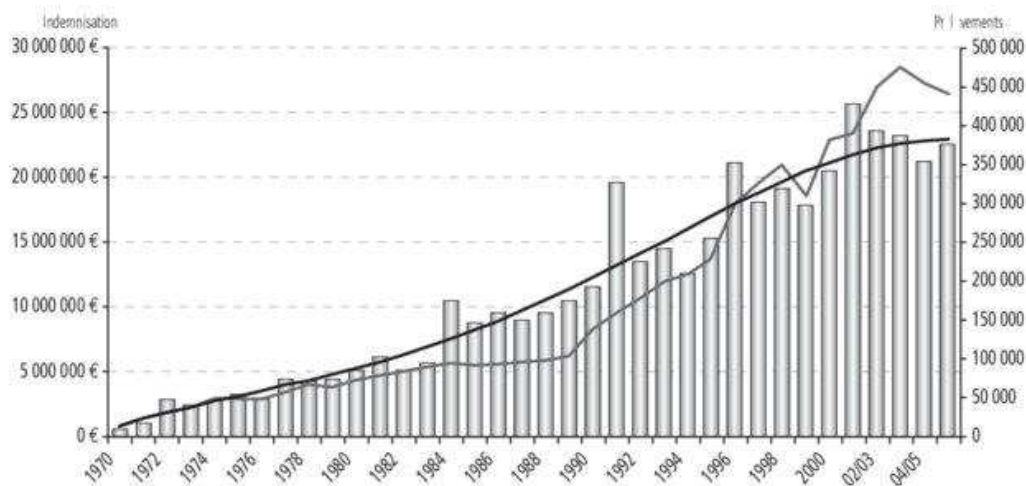


Figure 6 : Tirée de Guibert, (2008). Evolution comparée du montant total des indemnités versées par les instances cynégétiques pour les dommages causés par le grand gibier et des prélèvements de sangliers en France entre 1970 et 2006.

Bien que de nombreux ongulés sauvages montrent une capacité à tolérer les modifications anthropiques sur les habitats (Hewison et al., 2001; Johann et al., 2020; Spitzer et al., 2020), il est important de définir le niveau de tolérance des animaux et ce qui le fait varier entre espèces, populations ou individus, dans la planification de nouveaux développements anthropiques. Un exemple classique concerne la vulnérabilité de certains ongulés sauvages de montagne, comme le renne (*Rangifer tarandus*), à pratiquement toutes les infrastructures (e.g. les routes, les usines de production d'énergie, les stations touristiques) et formes de perturbations anthropiques (e.g. la randonnée, le ski ; Beyer et al., 2016; Panzacchi et al., 2016). Le bouquetin et le chamois sont également sensibles à ces perturbations anthropiques (Pełksa and Ciach, 2015).

Ces problématiques imposent de repenser les modes de gestion appliqués au cours des dernières décennies, principalement axés sur une régulation du nombre des individus au travers des plans de chasse déterminés uniquement à partir de mesures d'abondance des populations (Williams et al., 2002). Il est ainsi important que le gestionnaire ait des informations sur l'historique et l'état actuel de la population animale, mais aussi sur l'évolution de son abondance et de sa performance, ainsi que sur les conséquences en termes de pression et d'effets sur le milieu. Ces principes sont notamment repris par les gestionnaires à travers l'utilisation d'Indicateurs de Changement Ecologique (e.g. masse des jeunes prélevés à la chasse) qui leur permettent

de décrire l'interaction entre les populations animales et leurs habitats (Morellet et al. 2007). De plus, la diversité des interactions avec les activités humaines qui partagent cet espace souligne la nécessité d'une gestion adaptée afin de faire face à des objectifs contradictoires au travers de compromis (Sidaway, 2013). Enfin, en raison de la diversité croissante des intérêts et des conflits dans certaines zones d'Europe (Valente et al., 2020), il est nécessaire de s'appuyer sur les structures de gestion existantes (e.g. organisme de recherche, fédération de chasse ou structure de protection de la nature), pour garantir une plus grande transparence, une plus grande robustesse scientifique et une légitimité sociale des méthodes de gestion. La prise en compte de ces éléments précédents, i.e. une gestion intégrée des conflits humain-faune sauvage ainsi que leur rôle dans l'écosystème, est nécessaire pour garantir cette coexistence (Carter and Linnell, 2016). Dès lors, les connaissances nécessaires pour une gestion de ces espèces et de leurs habitats rejoignent les questionnements fondamentaux dans la littérature sur les ongulés. En effet, étudier leurs exigences, les déterminants des choix des individus face à leur environnement, les conséquences de ces choix sur les performances individuelles et la dynamique des populations permet de définir une gestion intégrée. Il est également important de comprendre les effets des changements en cours : le retour de leurs prédateurs naturels dans certaines régions mais également l'impact des changements globaux.

C'est donc dans ce contexte qu'il est important de comprendre comment cette guildes d'espèces est affectée par les changements en cours, afin de fournir des connaissances au service d'une meilleure gestion et conservation des ongulés.

PARTIE 2 : CONTEXTE THEORIQUE

1. Structure du paysage et écologie du mouvement

a. Définition du paysage

Étonnamment, il existe de nombreuses définitions du terme « paysage ». Les géologues, historiens, ethnologues, sociologues et géographes ont reconnus dans le paysage des terroirs issus des rapports entre nature et société (Burel and Baudry, 1999). Pitte (1983) le définit comme « l'expression observable par les sens à la surface de la terre de la combinaison entre la nature, les techniques, et la culture des hommes ». Un paysage peut renvoyer à diverses choses : à la géomorphologie (sol, eau, roches), à la biophysique (espèces, habitats, écosystèmes), à la production et à la consommation (mines, industries, commerces), et vers des lieux significatifs (village, piscine, cimetière ; (Arts et al., 2017). En Ecologie, les définitions du paysage incluent invariablement une zone contenant une mosaïque de patchs ou d'éléments de paysage. Forman & Gordon (1986), dans l'un des premiers livres d'Ecologie du paysage, ont défini le paysage comme une zone terrestre hétérogène composée d'un groupe d'écosystèmes en interaction qui se répètent sous une forme similaire. Le concept diffère du concept traditionnel d'écosystème en se concentrant sur des groupes d'écosystèmes et leurs interactions (Risser, 1987; Turner and Gardner, 2015a).

Le paysage peut ainsi être défini comme une zone contenant une mosaïque de patchs d'habitats (Dunning et al., 1992). Étant donné que les patchs d'habitats ne peuvent être définis que par rapport à la perception et à l'échelle de l'environnement d'un organisme particulier (Wiens, 1976), l'échelle du paysage devrait être différente selon les organismes. Les paysages occupent généralement une échelle spatiale intermédiaire entre la distribution d'un organisme et de son espèce. En d'autres termes, parce que chaque organisme a une échelle de perception de l'environnement différente (c'est-à-dire qu'un micromammifère et un ongulé perçoivent leur environnement à des échelles différentes), il n'y a pas de taille absolue pour un paysage. Ainsi, d'un point de vue centré sur l'organisme, la taille d'un paysage varie en fonction de ce qui constitue une mosaïque d'habitats ou de patchs de ressources significatives pour cet organisme particulier, mais également du niveau d'organisation visé : individu, population, métapopulation, espèce.

Cette définition liée à l'organisme contraste très probablement avec la définition plus anthropocentrique selon laquelle un paysage correspond simplement à une grande superficie de terre (e.g. plusieurs milliers d'hectares). En effet, Forman & Gordon, (1986) ont proposé une limite inférieure à la superficie des paysages à « quelques kilomètres de diamètre », tout en reconnaissant que la plupart des principes de l'écologie du paysage s'appliquent aux mosaïques écologiques à n'importe quelle échelle. Bien que cette définition puisse être plus pragmatique que la définition centrée sur l'organisme et corresponde peut-être à notre perception humaine de l'environnement, elle a une utilité limitée dans la gestion des populations animales. Du point de vue des organismes, un

paysage peut varier d'échelle selon la perception différente des espèces, allant d'une zone plus petite qu'un peuplement forestier à une écorégion entière. Suivant cette définition, la gestion des habitats sur toute la gamme des échelles spatiales est une conséquence logique ; chaque échelle étant probablement importante pour un sous-ensemble d'espèces, et chaque espèce répondant probablement à plus d'une échelle. Il est donc essentiel que nous comprenions l'échelle appropriée à laquelle modéliser les processus de changements du paysage (Graham et al., 2019), afin de faire des inférences précises du paysage (Scheiner, 2000) et ainsi acquérir une meilleure compréhension mécaniste de l'effet des facteurs environnementaux (Wiens, 1976) sur le comportement des animaux.

b. Hétérogénéité du paysage

Un paysage est donc caractérisé par une distribution complexe des ressources qui varient spatialement et dans le temps. La quantification de ces patrons et de leur dynamique relève de l'analyse de la structure du paysage (une disposition spécifique des éléments spatiaux ; Turner & Gardner, 2015) et de l'hétérogénéité du paysage (la qualité ou l'état de se composer d'éléments dissemblables, comme avec des habitats mixtes ou des types de couvertures présents sur un paysage, l'opposé de l'homogénéité dans lequel les éléments sont les mêmes ; St-Laurent et al., 2007; M. G. Turner & Gardner, 2015b). Un modèle pratique pour conceptualiser et représenter les éléments dans une mosaïque de patches est connu sous le nom de modèle patch-corridor-matrice (Figure 7 ; Forman, 1995). L'étendue et la configuration de ces trois éléments majeurs du paysage définissent le patron du paysage.

Dans un premier temps, le paysage est composé d'une mosaïque de patches (Urban et al., 1987). Ces patches peuvent être définis comme une distribution non aléatoire de l'activité ou de l'utilisation des ressources entre les unités environnementales. Les patches sont dynamiques, i.e. changeant dans le temps et l'espace, et se retrouvent à diverses échelles spatiales et temporelles qui varient en fonction des perceptions de chaque animal (Wiens, 1976, 1989; Wiens and Milne, 1989). Ainsi, quelle que soit la base de définition des patches, un paysage ne contient pas une seule mosaïque de patches, mais contient une hiérarchie de mosaïques de patches à différentes échelles. En plus de ces patches, les animaux sont confrontés à des éléments linéaires du paysage qui peuvent être définis sur la base de leur structure et/ou de leur fonction. Certains éléments du paysage assurent la survie, les flux de gènes et le mouvement entre des patches d'habitat, et peuvent fournir un habitat temporaire ou permanent. Ils sont appelés corridors. Ces corridors augmentent la connectivité du paysage pour les animaux. D'autres éléments interdisent ou filtrent les déplacements, et diminuent la connectivité, ce sont des barrières (Burel & Baudry, 1999; Turner & Gardner, 2015b; Wiens, 2002 ; Chapitre 4). La possibilité de mouvements entre les patches de la mosaïque paysagère est ainsi fonction de la composition du paysage, de sa configuration et de l'adaptation du comportement des organismes à ces deux variables. C'est ce qui définit la connectivité du paysage (Taylor et al., 1993). La connectivité fonctionnelle, quant à elle, incorpore le comportement des espèces et les processus écologiques pour décrire les mécanismes à l'origine des modèles d'utilisation de l'espace par les espèces et leur interaction avec

différents paysages. Par exemple, la connectivité fonctionnelle peut faire référence à l'identification des éléments du paysage qui soutiennent la migration des animaux dans une zone spécifique. Ces éléments du paysage peuvent être ou non contigus et peuvent représenter ou non un habitat optimal pour l'espèce (par exemple, des individus migrateurs se déplacent fréquemment dans des zones sans ressources trophiques adéquates sur leur route vers une plage cible). Entre les patchs et ces éléments du paysage, la matrice est le type d'élément de paysage le plus étendu et le plus connecté. Elle joue le rôle dominant dans le fonctionnement du paysage (Forman & Gordon, 1986 ; Figure 7).

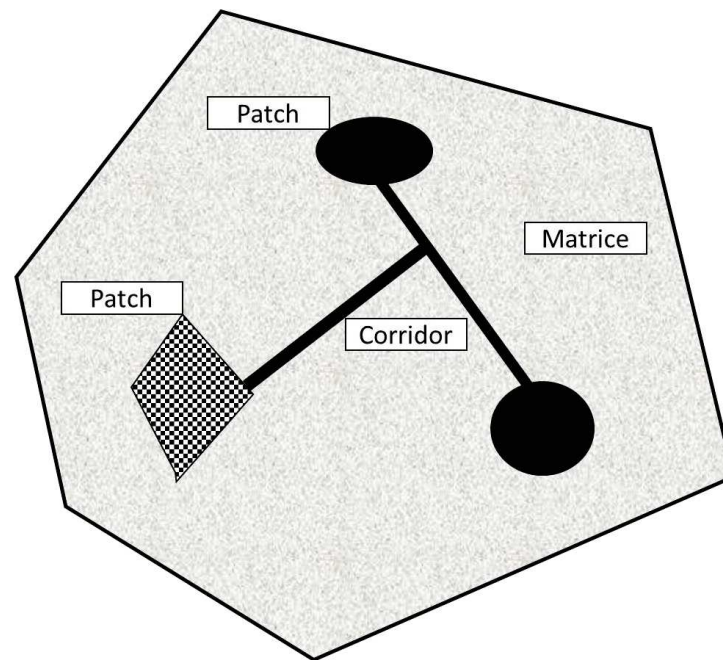


Figure 7 : Tirée de Burel & Baudry, (1999). Représentation des éléments de base d'une structure paysagère.

Le paysage est ainsi composé d'éléments du paysage, des structures anthropiques ou naturelles en constante évolution du fait de l'activité de l'homme, qui le découpent, jouant le rôle de corridor ou de barrière. Ces structures peuvent favoriser les mouvements des animaux (e.g. pour les loups ; Zimmermann et al., 2014), ou au contraire les limiter (e.g. tortues ; Shepard et al., 2008), en jouant le jeu de barrière ou de corridor. Même lorsque ces structures sont franchissables, il est possible qu'elles soient perçues par les animaux comme étant une barrière (notion de barrières comportementales ; Beyer et al., 2016). Chez certaines espèces territoriales, ces éléments du paysage sont souvent déterminants dans la division de l'espace entre individus ou groupes voisins (Heap et al., 2012). Le mouvement des animaux se trouve également modifié. En effet, les animaux peuvent se déplacer le long d'entités linéaires parce qu'ils évitent de les croiser (Vanak et al., 2010), qu'elles soient alignées le long des itinéraires de déplacements préférés (Bartzke et al., 2015; Helm and Collins, 1997; Kie et al., 2005), ou parce que les animaux trouvent des habitats favorables pour se nourrir, se protéger ou se déplacer le long de ces structures linéaires (Bartzke et al., 2014; Dusek et al., 1989; Eldegard et al., 2012; Helm and Collins, 1997). Par exemple, alors que les lignes électriques, les routes et les rivières

peuvent offrir des possibilités d'alimentation (Mould and E, 1979; Rea, 2003; Ricard and Doucet, 1999), leurs effets de perturbation sur la faune sauvage peuvent différer (Flydal et al., 2009; Montgomery et al., 2012). Les cours d'eau peuvent également entraver les déplacements des ongulés en raison des contraintes physiques comme le débit ou la largeur (Coulon et al., 2006), variant selon la saison. Les effets des barrières et des corridors pourraient également entraîner une concentration d'animaux à proximité d'éléments linéaires (e.g. routes, lisière). Les structures linéaires sont donc à même d'avoir des rôles très différents sur les mouvements des animaux et sur leur distribution spatiale, liée à la fois au contexte environnemental (échelle et niveau d'hétérogénéité du paysage), à la nature des perturbations anthropiques (potentiellement létales ou non, intensité, fréquence, prévisibilité), à des caractéristiques individuelles (e.g. personnalité) et enfin, aux traits d'histoire de vie (e.g. comportements d'évitement de la prédation, types et plasticité du régime alimentaire) et écologiques des espèces (e.g. niveau de grégarité des espèces). Mieux comprendre comment la réponse des individus vis-à-vis de ces structures linéaires varie, notamment en fonction de différents facteurs (i.e. individuels, spécifiques, populationnels et environnementaux), nécessite une approche à fine échelle (Chapitre 5) ainsi qu'une approche comparative (entre individus, populations contrastées en termes de paysages et entre espèces aux traits écologiques différents, Chapitre 4).

c. De la dynamique des populations à l'avènement de l'écologie comportementale et du mouvement

Au cours des dernières décennies, les effets du climat et de la modification du paysage sur la distribution des plantes et des animaux ont été établis sans ambiguïté (Parmesan, 2006; Post, 2013). Mais les prévisions des changements de distribution des espèces en réponse aux changements globaux sont entravées par le faible pouvoir prédictif des études, celles-ci étant généralement conduites à des échelles spatiales trop larges et n'intégrant peu ou pas les mécanismes (e.g. comportement) et interactions (e.g. compétition) régissant ces dynamiques spatio-temporelles (Beyer and Manica, 2020; Guisan and Thuiller, 2005). Il est ainsi urgent de développer les connaissances sur les processus conduisant aux changements et leurs conséquences locales et régionales, et d'identifier les voies par lesquelles le changement impacte la dynamique et la répartition des espèces et des populations (Guillera-Arroita, 2017; Jetz et al., 2019). Les réponses des populations animales aux changements globaux sont en effet impactées par des processus comportementaux immédiats qui déterminent le budget énergétique et, finalement, la performance démographique des individus. Néanmoins, le fait que les changements comportementaux finissent par avoir des répercussions démographiques est rarement démontré, ce qui fait l'objet de nombreux débats dans la littérature. L'étude du lien entre le mouvement et la condition physique a été entravée par des problèmes technologiques du suivi des animaux et par la nécessité d'obtenir simultanément aux mouvements des estimations sur le terrain de la performance individuelle (i.e. la survie et la reproduction ; Gaillard et al., 2010). La littérature actuelle regorge de questions qui s'intéressent à l'identification des patrons de mouvement allant des individus aux populations (Calabrese et al., 2018; Mueller et al., 2011; Owen-Smith et al., 2010; Peters

et al., 2019; Riotte-Lambert and Matthiopoulos, 2020), ainsi qu'aux relations entre l'hétérogénéité environnementale et le mouvement d'un point de vue individuel (Mueller and Fagan, 2008). De plus, le lien entre les déplacements dans l'espace et la sélection de l'habitat (Hebblewhite & Haydon, 2010; Van Moorter et al., 2016), ainsi que l'impact de la sélection de l'habitat sur l'abondance (Boyce et al., 2016) sont des questionnements que nous retrouvons dans la littérature. Cependant, les réponses à ces problèmes écologiques fondamentaux restent rares. Les technologies innovantes nouvellement disponibles couplées à de puissantes méthodologies analytiques (e.g. Brennan et al., 2020; Panzacchi et al., 2016; Seidel and Boyce, 2016) offrent l'opportunité de tester des hypothèses, à condition d'être en mesure de soulever la principale limite de la recherche individuelle en écologie du mouvement, à savoir, le faible nombre d'animaux suivis (Hebblewhite & Haydon, 2010). Comprendre le lien entre une série de gradients de paysages et des caractéristiques comportementales, notamment à travers le mouvement (Van Moorter et al., 2016) peut ainsi permettre de combler certains manques de connaissances, à l'aide de l'écologie du mouvement.

2. L'écologie du mouvement

Tout un champ de recherche s'est traditionnellement concentré sur la compréhension des modèles de distribution et d'abondance des populations en relation avec les caractéristiques environnementales, que ce soit dans des contextes de conservation et de prédiction (e.g. Rondinini & Visconti, 2015), ou comme approche fondamentale pour identifier les règles d'assemblage et de distribution des populations et espèces, à de grandes échelles spatiales (e.g. Olff et al., 2002). Certains organismes se déplacent en effet au cours du temps en réponse à des stimuli (Nathan et al., 2008), leur mouvement impactant leur capacité à faire face aux changements environnementaux locaux ou globaux (Kays et al., 2015). Dans un monde en évolution rapide, la capacité des animaux à se déplacer dans des paysages hétérogènes est un attribut vital pour suivre les changements dans leur environnement biotique et abiotique (Berg et al., 2010). De fait, une discipline récente, l'écologie du mouvement, étudie les comportements de déplacement à l'échelle individuelle et tend à mieux en comprendre les déterminants et les conséquences, notamment en termes de dynamique de population et/ou de communauté (Nathan et al., 2008). Dans ce cadre, Nathan et al. (2008) ont décrit le déplacement individuel comme la résultante des interactions de quatre composantes majeures : l'état interne de l'individu (i.e. état physiologique qui influence la motivation à se déplacer), sa capacité motrice (i.e. l'aptitude à exécuter le déplacement), sa capacité de navigation (i.e. l'aptitude à s'orienter via ses capacités sensorielles) et les facteurs externes (i.e. facteurs environnementaux comme les ressources, le risque ou les interactions sociales ; Figure 8). Cette étude du lien entre écologie du mouvement et écologie du paysage permet de prédire l'impact des changements globaux sur les processus écologiques et évolutifs qui sous-tendent les changements de la dynamique et de la répartition des populations (Nathan et al., 2008), et ainsi de développer des outils pour minimiser les conflits Homme-faune sauvage. Nous allons ainsi détailler dans cette partie les principaux composants affectant le mouvement : les facteurs externes (le

paysage des ressources, du risque, le compromis entre eux, ainsi que le paysage des interactions sociales), l'état interne et les capacités motrices des animaux.

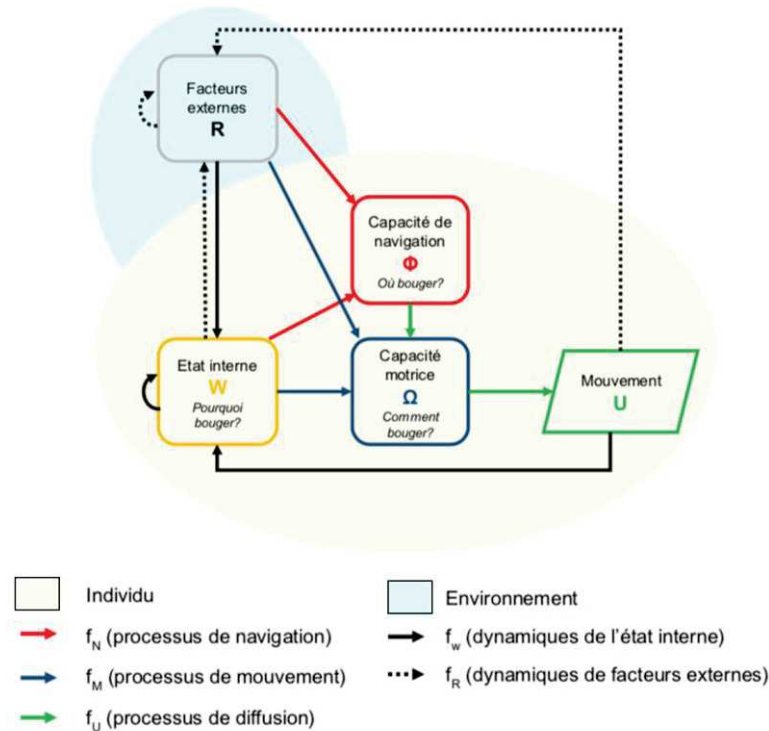


Figure 8 : Cadre théorique relatif au déplacement animal et ses quatre composantes, tel que proposé par Nathan (2008). Les relations entre les composantes et le déplacement résultant sont indiqués par des flèches.

a. Paysage des ressources

Le milieu étant hétérogène en termes de ressources, les animaux doivent être concentrés dans les patchs les plus avantageux, afin de maximiser leur valeur sélective, en s'affranchissant du risque de prédation. Au niveau intraspécifique, la théorie de la « distribution idéale libre » (Fretwell and Lucas, 1969) prédit que les animaux, idéalement, se distribuent librement en fonction des ressources de leur environnement, i.e. qu'ils se répartissent de sorte à ce que la quantité de ressources par individu devienne identique partout dans l'espace. Cependant, cette théorie repose sur le fait que les animaux ont acquis une très bonne connaissance de leur environnement et ont accès à toutes les parcelles disponibles dans celui-ci. L'hétérogénéité du paysage en termes de quantité, de qualité et de dispersion du fourrage constitue le paysage alimentaire dans lequel les animaux prennent des décisions comportementales lors de l'acquisition de nourriture (Charnov, 1976; Marsh et al., 2014; Searle et al., 2007). Dans le paysage alimentaire, il existe de nombreuses contraintes qui influencent le comportement de recherche de nourriture et l'accès à la nourriture disponible. Par exemple, les grands herbivores font face à des contraintes inhérentes au paysage alimentaire, telles que la disponibilité et la qualité du fourrage, qui se heurtent à des contraintes physiologiques d'ingestion et de digestion des plantes (Clauss et al., 2010; Hofmann, 1989; Laca et al., 2010; Searle et al., 2007). En effet, il a été démontré que les animaux ne sont pas tous

égaux dans leur capacité de mouvement (Parker et al., 1996) et ne sont pas omniscients non plus (Abrahams, 1986). De même, leur mouvement est limité par leur habitat (Stamps, 1995) et leurs relations sociales (Conradt and Roper, 2000), mais également modulé par le risque de prédation.

b. Paysage du risque

La majorité des animaux est elle-même la proie d'autres prédateurs. La prédation (au sens premier où la proie meurt) est particulièrement importante car elle met instantanément fin à la contribution aux générations futures (Lima and Dill, 1990). Le risque de prédation peut fluctuer de manière temporelle (saisonniers : prédateur hibernant ou prédateur nocturne) ou spatiale (prédateur migrateur). Il a été démontré que les animaux sont capables non seulement de percevoir le risque mais aussi d'ajuster le temps alloué au comportement anti-prédateur en fonction des variations du risque de prédation pour en minimiser le coût (Predation Risk Allocation Hypothesis, Ferrari, 2009; Lima & Bednekoff, 1999). L'impact du risque de prédation a été mis en évidence sur de nombreux comportements comme le niveau de vigilance (Benhaiem et al., 2008; Benoit et al., 2013; Blanchard et al., 2018), la distance de fuite et d'autres caractéristiques des mouvements (Chassagneux et al., 2019), le budget-temps (Ohashi et al., 2013) et l'utilisation de l'habitat (Marchand et al., 2014 ; Chapitre 5). Outre l'évitement spatial, les animaux peuvent aussi modifier leur rythme d'activités pour éviter de rencontrer temporellement leurs prédateurs et aller se nourrir sur les sites de ressources aux périodes où le risque est plus faible (Hernandez et al., 2006; Marchand et al., 2014; Valeix et al., 2009). On observe alors un compromis comportemental entre alimentation et risque de prédation (Bonnot et al., 2017; Kotler, 1997; Lima and Dill, 1990; McArthur et al., 2014; Pays et al., 2020). Ces comportements anti-prédateurs sont si ancrés chez les animaux qu'ils perdurent même si le prédateur n'est plus présent dans l'environnement depuis plusieurs générations ("ghost of predator past" ; Byers, 1997; Saout et al., 2015; Sheriff et al., 2010). Les coûts induits par le risque de prédation, même si celui-ci ne conduit pas à la mort de l'animal, peuvent en effet être très importants, dépassant même les effets directs sur la dynamique de la population (Creel and Christianson, 2008). Tout cela amène à l'émergence pour chaque animal d'un paysage de la peur (« Fearscape »), qui représente la perception spatiale du risque par l'animal dans l'environnement qu'il utilise (Laundre et al., 2010; Laundré et al., 2001). Dans ce paysage de la peur, l'Homme tient une place particulière car son statut vis-à-vis de la faune varie selon son activité. Il peut en effet être un prédateur réel via la chasse, mais la plupart du temps, son activité n'est pas directement létale pour la faune (par exemple tourisme, sports, exploitations agricoles ou forestières). Pourtant, la majorité des animaux adoptent un comportement anti-prédateur en présence de l'Homme, qu'elle représente un risque létal (chasse et collisions) ou non : on parle alors de risque de dérangement (Frid and Dill, 2002). Les réponses des animaux à ce risque peuvent varier selon les variations spatio-temporelles du risque lui-même, les ongulés évitant les zones à haut risque au profit de zones à plus faible risque (Chassagneux et al., *in prep* Annexe 1 ; Wevers et al., 2020). De plus, la présence même d'infrastructures humaines suffit parfois à modifier le comportement des

animaux. Les routes, par exemple, sont évitées par plusieurs espèces : l'élan *Alces alces* (Eldegard et al., 2012), le caribou (Dussault et al., 2012), le wapiti *Cervus canadensis* (Ciuti et al., 2012), le chevreuil (Bonnot et al., 2013, 2015) et le mouflon (Marchand et al., 2017, voir Chapitre 2 et 5). Dans certains cas, les animaux peuvent utiliser ces infrastructures pendant des périodes plus sûres (e.g. pendant la nuit) et s'en éloigner pendant les moments à risque (e.g. pendant le jour), élaborant alors une stratégie de migration journalière (Courbin et al., 2019; Duparc, 2016 ; Chapitre 5).

Néanmoins, il existe une variation dans le degré avec lequel les individus répondent à la perturbation par les hommes et aux divers stimuli associés (Blumstein, 2014). Une tolérance, i.e. l'intensité de la perturbation qu'un individu tolère sans réponse (Nisbet, 2000), est observée lorsque les animaux permettent un plus fort rapprochement avec les hommes sans répondre ni ouvertement fuir (par exemple Herrero et al., 2005; Samia et al., 2015). Cette variation de réponse peut découler d'un processus de type habituation ou d'une tolérance chez certains animaux qui s'installent dans des zones où ils rencontrent des humains, tandis que les moins tolérants évitent activement les humains (e.g. Samia et al., 2015). Les situations de conflit entre la faune et l'Homme peuvent venir de ces processus d'habitation ou de tolérance, par exemple lorsque les ours (Elfström et al., 2014), les oiseaux (Belant et al., 1993) et les rongeurs sont attirés par les déchets humains (Naughton-Treves, 1998). Cependant, d'un état de tolérance accrue peut émerger un processus de type habituation du fait d'une exposition répétée, dans le temps et dans son intensité, à des stimuli ou répulsifs potentiellement alarmants qui les rendent inefficaces (Bejder et al., 2009). L'habituation est définie comme le déclin relativement persistant d'une réponse à la suite d'une stimulation répétée qui n'est suivie d'aucun type de renforcement (Thorpe, 1963). Une variété de facteurs peut donc modifier le comportement, y compris l'expérience avec plus d'humains, ou le développement des activités humaines, même en apparence bénignes, comme l'écotourisme ou l'observation des oiseaux (Blumstein, 2016).

c. Les compromis entre risque et ressource

Dans ce premier Chapitre, la relation entre les animaux et l'environnement n'a été envisagée jusqu'à présent que dans un contexte « statique » où seule l'hétérogénéité spatiale des ressources et des conditions environnementales variait. Cependant, le temps et l'espace sont également des ressources que les individus doivent partager entre leurs différentes activités (e.g. s'alimenter ou se reproduire ; Cuthill & Houston, 1997; Hut et al., 2012), obtenant différents coûts et bénéfices en termes de valeur adaptative suivant les choix qu'ils adoptent. Des compromis peuvent survenir lorsque ces ressources sont limitées, de sorte que l'énergie consacrée à un trait ne peut pas être utilisée pour un autre (Charnov, 1976; Dunbar et al., 2009; Schoener, 1971). Les compromis entre l'acquisition de nourriture et l'exposition à des facteurs limitants, comme le risque de prédation (Beauchesne et al., 2013; Lima and Dill, 1990; Sih, 1980; Verdolin, 2006) ou l'exposition à des conditions météorologiques défavorables (Huey, 1991) sont les plus documentés dans la littérature. Les animaux peuvent ainsi réduire les coûts en évitant les éléments du paysage qui y sont associés ou en sélectionnant des éléments pouvant les réduire.

L'utilisation des sites où le couvert végétal est abondant, souvent associé à une quantité de nourriture réduite, est un comportement souvent observé chez les individus brouteurs exposés à une forte pression de prédation (exemple, le bison ; Fortin et al., 2009), il y a donc compromis entre le couvert et la nourriture (Myrsterud and Østbye, 1999). La variation à la fois temporelle et spatiale des contraintes, comme les alternances jour/nuit ou saisonnières, les besoins différentiels des individus, ou la densité de population sont autant de paramètres qui impacteront le choix de l'animal. Par exemple, il a été démontré chez les moutons domestiques (*Ovis aries*) que les animaux se concentrent dans les zones les plus productives lorsque la densité de population était faible, mais également dans les secteurs les moins productifs lorsque la densité était forte, afin de limiter la concentration dans les secteurs productifs (Mobæk et al., 2009). La modification de l'environnement peut également créer des écarts entre l'adéquation perçue et réelle de l'habitat (Schlaepfer et al., 2002). Si des habitats pauvres ou à risque sont utilisés ou deviennent attrayants pour les individus malgré une qualité réduite, ces habitats deviennent des pièges écologiques où les individus sont attirés malgré leurs chances de survie réduites (Battin, 2004). Ces comportements non idéaux ou inadaptés ont principalement été signalés dans des environnements en évolution rapide (e.g. des paysages modifiés par l'homme) où les modifications de l'habitat se produisent à un rythme beaucoup plus rapide que le taux d'adaptation potentiel des espèces (Battin, 2004; Robertson and Hutto, 2006). Des facteurs intrinsèques à l'animal comme le sexe (Bowyer, 2004; Ciuti and Apollonio, 2008; Marchand et al., 2015), le statut reproducteur (Dussault et al., 2005; Hamel and Côté, 2007) et même l'expérience de l'animal (Fortin, 2003; Wolf et al., 2009) peuvent également influencer la sélection de l'habitat. Par exemple, des différences de sélection de l'habitat entre les mâles et les femelles peuvent être expliquées par la nécessité pour la femelle de protéger les jeunes de la prédation, par des besoins énergétiques différents chez les espèces présentant un dimorphisme sexuel ou par des facteurs sociaux comme le niveau de grégarité (Bon and Campan, 1989; Bourgoïn et al., 2018; Ciuti and Apollonio, 2008; Ruckstuhl and Neuhaus, 2005). Les animaux doivent donc choisir la parcelle d'habitat offrant le meilleur compromis à chaque instant, afin de maximiser à long terme leur valeur adaptative. Par conséquent, pour comprendre le déterminisme du choix du bon habitat, il est nécessaire de considérer plusieurs échelles de temps et d'espace.

d. Paysage des interactions sociales

i. Interactions interspécifiques

Etant donné que l'environnement est hétérogène en termes de ressources et de risque de prédation, les animaux devraient se concentrer dans les lieux les plus favorables, c'est-à-dire maximisant leur valeur sélective. Néanmoins, une compétition pour les ressources peut alors s'installer entre les espèces (Bonenfant et al., 2009; Rosenzweig, 1981). Cette compétition peut se faire par interférence si les animaux ont un comportement agonistique ou agressif les uns envers les autres pour s'accaparer le maximum de ressources (e.g. avec l'éléphant *Loxodonta africana*, Valeix et al., 2007). Mais le simple fait que plusieurs animaux utilisent la même ressource entraîne une

compétition par exploitation, puisque la ressource s'épuise plus vite et donc le bénéfice énergétique par individu aussi. Cette compétition conduit soit à l'exclusion de l'espèce la moins compétitive, ou à la coexistence des deux espèces (van Beest et al., 2014).

ii. Interactions intraspécifiques

- Les structures sociales

Au niveau intraspécifique, la présence de congénères à proximité a aussi des avantages qui peuvent dépasser les effets négatifs, expliquant l'organisation grégaire de nombreuses espèces (i.e. un ensemble d'individus de la même espèce partageant un certain degré de proximité dans le temps et dans l'espace et interagissant les uns avec les autres à un plus grand degré qu'avec d'autres conspécifiques ; Krause and Ruxton, 2002; Wilson, 1975). Il existe une grande diversité de systèmes sociaux (Bowyer et al., 2020; Lukas and Clutton-Brock, 2018). La socialité s'étend souvent au-delà de la période de reproduction (Clutton-Brock, 2016; Prox and Farine, 2020) et correspond aux individus partageant l'environnement spatio-temporel avec les conspécifiques et formant des liens sociaux avec les membres du groupe (Silk, 2007; Silk et al., 2003). Au sein de ces organisations, il existe chez les ongulés un éventail de structures sociales très large, allant de territoriaux à des regroupements matriarcaux avec une ségrégation sexuelle et sociale forte. En effet, le chevreuil mâle présente une territorialité avant le rut, défendant activement un territoire (Liberg et al., 1998) alors que le bouquetin des Alpes est une espèce grégaire vivant en groupe toute l'année, avec une ségrégation sociale et spatiale entre les sexes (Francisci et al., 1985; Villaret and Bon, 1995). Cette variabilité a motivé de très nombreuses recherches (Ebensperger et al., 2012; Silk, 2007) pour tenter d'expliquer ces différences, de comprendre les avantages et les inconvénients de chacune de ces stratégies et de déterminer comment ces dernières se sont maintenues dans le règne animal.

BOX 1 : QUELQUES DEFINITIONS

Structure sociale : la structure sociale est la propriété émergente des interactions entre les individus (Whitehead, 2008). Un bon contexte pour baser celui-ci est de Robert Hinde, qui a développé un cadre conceptuel pour l'analyse des sociétés animales en 1976 (Hinde, 1976). Ce cadre est constitué de trois niveaux, dont le plus élevé est la «structure de surface», la structure sociale telle que perçue par l'observateur. Les deux couches qui y conduisent sont les interactions et les relations qui découlent de ces interactions successives. La structure sociale émerge des relations des individus et les détermine en même temps.

Organisation sociale : alors que la structure sociale s'intéresse exclusivement aux aspects structurels d'une société, l'organisation sociale décrit la taille et la composition de l'unité sociale. Cela comprend les sex-ratios, la philopatrie et l'appartenance à l'unité sociale aux niveaux supérieurs (âge, sexe, parenté des membres du groupe).

Système social : les modèles sociaux d'une société.

Vivre avec des conspécifiques peut apporter de nombreux bénéfices mais également de nombreux coûts. Vivre avec des conspécifiques peut apporter une meilleure

protection contre les prédateurs, un accès optimal aux ressources et aux partenaires, une aide pour l'élevage communautaire des jeunes et le transfert d'informations (Caraco and Pulliam, 1984; Krause and Ruxton, 2002; Standen and Foley, 1989; Van Schaik, 1983). Vivre en groupe implique cependant l'exploitation simultanée des ressources et la coordination des activités, ce qui peut générer des conflits d'intérêts (Alexander, 1974; Krause and Ruxton, 2002). Il a été montré que la variation de la force des liens sociaux peut influencer le succès de la reproduction (e.g., chez les grands dauphins, *Tursiops* sp. Frère et al., 2010 ; les chevaux sauvages, *Equus caballus*, Cameron et al., 2009 ; le macaque assemese, *M. assamensis* Schülke et al., 2010). Elle affecte également la longévité et la survie (eg., babouins chacma, *Papio hamadryas ursinus*, Silk et al., 2009, 2010 ; macaques de Barbarie, *M. sylvanus* McFarland & Majolo, 2013). Cependant, la force des liens peut être aussi importante, sinon plus, que la diversité de ces liens au sein d'un réseau social. Par exemple, les femelles babouins sont moins affectées par les situations stressantes si elles ont développé un réseau fort de relations inter-individuelles de toilettage plutôt qu'un réseau plus diversifié d'individus (Cheney and Seyfarth, 2009; Crockford et al., 2008). L'établissement de liens sociaux de force et de qualité variables a donc des conséquences directes sur les coûts et les bénéfices de la socialité. La force et la qualité de ces liens peuvent varier en fonction des conditions écologiques telles que la disponibilité des ressources ou les fluctuations démographiques (East and Hofer, 2010; Henzi and Barrett, 2002; Rubenstein and Wrangham, 1986; Sterck et al., 1997), mais également en fonction du type de société dans laquelle vivent les individus, c'est-à-dire du degré d'asymétrie de pouvoir entre les individus, de la disponibilité de parents ou de la personnalité des individus (Flack and De Waal, 2004; Sueur et al., 2011; Thierry, 2013; Thierry et al., 2008).

Le paysage physique peut aussi influencer la structure sociale : les ratons laveurs (*Procyon lotor*) se rencontrent plus souvent lorsque la température ambiante est basse (Robert et al., 2013), les troupeaux de buffles africains (*Syncerus caffer*) sont plus éparés lors d'une sécheresse (Cross et al., 2004), le nombre d'oribis (*Ourebia ourebi*) par groupe est plus important lorsque l'abondance du fourrage est élevée (Brashares and Arcese, 2002), et la fréquence des associations dans les troupeaux d'oiseaux mixtes diminue avec l'augmentation de la fragmentation de l'habitat (Mokross et al., 2014). Bennitt et al., (2018) ont également montré que l'abondance et la distribution des ressources en eau et de fourrage à travers le paysage pendant la saison des pluies conduisent à des niveaux plus élevés de fusion des groupes.

- Zoom sur la fission-fusion

L'organisation sociale des populations n'est pas figée et peut changer dans l'espace et dans le temps au gré des associations entre individus. Ce mécanisme de « fission – fusion », introduit pour la première fois par Kummer, (1971), décrivait à l'origine une société constituée de groupes occasionnels de taille et de composition variables, qui se forment, se séparent et se reforment à intervalles fréquents (Figure 9 ; Conradt & Roper, 2000). La fission–fusion des sociétés a été observée principalement chez les mammifères et notamment chez des primates (Asensio et al., 2009; Lehmann et al., 2007), chez les carnivores, comme les hyènes (*Crocuta crocuta* ; Smith et al., 2008), chez les

ongulés (e.g. le zèbre *Equus grevyi*; Sundaresan et al., 2007) et les dauphins (Lusseau et al., 2006; Parra et al., 2011). Plus récemment, le terme a également été utilisé pour caractériser les comportements sociaux de certaines espèces de poissons et les oiseaux (Couzin, 2006; Silk et al., 2014). La distinction entre fission-fusion et sociétés cohésives (sociétés avec des liens d'affiliation renforcés entre membres ; Prox & Farine, 2020) dépend souvent de la définition de ces intervalles fréquents mentionnés plus haut. Aureli et al., (2008) ont proposé que la fission-fusion devrait être considérée comme un gradient plutôt que comme un type modal d'une organisation sociale car elle est présente dans beaucoup plus de sociétés qu'on ne le pensait à l'origine.

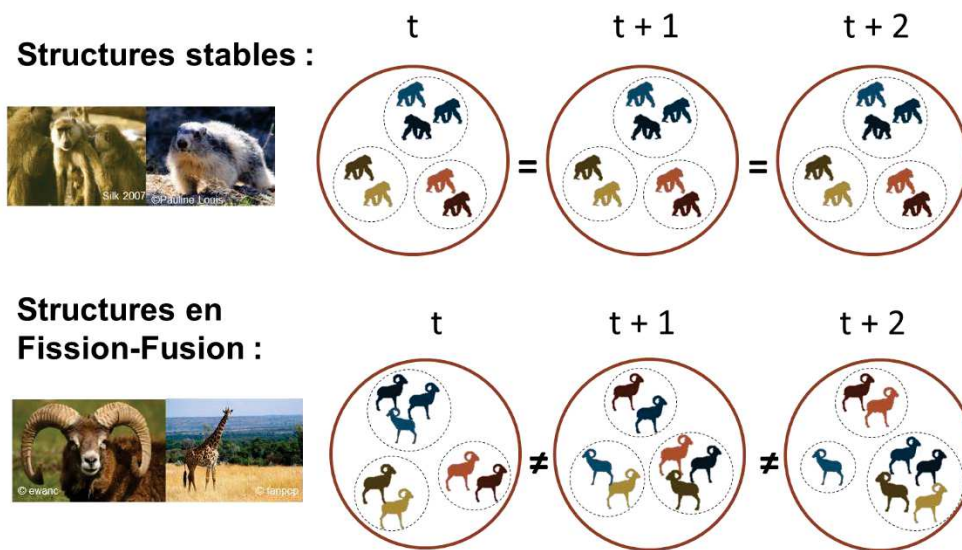


Figure 9 : Illustration de la comparaison temporelle entre la composition des structures sociales stables et des structures en fission-fusion

Des réponses à courts termes aux changements de conditions environnementales peuvent conduire à des dynamiques de fission-fusion (Aureli et al., 2008), durant lesquelles les groupes se séparent ou se rejoignent périodiquement (Sueur et al., 2011). Les facteurs conduisant aux événements de fusion ne sont pas encore complètement compris (Kelley et al., 2011), mais intègrent notamment la pression de prédation, les opportunités de reproduction, l'abondance des ressources et l'attraction sociale (Bennitt et al., 2018). La fission se produit lorsque les coûts de la compétition pour les ressources ou pour l'appariement deviennent trop élevés (Couzin and Laidre, 2009). Elle a également lieu lorsque la connaissance des patchs rentables diffère entre individus expérimentés qui se séparent et sont suivis par d'autres membres du groupe (Lesmerises et al., 2018; Lewis et al., 2011), ou lorsque la probabilité de détection par les prédateurs augmente avec la taille du groupe (Fortin et al., 2009). La dynamique de fission-fusion peut accroître la vulnérabilité de certains groupes aux perturbations, mais peut aussi augmenter leurs valeurs adaptatives en permettant aux animaux de modifier la taille de leur groupe en réponse aux conditions environnementales, selon les avantages et les inconvénients (Holmes et al., 2016).

e. L'importance des échelles spatio-temporelles

Les décisions comportementales innées et acquises prises par un animal à propos de l'habitat qu'il utilise aux différentes échelles de l'environnement définit la sélection d'habitat (Hall et al., 1997). La sélection de l'habitat est un processus hiérarchique, dépendant de différentes échelles spatiales et biologiques (Begon, 1990; Calenge, 2006; Hall et al., 1997; Johnson, 1980; Meyer and Thuiller, 2006). Elle doit être décomposée en différents niveaux, dépendant à la fois de l'espace, du temps et du niveau d'organisation (de l'individu à l'espèce, Figure 10). La sélection de l'habitat à ces différentes échelles n'est pas indépendante ; les décisions prises par les animaux à des niveaux hiérarchiques inférieurs sont influencées par les décisions prises à des niveaux supérieurs et aboutissent souvent à des critères de sélection différents à travers les échelles (Aebischer et al., 1993). Johnson (1980) définit 4 niveaux de sélection de l'habitat. La sélection de premier ordre correspond à la sélection de l'aire de répartition géographique par l'espèce ou la population. Le second ordre est celui de la sélection du domaine vital, qui représente la surface dans laquelle l'individu concentre ses activités principales : nourriture, reproduction, repos entre autres (Burt, 1943). C'est ce second ordre que nous étudierons dans les chapitres 3 et 4 de cette thèse. La sélection de troisième ordre correspond à la sélection des sites alimentaires utilisés par l'individu au sein de son domaine vital (n°3). Enfin, la sélection de quatrième ordre correspond au niveau le plus fin : les ressources alimentaires consommées par l'individu au sein d'un site.

La révolution technologique du bio-logging dans le suivi animal a récemment ouvert de nouveaux horizons pour les études sur la sélection d'habitat et la dépense énergétique (Wilmers et al., 2015). En effet, en mesurant les mouvements et l'accélération dynamique du corps à une échelle temporelle très fine (Gleiss et al., 2011), il est possible de générer des indices de dépense énergétique liés au mouvement corporel (Benoit et al., 2020; Grémillet et al., 2018) et des valeurs absolues de la dépense énergétique liée au comportement d'un animal (Williams et al., 2015). Le coût d'une activité locomotrice accrue est une forte force sélective régissant l'évolution de la migration (Hein et al., 2012), et probablement de la dispersion et tout autre comportement spatial.

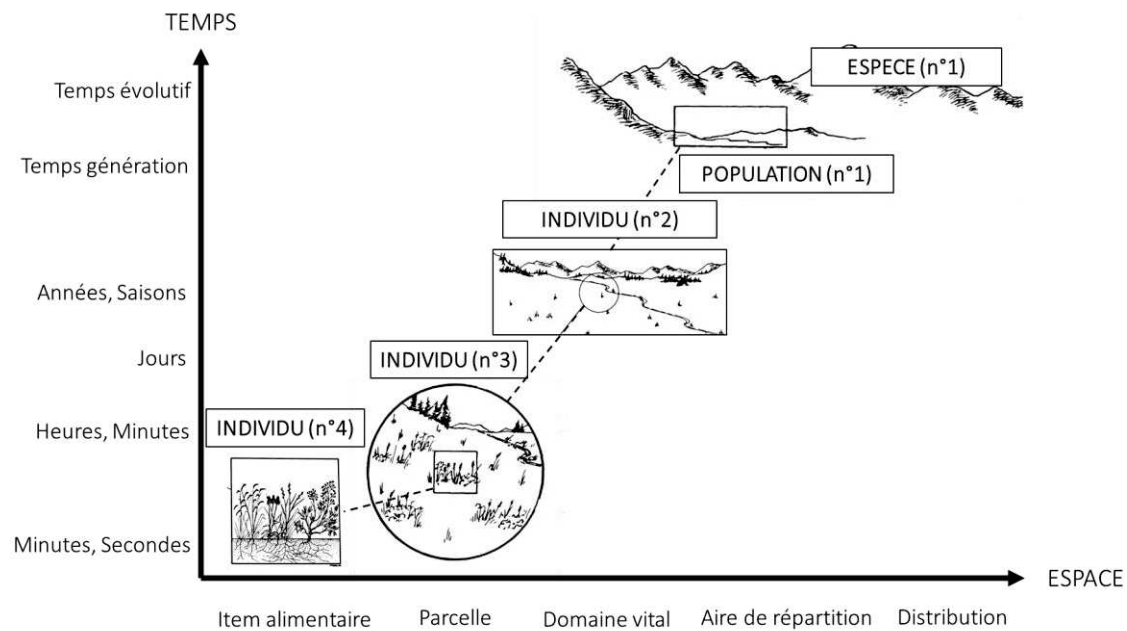


Figure 10 : Illustration du continuum d'échelles spatio-temporelles de sélection d'habitat par les grands herbivores (Johnson, 1980; Senft et al., 1987)

f. A l'échelle du domaine vital

i. Définition du domaine vital

C'est ce second ordre que nous étudierons dans les chapitres 3 et 4 de cette thèse. Cette définition représente non seulement le domaine vital comme une description de l'utilisation de l'espace, mais elle reconnaît également l'aspect fonctionnel de ce comportement restreint à une zone. L'aire de répartition occupée par un individu résulte d'une cascade de processus de sélection (Johnson, 1980), avec un parallèle étroit avec le concept de niche (Holt, 2009; Hutchinson, 1957). La répartition géographique de l'espèce (sélection de premier ordre, sensu Johnson, 1980) fournit aux individus un large éventail de domaines vitaux possibles (domaine vital fondamental). Pour beaucoup d'espèces, le domaine vital annuel ne change pas d'une année sur l'autre, mais c'est la sélection de l'habitat au sein de ce domaine vital qui varie entre les saisons (Marchand et al., 2013).

Cependant, le domaine vital lui-même dépend de la manière dont les individus réagissent dans cette matrice de paysage aux ressources disponibles (Hansen et al., 2009), tout en tenant compte des interactions avec les conspécifiques ou hétérospécifiques (Hixon, 1980; Vanpé et al., 2009; risques, maladies, prédation, Bonnot et al., 2013; Creel et al., 2014; Desy et al., 1990), et les contraintes de mouvement (Péron, 2019; Tucker et al., 2018). Pourtant, pour cartographier les déterminants de la taille du domaine vital au niveau intra-population, des questions méthodologiques supplémentaires se posent sur la façon dont la taille du domaine vital est estimée à partir des données de localisation et sur la manière dont les variables environnementales (nourriture et autres types de ressources, paysage à risque, hétérogénéité du paysage) sont mesurées et acquises (Nilsen et al., 2005). Aucune de ces questions n'est triviale comme l'atteste la quantité de

littérature sur la signification et la définition d'un domaine vital (Fieberg and Börger, 2012; Péron, 2019; Powell and Mitchell, 2012), ainsi que sur les méthodes statistiques pour estimer non seulement la taille du domaine vital (Kie et al., 2010; Péron, 2019), mais aussi la biomasse (Duparc et al., 2019), le risque (Laundré et al., 2001) et l'hétérogénéité du paysage (Sundell-Turner and Rodewald, 2008). Ces choix individuels induisent en fin de compte des processus au niveau de la population comme la dynamique des populations (Fahrig and Paloheimo, 1988; Johnson et al., 1992), les composantes de la condition physique (Nilsen et al., 2004) et les aires géographiques (Büntgen et al., 2017). Les travaux antérieurs se sont principalement concentrés sur la variation de la taille du domaine vital à la fois au sein et entre les espèces (van Beest et al., 2011; Bevanda et al., 2015). Cependant, ce n'est pas seulement la taille qui compte puisque l'emplacement du domaine vital est plus influent en termes de réponses à la fois à la structure de l'habitat et au niveau de fragmentation (Nathan et al., 2008; Stamps, 1995).

La recherche de règles déterminant l'effet du domaine vital spécifique à l'espèce, sur la masse corporelle, les styles d'alimentation et les caractéristiques physiologiques, est un objectif de longue date à la croisée de l'écologie et de l'évolution (voir Boratyński et al., 2020; Kelt & Van Vuren, 2001; Mcloughlin & Ferguson, 2000; McNab, 1963; Reiss, 1988; Tamburello et al., 2015 pour des études avec des comparaisons phylogénétiques larges et pour des aperçus plus étroits des taxons: Harvey & Clutton-Brock, 1981, chez les primates; Mysterud et al., 2001; Ofstad et al., 2016 chez les ongulés; Gittleman & Harvey, 1982 chez les carnivores, Fisher & Owens, 2000 chez les macropodes ; Peery, 2000 chez les rapaces). La façon dont les traits d'histoire de vie et les traits écologiques d'une espèce façonnent la relation intraspécifique entre le domaine vital et les variables environnementales, a été moins explorée (mais voir Schoener & Schoener, 1982 sur les lézards *Anolis*, Grant et al., 2017 sur les salmonidés; Nudds & Ankney, 1982 sur les canards), malgré de nombreuses études de cas spécifiques à la population sur cette question (par exemple Elchuk & Wiebe, 2011 sur les scintillements du nord; Mcloughlin et al., 2000 sur les ours bruns; Schradin & Pillay, 2005 sur les souris rayées africaines).

Le domaine vital est une propriété émergente du mouvement des individus en raison de l'interaction entre leur environnement et une suite de processus cognitifs (Fagan et al., 2013; Nathan et al., 2008; Spencer, 2012; Stamps, 1995; Van Moorter et al., 2009). La connaissance des zones d'alimentation, des zones à risque ou de refuge exige que les individus apprennent et mémorisent les points de repère dans le paysage, ce qui établit une carte cognitive sur laquelle un individu naviguera plus tard (Benhamou, 1997; Presotto et al., 2019; Spencer, 2012). La nature des caractéristiques du paysage sur lesquelles ces cartes cognitives sont basées peut dépendre de la complexité du paysage car les processus cognitifs impliqués dans la mémoire spatiale peuvent devenir coûteux ou inefficaces lorsque les informations sont trop complexes (Fagan et al., 2013). Dans ce contexte, les caractéristiques linéaires du paysage jouent un rôle important dans la partition de l'espace entre les individus pour les espèces territoriales, et dans la conception des domaines vitaux pour les espèces ayant un comportement d'utilisation de l'espace restreint (Heap et al., 2012; Long et al., 2010; Marchand et al., 2017).

ii. Disponible et réponse fonctionnelle

Le domaine vital décrit précédemment dépend donc de la manière dont les individus réagissent dans cette matrice de paysage aux ressources disponibles qui se définit comme la capacité des animaux à acquérir les composantes physiques ou biologiques d'un habitat, selon leurs accessibilités (Hall et al., 1997). Ce disponible est déterminé par la capacité de navigation (i.e. l'état physiologique qui influence la motivation à se déplacer) ainsi que des facteurs externes (i.e. les facteurs environnementaux comme la distribution des ressources). Ces déterminants correspondent également aux facteurs affectant les déplacements individuels selon Nathan et al. (2008 ; Figure 8). La plupart du temps, la zone d'étude est choisie pour l'évaluation des ressources disponibles, mais il est parfois difficile de se positionner sur les limites au-delà desquelles les composantes étudiées ne sont plus perçues par les animaux (Buskirk & Millspaugh, 2003; Garshelis, 2000). De plus, la disponibilité peut varier dans le temps (e.g. les variations saisonnières des conditions climatiques et leurs conséquences sur la phénologie de la végétation ; Arthur et al., 1996) mais également entre les différentes stratégies des individus dans leurs occupations de l'espace (e.g. les migrations ; Fryxell & Sinclair, 1988), leurs capacités de déplacements (Malagnino et al., in press) ou leurs perceptions de l'environnement (Lima & Zollner, 1996; Olden et al., 2004), rendant difficile l'évaluation du disponible.

L'importance de cette variabilité individuelle au sein des comportements spatiaux a été largement soulignée au sein des décisions comportementales individuelles des animaux et dans la sélection de l'habitat en particulier. De nombreux travaux font état de critères de sélection des habitats évoluant de façon non linéaire avec leur disponibilité, i.e. de réponses fonctionnelles dans la sélection de l'habitat, en particulier en réponse aux situations de compromis (Holling, 1959; Mabillet et al., 2012; Mysterud and Ims, 1998). En plus de comprendre comment les mouvements des animaux varient en fonction des caractéristiques du paysage, il est important de quantifier comment une réponse comportementale varie en fonction d'un gradient environnemental (i.e. une réponse fonctionnelle), donnant un aperçu des effets additionnels du changement environnemental (Beyer et al., 2013; Holbrook et al., 2019). Le concept de réponse fonctionnelle a été initialement développé pour comprendre le taux de consommation de proies par les prédateurs, en fonction de leur densité (Holling, 1959). Ce concept a été étendu dans le cadre de sélection de l'habitat en décrivant le mécanisme de changement de l'utilisation de l'habitat en fonction de son accessibilité relative et de ses caractéristiques (Holbrook et al., 2019; Mysterud and Ims, 1998). Ces effets sont généralement évalués parmi les domaines vitaux individuels (e.g. Hebblewhite & Merrill, 2008), la plasticité de la sélection de l'habitat observée chez les animaux étant liée aux différences dans les caractéristiques du domaine vital. Ces changements de l'utilisation de l'habitat peuvent avoir des répercussions à plusieurs échelles (Johnson et al., 2004; Romero et al., 2009; Thogmartin and Knutson, 2007; Thompson and McGarigal, 2002) et niveaux hiérarchiques (Bailey et al., 1996; Cushman and McGarigal, 2002; Fortin et al., 2003). La sélection d'un individu donné peut également varier dans son domaine vital, en fonction de la disponibilité locale de caractéristiques spécifiques de l'habitat. La nature

hiérarchique des effets cumulatifs reste mal documentée.

De la même manière que les animaux utilisent leurs ressources ou sélectionnent des habitats en fonction de leur disponibilité (Holbrook et al., 2019; Mysterud and Ims, 1998), une réponse fonctionnelle peut être attendue chez les animaux confrontés à des densités contrastées de structures linéaires dans leur environnement, variant avec la fragmentation. Les réponses comportementales peuvent différer entre les individus de la même population, lorsqu'ils sont confrontés à des densités variables de caractéristiques linéaires. Une telle réponse variable peut refléter l'existence d'une plasticité phénotypique au sein des populations animales, une condition préalable à l'adaptation des espèces aux changements environnementaux majeurs en cours (Chevin et al., 2010; Hazlett, 1988; Stamps, 1991). En revanche, l'absence de réponse au sein des populations confrontées à de fortes densités de traits linéaires, qui devient une situation de plus en plus fréquente, peut également aider à identifier le niveau de fragmentation au-dessus duquel les réponses comportementales ne sont plus possibles. Par conséquent, il est nécessaire de mieux rendre compte des multiples fonctions jouées par les caractéristiques linéaires (par exemple, ressource, couverture, couloirs / barrières, points de repère) pour les espèces aux traits contrastés car elles peuvent différer dans leurs préférences et besoins en matière d'habitat, dans leur comportement anti-prédateur et leur sensibilité aux perturbations, selon leurs caractéristiques écologiques et biologiques (Moran et al., 2016).

g. Caractéristiques spécifiques et individuelles

i. Etat interne et capacités motrices

L'état interne explique l'état physiologique et, le cas échéant, psychologique de l'individu focal, ce qui conduit l'organisme à atteindre un ou plusieurs objectifs ; par conséquent, il aborde la question « pourquoi bouger ? » (Figure 8). Il englobe à la fois les gains évolutifs immédiats et ultimes du déplacement, ce qui pourrait être difficile à distinguer. Pourtant, certaines activités spécifiques comme la recherche de nourriture ou de partenaire, échapper à la prédation ou suivre des adultes peuvent indiquer des résultats immédiats. A leur tour, ces actions peuvent suggérer des objectifs de gain d'énergie, où les individus vont rechercher des refuges ou se reproduire. L'importance relative des différents objectifs est censée varier au cours de la vie d'un organisme et sur des périodes beaucoup plus courtes. De plus, un organisme peut poursuivre plusieurs objectifs simultanément. Ainsi, l'état interne est constitué d'un vecteur multidimensionnel de nombreux états (Nathan et al., 2008). La capacité de mouvement d'un individu tient compte de sa capacité à se déplacer de diverses manières, reflétant ses capacités à effectuer un déplacement. La capacité de mouvement provient des propriétés biomécaniques permettant aux oiseaux de voler, aux gazelles de courir ou aux poissons de nager. L'animal peut employer plusieurs manières de se déplacer qui peuvent varier, e.g. un ongulé peut à la fois marcher ou fuir pendant un même déplacement. Ces changements reflètent à la fois les modifications de l'état interne de l'individu et/ou des facteurs externes (Nathan et al., 2008).

ii. Zoom sur la socialité

Parmi les caractéristiques spécifiques et individuelles, en plus de l'état interne et des capacités motrices, la socialité peut impacter le mouvement des organismes. Dans la littérature, il n'y a pas de consensus sur la relation entre la structure spatiale et l'organisation sociale (Castles et al., 2014; Farine, 2013; Peignier et al., 2019). Il est possible que les associations sociales soient simplement un sous-produit d'individus partageant l'espace, plutôt que de s'associer préférentiellement, ce qui suggère que les agrégations sociales peuvent en fait refléter la cooccurrence (c'est-à-dire des animaux qui partagent l'espace, mais n'ont pas d'association sociale directe sensu Farine, 2015; Spiegel et al., 2016). En outre, il a été montré que la structure sociale était liée à la structure du paysage. Des précédentes recherches ont montré un niveau plus élevé de socialité entre les dyades avec un chevauchement spatial fort de leur domaine vital (Chaverri et al., 2007), mais il est difficile de distinguer les causes et les effets : les animaux peuvent être attirés les uns par les autres, les conduisant à partager l'espace, mais ils peuvent aussi être attirés par les ressources, ce qui entraîne des taux de rencontre plus élevés (Best et al., 2014). Peignier et al., (2019) ont ainsi montré que l'association sociale du caribou variant selon les saisons pourrait être un moteur d'information sociale sur les opportunités de fourrage en hiver, supportant l'hypothèse d'attraction des conspécifiques développés par Stamps, (1988). Ce comportement conforte l'hypothèse qui stipule que, chez les espèces grégaires, la présence de conspécifiques peut agir comme attracteur, fournissant des indices sur les emplacements des meilleures ressources (Giraldeau, 1997; Lima and Zollner, 1996; Reed et al., 1994). À l'inverse de l'attractivité des conspécifiques, Armansin et al., (2020) ont émis l'hypothèse de la résistance sociale. Le paysage social qui émerge des interactions sociales, et donc à plus large échelle, peut alors générer des barrières qui limitent la capacité des individus à disperser et à se reproduire dans des groupes ou des populations voisines. Par conséquent, les relations sociales peuvent alors contribuer à limiter le flux d'individus ou de gènes, malgré le potentiel de dispersion des individus dans le paysage. La structure sociale a donc un impact sur les comportements du mouvement chez certaines espèces, pour lesquelles il a été montré que les taux de mouvement dans le paysage étaient plus faibles dans les grands groupes que dans les petits, provoquant un temps de résidence plus long dans les patchs d'habitat (Pays et al., 2012). Les contraintes imposées par la cohésion de groupe au mouvement fournissent désormais un mécanisme supplémentaire qui peut expliquer les différences de taille de groupe en termes de répartitions dans le temps des activités et selon l'habitat (Pays et al., 2012). Néanmoins, l'identification des mécanismes sous-jacents à la structure sociale, tels que les influences de l'environnement et de l'habitat, reste un aspect peu étudié (Pinter-Wollman et al., 2013 ; Chapitre 6).

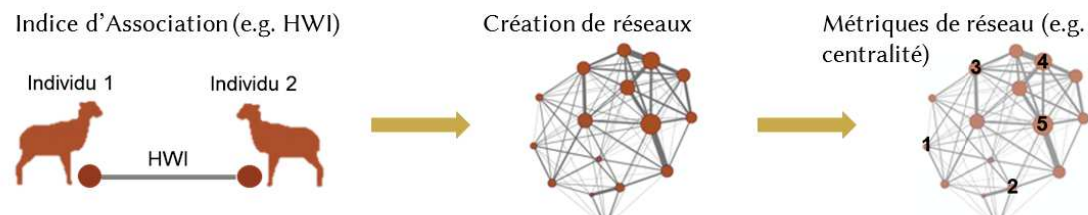
BOX 2 : DE L'UTILITÉ DE L'ANALYSE DES RÉSEAUX SOCIAUX DANS L'ÉTUDE DU COMPORTEMENT ANIMAL

Les relations sociales qui caractérisent un réseau social peuvent être définies par différents traits comportementaux, catégorisés sous le terme « interactions ». La variabilité des réseaux sociaux reflète l'adaptation des individus à leur environnement écologique et social. L'analyse des réseaux sociaux permet l'étude de cette variation à différents niveaux, et ainsi faire le lien entre l'individu, la structure sociale et l'environnement.

Un réseau est composé de nœuds et d'arrêtes. Lorsque cela est appliqué à une population animale, les nœuds représentent les individus, et les arrêtes les interactions entre eux. Il se construit à partir d'une table de contingence contenant des lignes et colonnes définissant des individus. Les données contenues dans la matrice décrivent les interactions entre eux.

Pour chaque individu dans le réseau, il est alors possible de calculer un degré (nombre de voisins immédiats), des coefficients de classification (le degré pour lequel les voisins immédiats de l'individu sont connectés), la taille des chemins (le nombre de connexions sur le chemin le plus court entre deux individus) et les entre-nœuds (le nombre des plus petits chemins entre paires d'individus qui passent par un individu particulier).

Chaque changement qui se passe dans un réseau, telles que la suppression ou l'addition d'individus, peut potentiellement avoir un profond effet sur le réseau, et peut être mesuré en utilisant les statistiques. Par exemple, la suppression d'un seul individu d'un réseau peut avoir un certain nombre d'effets drastiques sur la structure de réseau.



Cet outil permet d'étudier différents niveaux de la structure sociale, de l'individu à la population. Les indices utilisés permettent d'apporter des corrections quant à la variabilité qu'il pourrait y avoir au niveau de la méthodologie d'observation.

PARTIE 3 : OBJECTIF ET STRUCTURES DE LA THESE

Dans un contexte où les effets des changements globaux sur les habitats naturels sont de plus en plus perceptibles, prédire l'utilisation de l'espace, les patrons de distribution des organismes ainsi que leurs conséquences sur les performances individuelles et la dynamique des populations est devenu un enjeu majeur pour la conservation et la gestion des espèces (Gaillard et al., 2010, 2013; Morales et al., 2010). Or, la plupart des animaux ne se répartissent pas comme le prédisaient jusque-là les modèles théoriques basés sur une relation entre la quantité de ressources et la densité des individus (Fretwell and Lucas, 1969). Il s'agit donc maintenant d'identifier les contraintes, d'origine sociales ou environnementales, qui déterminent la distribution spatiale des organismes. Cette thèse s'appuie sur le projet Mov-It (Ungulates MOVing across heterogeneous landscapes : identifying behavioural processes linking global change to spatially-explicit demographic performance and management) dont l'ambition est d'évaluer, dans une perspective comparative aux échelles intra- et inter-spécifiques, des prédictions fondamentales de l'écologie spatiale.

L'objectif principal de cette thèse consiste à identifier les effets de la structure du paysage et de la socialité sur la sélection d'habitat et le mouvement chez différentes espèces d'ongulés aux caractéristiques écologiques et biodémographiques contrastées (Figure 11).

Nous tenterons de répondre plus particulièrement à trois questions principales :

- **Rôle de l'hétérogénéité du milieu.** Il s'agira ici de dissocier les effets de l'hétérogénéité du milieu en terme de ressources, d'habitats et de risque sur la taille du domaine vitale chez plusieurs espèces d'ongulés (Chapitre 3).
- **Rôle de la structure du paysage.** Il s'agira d'étudier la propension des individus, d'espèces plus ou moins territoriales ou grégaires, à franchir les barrières paysagères, et comment ces barrières contraignent les mouvements et la distribution de leurs domaines vitaux (Chapitres 4 et 5).
- **Rôle de la socialité.** Il s'agira d'explorer la relation entre la sélection d'habitat par les animaux et la dynamique de fission-fusion, mesurée notamment à travers leurs formations de dyades, i.e. paires d'individus (Chapitre 6).

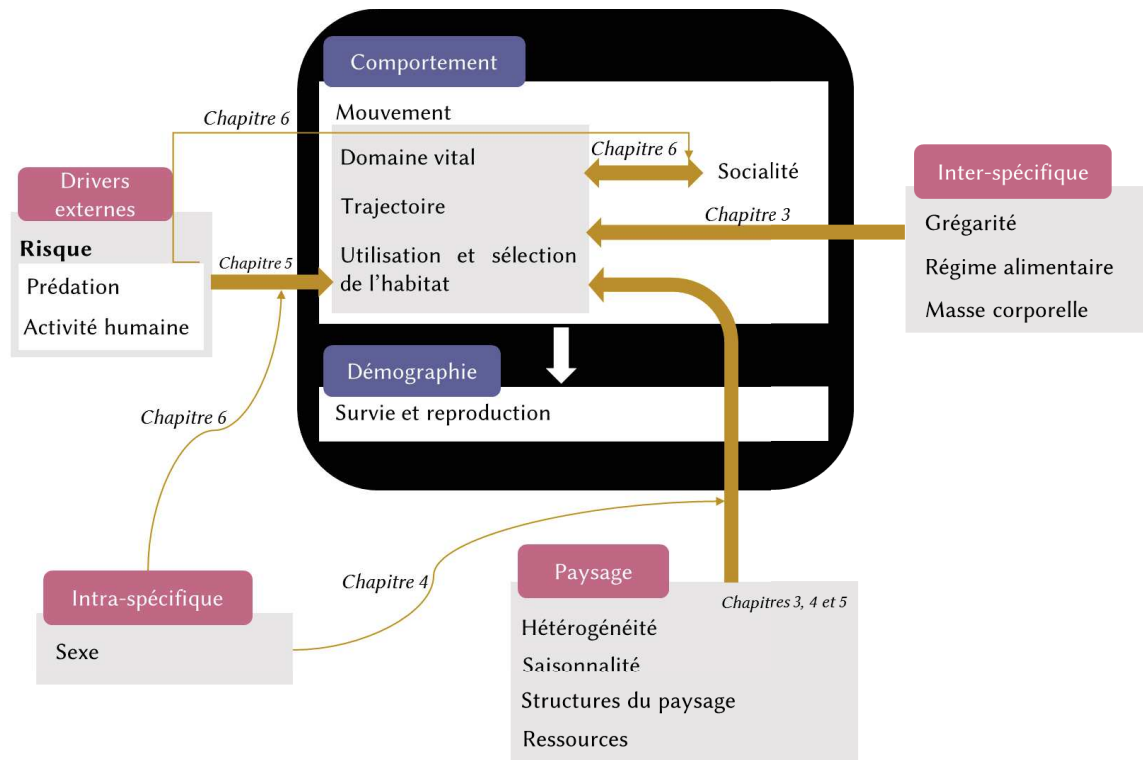
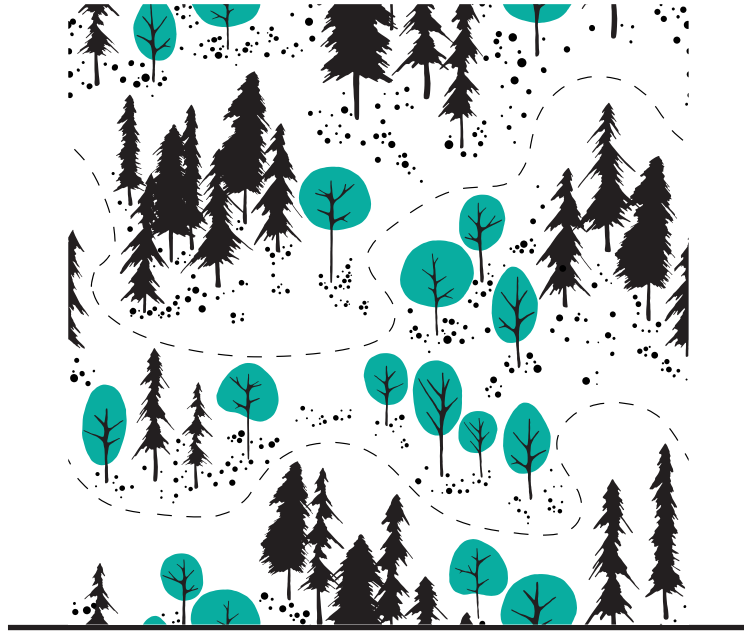


Figure 11 : Organisation générale de la thèse.

Le Chapitre 2 correspond aux Matériels et Méthodes. Dans un premier temps, des informations générales sur les différentes espèces et les différents sites d'études sont fournies. Dans un second temps, des informations plus précises sur le site du Caroux-Espinouse sont présentées. Ce site concerne à la fois les Chapitres 4, 5 et 6. Le Chapitre 7 correspond à la Discussion, fournissant une synthèse générale et une discussion des principaux résultats, ainsi que quelques perspectives de recherches.



CHAPITRE 2

*On ne peut se passer d'une méthode
pour se mettre en quête de la vérité des choses.*
Discours de la méthode de René Descartes

MATERIELS ET METHODE

Les travaux de cette thèse reposent essentiellement sur le suivi à long terme des populations d'ongulés sauvages et de leurs habitats (décrits dans la partie 1), mené sur les territoires d'étude (décrits dans la partie 2) par le consortium de Mov-it (ANR-16-CE02-0010) : l'Office Français pour le Biodiversité (OFB), le Laboratoire d'Ecologie Alpine (LECA ; Chambéry), le Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive (LBBE ; Lyon) et le laboratoire Comportement et Ecologie de la Faune Sauvage (CEFS ; Toulouse).

PARTIE 1 : MODELES D'ETUDE : CHAMOIS, MOUFLON, BOUQUETIN, CHEVREUIL ET CERF

1. Taxonomie et systématique

Anciennement regroupés sous le terme « Ongulés » alors considéré comme un super-ordre, le chamois (*Rupicapra rupicapra*), le mouflon méditerranéen (*Ovis gmelini musimon* x *Ovis* sp.), le bouquetin des Alpes (*Capra ibex*), le chevreuil (*Capreolus capreolus*) et le cerf (*Cervus elaphus*) appartiennent aujourd'hui à l'ordre des Cetartiodactyla (i.e. membres terminés par un nombre pair de doigts ; Tableau 1). Au sein de cet ordre, ils sont rattachés au sous-ordre Ruminantia puisqu'ils se caractérisent par leur système digestif doté d'un estomac associé à plusieurs pré-estomacs et par une digestion s'effectuant par une remastication de l'alimentation après ingestion. Les espèces chamois, mouflon et bouquetin sont associés à la famille des Bovidae du fait de leurs deux cornes frontales persistantes et à la sous-famille des Caprinae alors que le chevreuil et le cerf sont quant à eux rattachés à la famille des Cervidae de par leur port de bois caduques (Tableau 1) et à la sous-famille des Capreolinae.

Tableau 1 : Taxonomie et systématique des 5 espèces étudiées.

Espèce	Ordre	Sous-ordre	Famille	Sous-Famille
Chamois	Cetartiodactyla	Ruminantia	Bovidae	Caprinae
Mouflon	Cetartiodactyla	Ruminantia	Bovidae	Caprinae
Bouquetin	Cetartiodactyla	Ruminantia	Bovidae	Caprinae
Chevreuil	Cetartiodactyla	Ruminantia	Cervidae	Capreolinae
Cerf	Cetartiodactyla	Ruminantia	Cervidae	Capreolinae

2. Aire de répartition

Dans la première moitié du XX^e siècle, la plupart des populations européennes d'ongulés sauvages étaient en faible effectif du fait d'une pression humaine importante sur les écosystèmes. Les ongulés étaient chassés pour la nourriture et leurs habitats subissaient la pression de la déforestation et de la compétition avec les troupeaux domestiques (Loison et al., 2003). Bien que peu d'espèces se soient éteintes, beaucoup de populations avaient disparu et certaines espèces n'étaient plus constituées que de

quelques petits noyaux de populations. Dans la deuxième moitié du XX^e siècle et au début du XXI^e siècle, une conscience croissante de la valeur des ongulés a émergé, permettant à ces derniers de recoloniser différentes parties de l'Europe. Plusieurs facteurs peuvent expliquer cela. Tout d'abord, l'instauration de la protection contre le braconnage, une gestion cynégétique conservatrice voulue par les chasseurs et les autorités (Andersen et al., 2010; Apollonio et al., 2010; Putman et al., 2011a) ainsi que l'introduction/réintroduction d'individus, ont permis l'augmentation des populations d'ongulés. Les questions de conservation relatives à la biodiversité sont plus récentes (une quarantaine d'années) et n'ont joué qu'un rôle mineur dans les prises de décisions initiales pour la reprise de croissance des populations d'ongulés (Putman et al., 2011a). Ensuite, parallèlement à ces efforts pour restaurer ou accroître les effectifs et la distribution des ongulés, il y a eu un changement considérable d'usage des terres. La couverture forestière a été fortement restaurée dans toute l'Europe, le nombre de troupeaux domestiques a diminué, et les changements de pratiques d'élevage ont mené à une augmentation du pâturage dans les terres agricoles aux dépens des habitats naturels ou semi-naturels (Cocca et al., 2012) facilitant ainsi l'augmentation en abondance des ongulés sauvages dans la plupart des pays européens (Ahlen, 1975; Austrheim et al., 2011; Speed et al., 2019). Enfin, des variables environnementales telles que le climat ou la diminution des prédateurs, voire leur disparition dans certains cas, favorisent l'expansion des populations d'ongulés. Par exemple, en Norvège, l'augmentation des populations de cervidés observée depuis 1949 est principalement influencée par la diminution de la proportion de milieux ouverts (toundra), par l'augmentation des températures et des précipitations, et enfin par le déclin du nombre de têtes de bétail (Speed et al., 2019).

Cas des espèces de montagne

Jusqu'à la fin du XIX^e siècle, le chamois était limité aux principales montagnes de l'Europe centro-méridionale, des Monts Cantabriques au Caucase. Après la Seconde Guerre Mondiale, de nombreuses introductions et réintroductions ont permis la multiplication du chamois en Europe, s'étendant maintenant dans toutes les hautes montagnes de l'Europe du sud et des Balkans jusqu'au Proche Orient, au travers de ces nombreuses sous-espèces (Figure 1A). Le mouflon méditerranéen a été introduit avec succès en France continentale et dans d'autres pays d'Europe à partir du XX^e siècle à partir de populations d'îles méditerranéennes. On trouve aujourd'hui des populations de mouflons dans de nombreux pays comme l'Autriche, la République Tchèque, la Slovaquie, l'Allemagne, la Hongrie, la Hollande, l'Italie, la Suisse, la Russie, la Pologne, la Roumanie, la Slovénie, l'Espagne, le Danemark, la Finlande ou le Luxembourg (Figure 1B). Les mouflons sont répartis en plusieurs populations, structurées dans un premier temps par les limites des massifs mais également par certains types d'éléments paysagers qui jouent un rôle déterminant chez cette espèce et chez les *Ovis* sauvages en général (Marchand et al., 2017; Portanier et al., 2018). Le bouquetin des Alpes quant à lui, poussé à l'extinction dans toute son aire de répartition à l'exception du massif du Grand Paradis au XIX^e siècle, a vu ses populations augmenter à environ 100 animaux du Grand Paradis (Gauthier and Villaret, 1990; Shackleton, 1997; Stüwe et al., 1994), soit par recolonisation

naturelle, mais surtout par translocations. À l'heure actuelle, la taille totale des populations de cette espèce est estimée à plus de 60 000 individus (Brambilla et al., 2020), malgré que ces chiffres soient basés uniquement sur des comptages annuels sans prendre en compte la probabilité de détection, et donc sous-estimés. Le bouquetin des Alpes est à nouveau largement réparti dans les Alpes Françaises et a également été introduit en Allemagne, en Autriche et en Bulgarie (Mitchell-Jones et al., 1999 ; voir aussi Aulagnier, 2008; Maudet et al., 2002 ; Figure 1C). Même après les réintroductions, la distribution de l'espèce reste fragmentée, et souvent les populations sont petites et donc sensibles à la stochasticité environnementale et démographique, à la dépression de consanguinité et aux maladies (Brambilla et al., 2020).

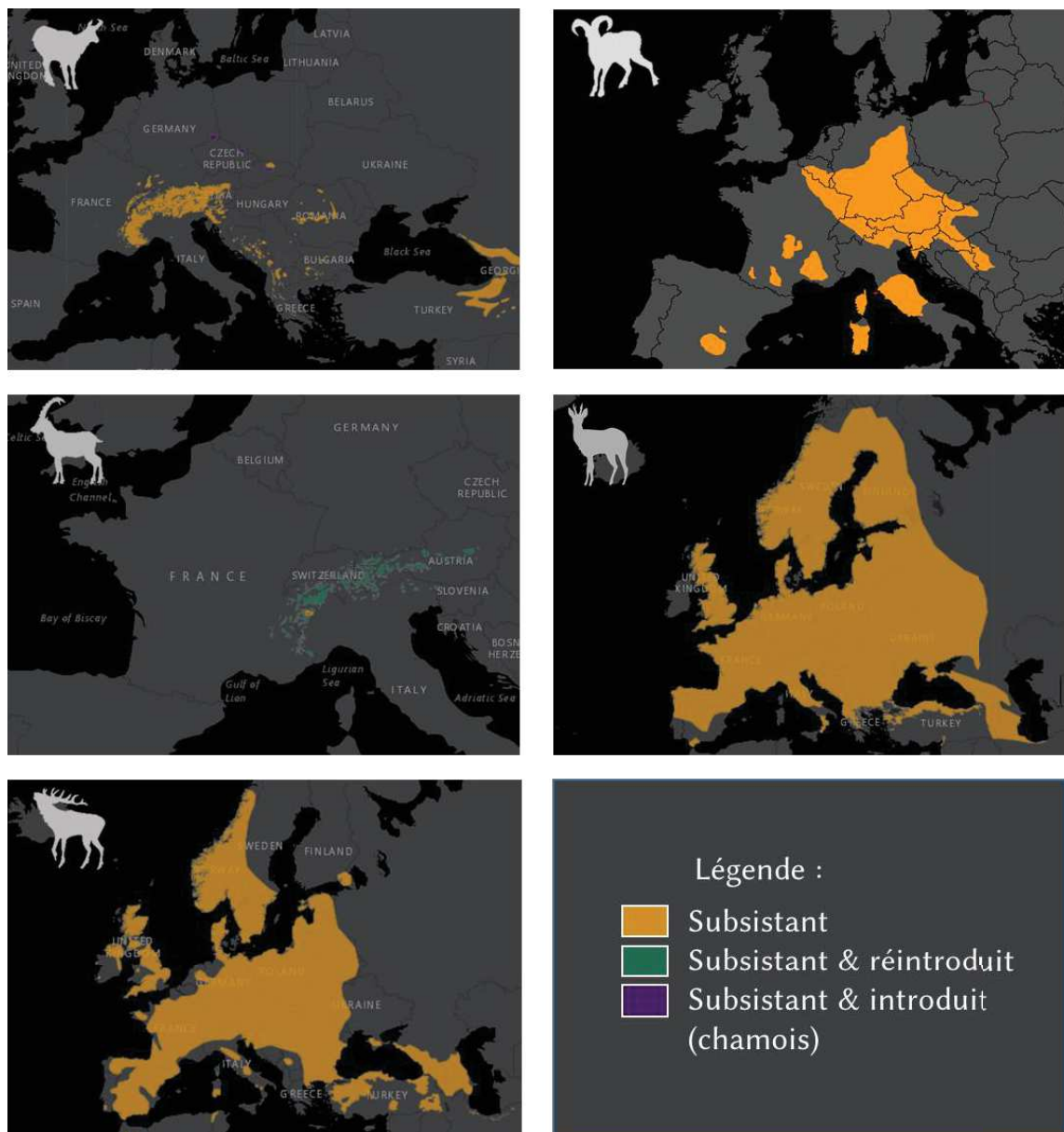


Figure 1 : Aire de répartition actuelle du chamois, mouflon, bouquetin, chevreuil et cerf.

Cas des espèces de plaine

L'augmentation de l'aire de répartition a également été observée pour les espèces de plaine. Le chevreuil et le cerf comptent aujourd'hui parmi les mammifères les plus largement distribués en Europe (Linnell & Zachos, 2010 ; Figure 1D&E) grâce à leurs capacités à occuper une large gamme d'habitats tels que les forêts tempérées ou les milieux du pourtour méditerranéen (Lovari, 2018), et dans le cas du cerf à de nombreuses réintroductions (Zachos and Hartl, 2011). Au cours de la fin du XIX^e et au début du XX^e siècle, une forte baisse du nombre de chevreuils en Europe et de sa distribution ont été observées en raison de la chasse, et dans certains pays, l'espèce était au bord de l'extinction - comme par exemple en Angleterre (Hewison and Staines, 2008) ou en Suède (Liberg et al., 2010). Par la suite son aire de répartition a été restaurée et étendue vers le Nord, en particulier en Scandinavie (Sempéré et al., 1996; Thulin, 2006). L'effectif de chevreuils a été estimé à plus de 10 millions d'individus en Europe (Apollonio et al., 2010), c'est ainsi l'espèce la plus chassée, importante dans la réintroduction des grands carnivores, mais également l'espèce la plus impliquée dans les collisions. Il en est de même pour le cerf élaphe qui est menacé dans certaines zones, comme dans le nord de l'Allemagne où il a été inscrit sur la liste rouge régionale comme « quasi menacé » puisque confiné à de petites populations isolées en danger de dépression génétique et de consanguinité (Zachos et al., 2007). À l'heure actuelle, une quantité considérable de recherches sur les couloirs de migration et la connectivité des habitats est en cours. Les chevreuils se sont très bien adaptés aux paysages de cultures dominé par l'Homme en Europe, beaucoup plus que le cerf élaphe, et cette plasticité écologique a empêché le chevreuil d'être réduit à de petites populations isolées en raison de la fragmentation de l'habitat, comme c'est souvent le cas chez le cerf élaphe (Putman et al., 2011b).

3. Caractéristiques morphologiques

Nous pouvons observer une différence marquée de taille selon les espèces d'abord, et selon les sexes ensuite. En effet, le cerf est la plus grande espèce du genre *Cervus*, alors que le chevreuil est la plus petite (Tableau 2). Le mouflon est le plus petit du genre *Ovis*, tandis que le chamois et le bouquetin sont des ongulés de taille moyenne (Apollonio et al., 2010).

Le dimorphisme sexuel est plus ou moins marqué selon les espèces. En effet, chez le chamois, même si la différence de taille est significative (Garel et al., 2009), le dimorphisme chez cette espèce n'est pas assez marqué pour permettre à un humain non entraîné de différencier facilement les sexes (Figure 2). Chez le chevreuil, le dimorphisme sexuel est peu marqué mais existant puisque les mâles (brocard) qui portent des bois caducs sont légèrement plus gros que les femelles (chevrettes) dépourvues de bois (Figure 2 ; Gaillard et al., 1993). Pour le mouflon, bouquetin et cerf, le dimorphisme sexuel est très marqué au niveau de la taille mais également des bois/cornes (Tableau 2). Les mâles mouflons portent des cornes généralement symétriques composées d'un étui corné de kératine qui s'insère sur une cheville osseuse à base triangulaire. Elles s'enroulent en

spirale en grandissant, pouvant approcher une longueur d'un mètre, leur circonférence diminuant largement de la base à la pointe (Figure 2).

Tableau 2 : Caractéristiques morphologiques des cinq espèces, selon les sexes. Les valeurs correspondent à l'intervalle de confiance à 80%. Données obtenues à partir de la base de données Mov-it.

Espèce	Masse corporelle (kg)		Longueur (cm)		Hauteur au garrot (cm)	
	F	M	F	M	F	M
Chamois	25-34	30-42	111-128	125-132	69-78	74-82
Mouflon	21-30	48-49	118-129	124-140	57-65	68-74
Bouquetin	37-51	70-95	105-125	130-150	70-78	85-92
Chevreuil	20-25	22-30	90-105	105-120	57-67	62-72
Cerf	80-110	130-160	174-185	185-210	108-120	118-125

Le cerf présente un fort dimorphisme sexuel de taille (Clutton-Brock et al., 1982), les mâles se distinguent également par le port de bois caducs, productions osseuses qui tombent entre février et avril et repoussent ensuite (Goss, 2012). Chez le bouquetin des Alpes, les mâles peuvent avoir une masse corporelle plus de deux fois supérieure aux femelles et portent des cornes qui grandissent tout au long de leur vie contrairement aux femelles qui n'en ont que des petites dépourvues de bourrelets (Tableau 2 ; Neuhaus & Ruckstuhl, 2002; Toïgo, 1998).



Figure 2 : Photographies de chevreuil, chamois, mouflon, bouquetin et cerf. La ligne du haut correspond aux mâles, celle du bas aux femelles. Crédit photographies (de gauche à droite, de haut en bas) : J.-L. Hamann, J. Seigle-Ferrand, D. Maillard, D. Maillard, D. Maillard, B. Bellon, A. Duparc, D. Maillard, D. Maillard, D. Maillard.

4. Organisation sociale et reproduction

Les cinq espèces étudiées présentent des organisations sociales différentes qui varient dans l'espace et le temps, variant selon les espèces dans un premier temps et entre les sexes ensuite (Figure 3). En effet, le chevreuil mâle durant l'été est solitaire et les femelles

sont accompagnées de leurs faons. En automne, puis au cours de l'hiver, les individus des deux sexes se rassemblent 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 (Gaudry, 2015). Chez les chamois, les mâles sont solitaires ou forment des groupes de 2 à 3 individus (Bonenfant et al., 2007; Loison et al., 2008) et dispersent sur de grandes distances. Les femelles quant à elles restent fidèles à leur lieu de naissance (Loison et al., 1999) et forment des groupes génétiquement proches (Cassar, 2007). Grégaires, le mouflon et le bouquetin vivent dans des groupes instables en taille et en composition, caractérisés par une ségrégation sociale forte (Bourgoin et al., 2018; Villaret and Bon, 1995). On distingue ainsi le plus souvent des groupes matriarcaux, généralement composés de femelles adultes, des jeunes de l'année et parfois de l'année précédente d'une part, et des groupes de mâles adultes d'autre part. Le cerf quant à lui forme de larges groupes avec une ségrégation sexuelle forte (Bonenfant et al., 2004), et des harems pendant la période de reproduction.

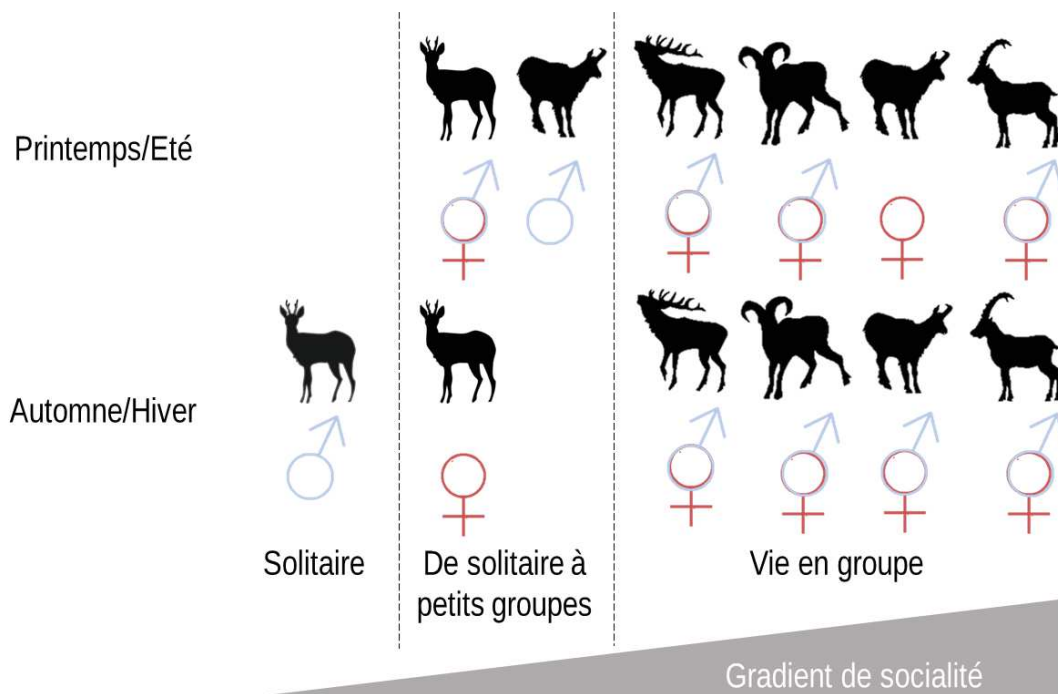


Figure 3 : Organisation sociale des cinq espèces étudiées, selon leur sexe, et selon les saisons. Pour les espèces dimorphiques, les groupes présentent une ségrégation sexuelle (Clutton-Brock, 2016).

Cette organisation sociale est donc largement reliée au cycle de reproduction, et est notamment remise en cause pendant le rut (Figure 4). Par exemple, en novembre/décembre, les chamois mâles se regroupent pour le rut en plus larges groupes, et les mâles adultes mouflons rejoignent les groupes matriarcaux en quête de femelles en œstrus formant des groupes mixtes très instables (Bon et al., 1992; Le Pendu et al., 1996). Les pics de naissance sont autour de mi-mai pour le chevreuil, du 30 mai pour le chamois, de mi-avril pour le mouflon, de mi-juin pour le bouquetin et de mi-mai pour le cerf (Figure 4).

Les espèces présentent également des différences dans le rythme d'activité. De manière générale, les animaux alternent des phases de repos et d'alimentation. Plus spécifiquement, chez le chevreuil, les alternances de ces deux phases sont très fréquentes durant la journée à raison de 8 à 12 par jour selon la saison et celles-ci s'effectuent en milieu forestier (Cederlund, 1983; Gottardi et al., 2010), mais chez certaines populations, un rythme d'activité bimodale a été identifié (e.g. Aurignac ; Benoit et al., 2020). Au contraire, les chamois, mouflon et bouquetin présentent deux pics d'activité, un au lever et un autre au coucher du soleil, correspondant à leur phase d'activité (Bourgoin et al., 2008; Darmon et al., 2014), le reste de la journée étant dédié au repos et à la rumination. Le cerf, quant à lui, se repose de jour dans des milieux fermés et se nourrit de nuit dans les zones ouvertes (Georgii, 1980).

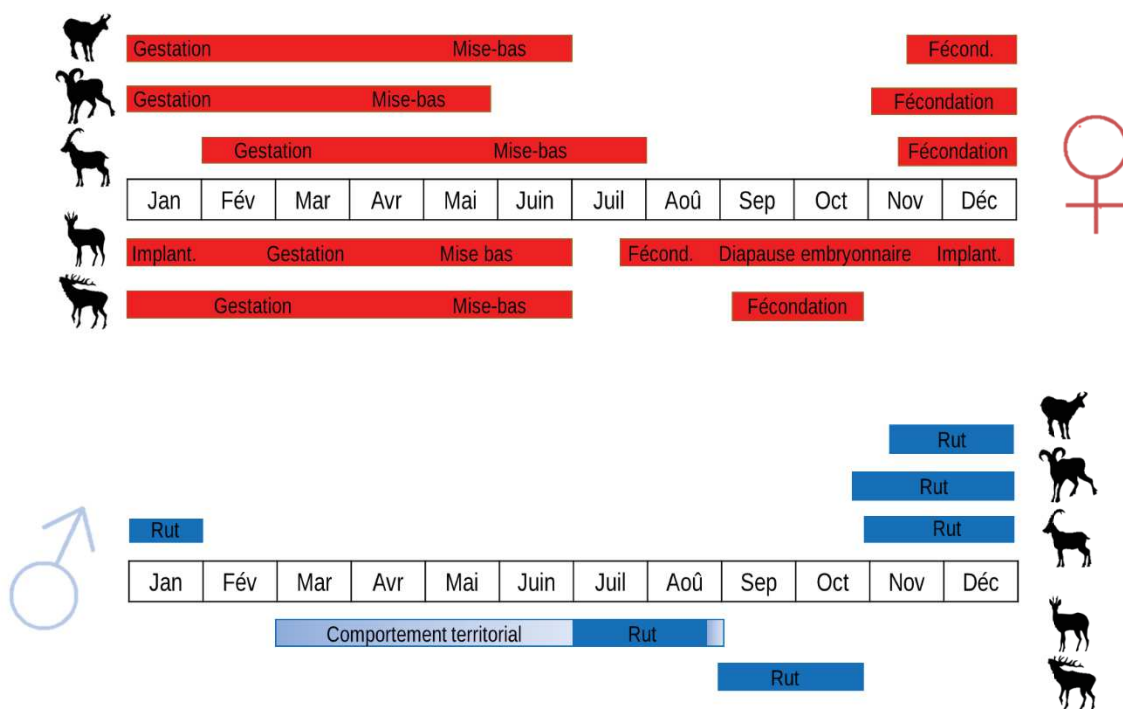


Figure 4 : Cycle annuel de reproduction des cinq espèces étudiées (Duparc, 2016; Marchand, 2013; Richard, 2010).

5. Régime alimentaire et habitat

Les animaux sont répartis selon un gradient de masse corporelle et de caractéristiques morphophysiologiques, telle que la taille du rumen, la taille des glandes salivaires, ou encore la taille des bouchées, expliquant le régime alimentaire des ongulés (Clauss et al., 2010; Clauss et al., 2003, 2009). Ce sont ces multiples caractéristiques qui vont influencer la niche alimentaire de chaque espèce et ainsi permettre la coexistence de différentes espèces d'herbivores. Nous avons par exemple des petites espèces, comme le chevreuil, qui ont un taux métabolique élevé. Ce sont des espèces qui ont de hauts besoins énergétiques, et parallèlement un plus petit rumen entraînant un plus faible taux de rétention des aliments dans l'estomac. Ainsi, elles ont une sélectivité accrue sur des ressources de haute qualité plus rares mais aussi plus rapidement digérées (type

« browser », Hofmann, 1989). Elles possèdent aussi des glandes salivaires qui produisent des composés leur permettant de faire face aux défenses anti-herbivores des plantes, telles que des molécules astringentes (tanins) ou toxiques, qui sont plus largement présentes dans les plantes de bonne qualité riches en azote comme les dicotylédones. A l’opposé, nous retrouvons des ongulés de plus grande taille qui favorisent plutôt la quantité des ressources (type « grazer », Hofmann, 1989). Ces espèces ont un plus grand rumen rapporté à leur poids, ce qui leur permet d’être efficace dans la digestion des fibres et des parois cellulosiques que nous retrouvons en plus grande concentration chez les monocotylédones comme les poacées par exemple. Entre ces deux extrêmes, nous identifions les espèces intermédiaires (« intermediate feeders ») capables de se nourrir de graminées et de dicotylédones. Le type d’habitat utilisé par les différentes espèces d’ongulés et leur type alimentaire sont intimement associés. Ainsi, les types « grazer » utilisent majoritairement des habitats ouverts tandis que les « browser » occupent plutôt des milieux fermés (Pérez-Barbería et al., 2001). Les phases d’alimentation du chevreuil seront par exemple essentiellement concentrées en zone de lisières tandis que les autres espèces sélectionneront des zones ouvertes (Grignolio et al., 2003; Hebblewhite and Merrill, 2008; Marchand et al., 2014a; Nesti et al., 2010; Tufto et al., 1996).

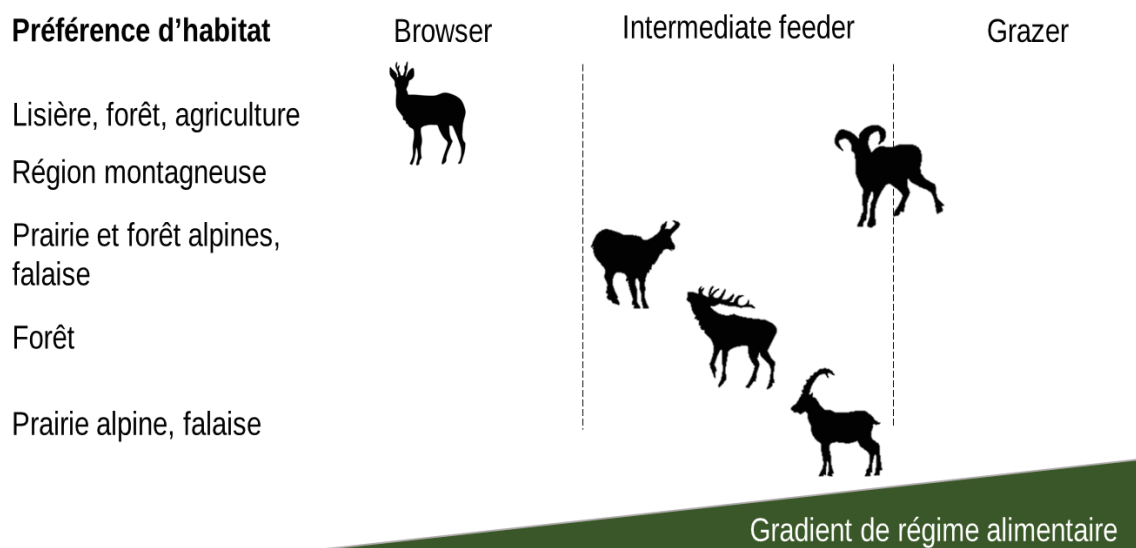


Figure 5 : Régime alimentaire et préférence d’habitat des 5 espèces étudiées. Le classement du régime alimentaire est tiré de Hofmann (1989). La taille et les caractéristiques morpho-physiologiques (e.g. rumen, taille de la mâchoire, glandes salivaires) d’une espèce influencent en partie la sélection des ressources alimentaires et à plus large échelle la sélection d’habitat (Clauss et al., 2010).

PARTIE 2 : SITES D'ETUDES

1. Situations géographiques

Sept sites d'études représentant différents milieux (forestier, plaine, montagnard) sont utilisés pour notre travail (Figure 6), situés dans diverses parties de la France, accueillant le suivi de plusieurs espèces. Nous pouvons retrouver trois sites de montagne et moyenne montagne (Bargy, Caroux, Les Bauges) ainsi que des sites de plaines (Aurignac, Chizé, Trois Fontaines, La Petite Pierre).

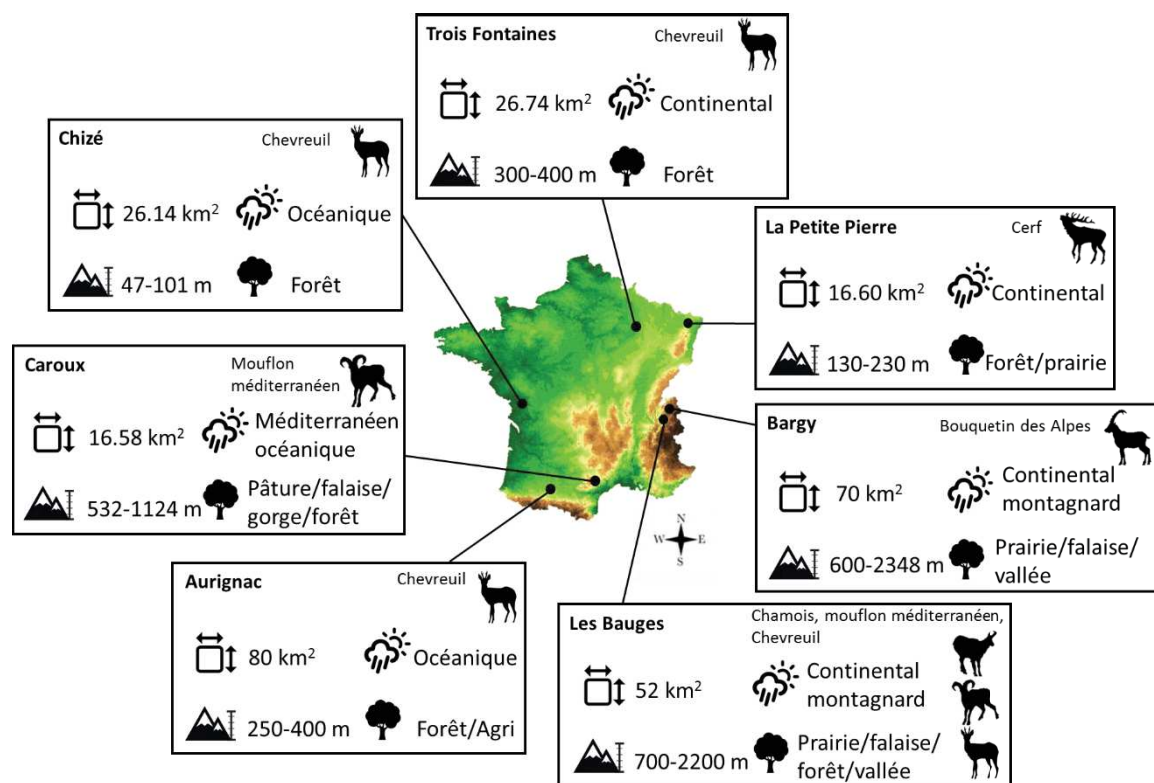


Figure 6 : Carte des localisations des sites d'études et leurs caractéristiques environnementales.

2. Climat

Certains sites sont caractérisés par un climat océanique (Chizé, Aurignac, Figure 6), d'autres plutôt continental (La Petite Pierre, Trois Fontaines, Les Bauges, le Bargy, Figure 6) et pour finir, d'autres sont caractérisés par un climat méditerranéen (Caroux, Figure 6). Ces sites sont donc hétérogènes dans leurs températures moyennes, mais également au sein de leurs précipitations cumulées (Figure 7).

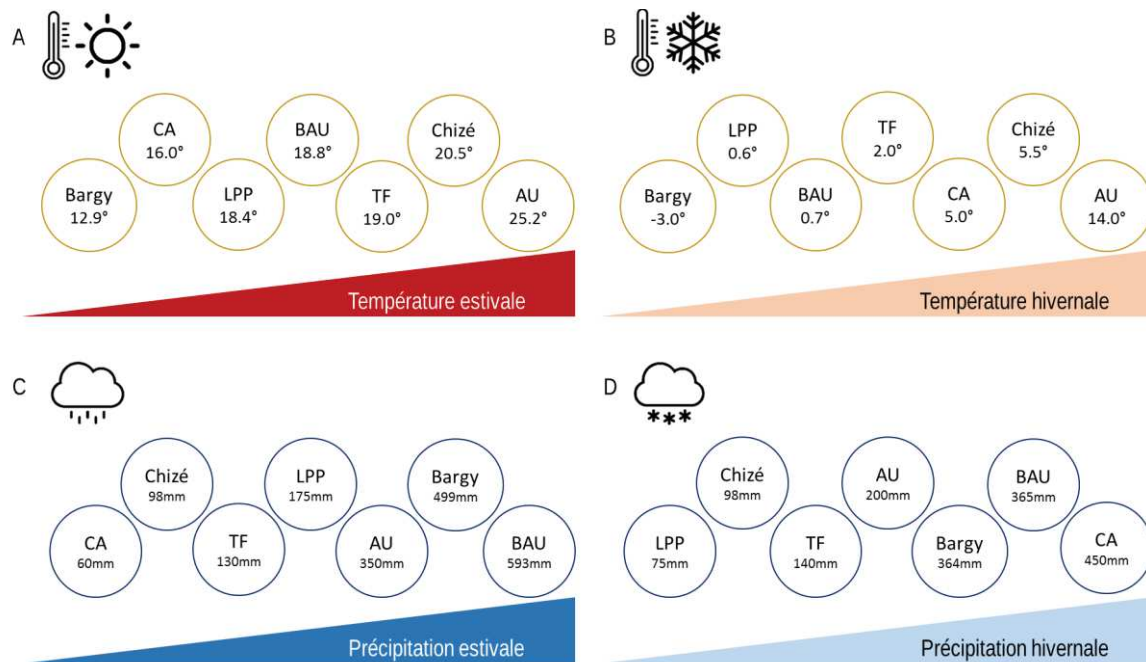


Figure 7 : Températures moyennes mensuelles estivales (Juin-Septembre) et hivernales (Décembre-Mars) en degrés Celsius (A, B) et précipitations cumulées estivales et hivernales en millimètres (C, D) pour tous les sites : Chizé, Trois-Fontaines (TF), La Petite Pierre (LPP), Aurignac (AU), Caroux (CA), Les Bauges (BA) et le Bargy. Les stations météo utilisées pour chaque site sont plus ou moins à proximité du site d'étude, pouvant créer une légère différence avec ce qui est véritablement vécu par les animaux.

3. Habitat

Les caractéristiques d'habitat des sept sites d'étude sont résumées ci-dessous et dans la Figure 8.

Les sites de plaines et plutôt forestiers (Trois-Fontaines, Chizé et La Petite Pierre) présentent une homogénéité du paysage assez forte avec principalement des patchs forestiers. Le site d'Aurignac, quant à lui, a vu sa fragmentation augmenter avec l'intensification des méthodes culturales, marqué par une perte de haies et de bosquets, la plantation de nouveaux types de cultures (maïs, sorgho) et une augmentation de la taille moyenne des champs. Les trois sites de montagnes (Caroux, Bargy et les Bauges) sont plus hétérogènes, du fait de la présence d'une mosaïque irrégulière de forêts d'arbres caducs et de conifères, avec des zones ouvertes dominées par des pentes rocheuses et des prairies.

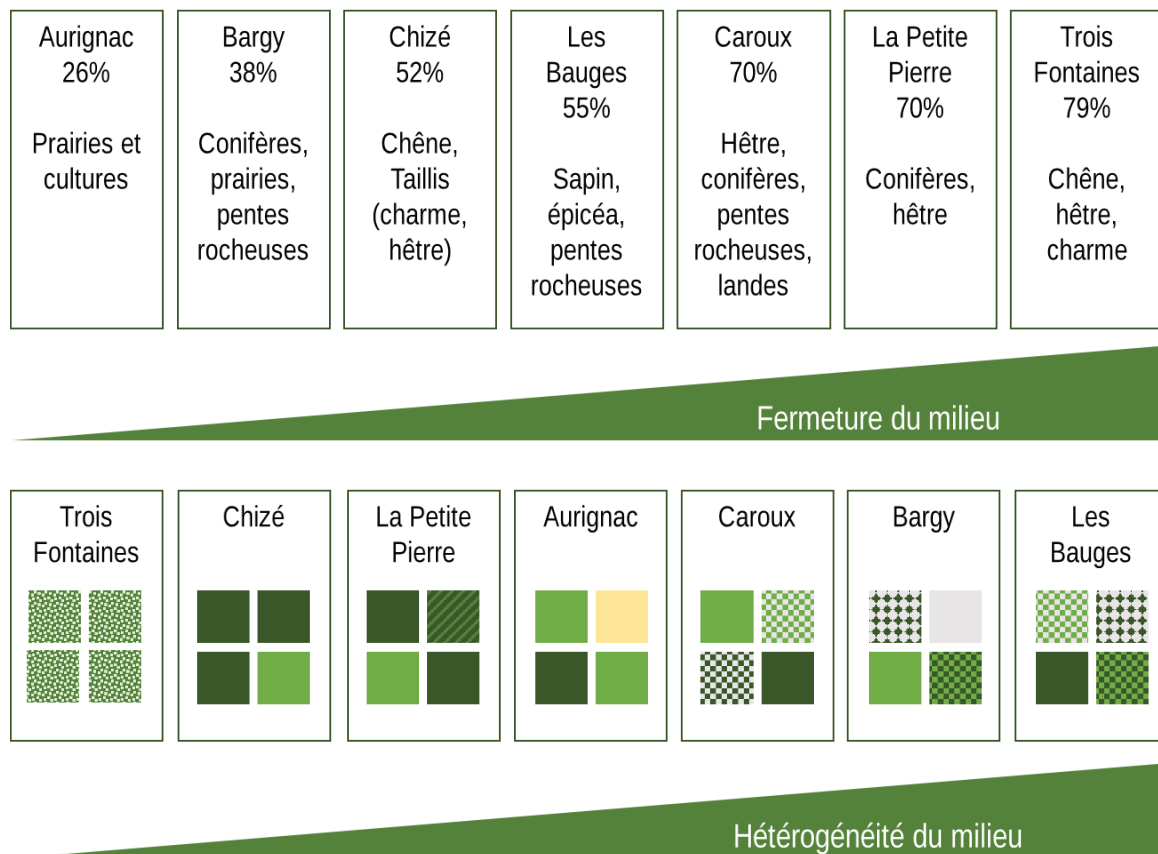


Figure 8 : Gradient de fermeture du milieu (i.e. pourcentage de milieu fermé) dans le site d'étude associé au type de végétation dominante et gradient de l'hétérogénéité du paysage pour tous les sites. L'hétérogénéité du milieu a été estimée à partir du coefficient de variation de l'edge density (McGarigal and Marks, 1995). Les carrés verts foncés représentent des patches forestiers, en vert des patches de milieu ouvert (e.g. prairie), en jaune des patches agricoles et en gris de patches rocheux. Les motifs (rayures, losanges, carrés...) au sein des carrés représentent l'hétérogénéité de l'habitat au sein du patch.

4. Structure du paysage

Les structures linéaires considérées dans cette thèse se divisent en deux catégories (Figure 9) : naturelles (crête, fond de vallée, lisière entre milieu ouvert et fermé et lisière entre peuplements d'arbres différents) et anthropiques (routes et chemins). L'ensemble des sites forme un gradient de densité de structures linéaires du paysage.

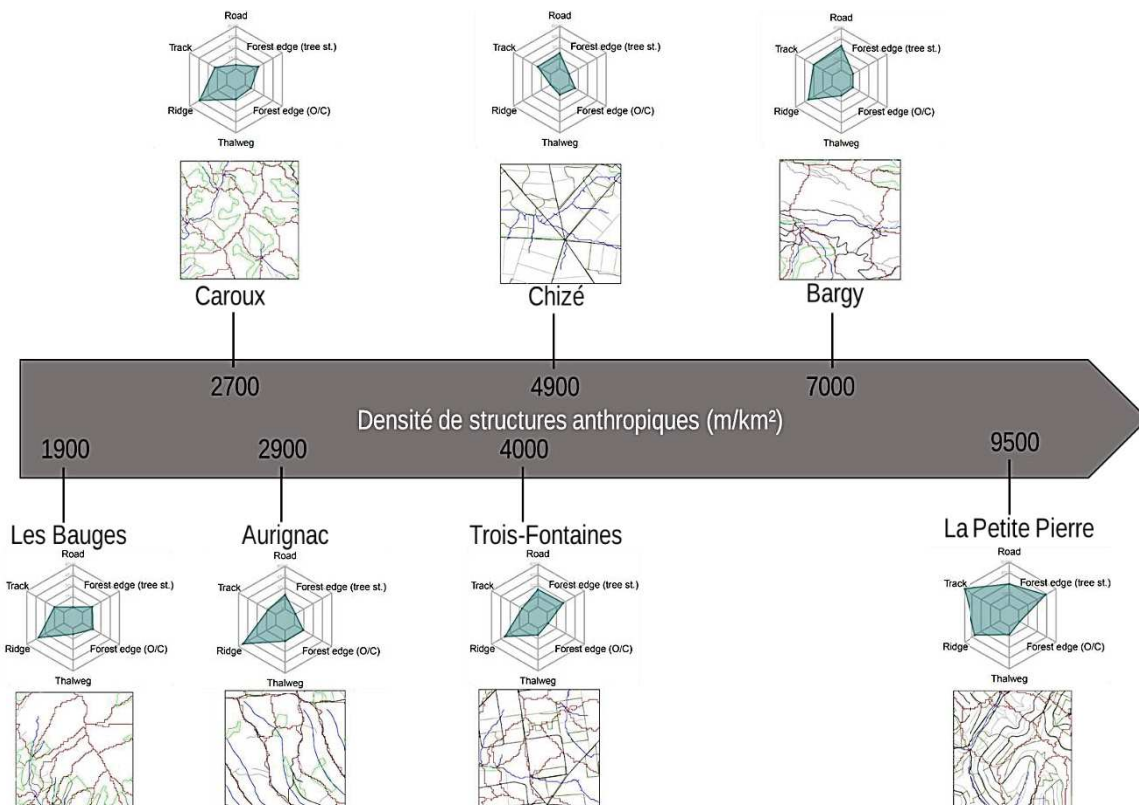


Figure 9 : Gradient de densité de structures anthropiques de chaque site. Chaque carré correspond à un sous-ensemble aléatoire de 4 km² de chaque site d'étude, pour une comparaison visuelle de la densité des structures linéaires entre les sites. En noir, les routes, en gris les chemins, en marron les crêtes, en vert les lisières entre milieu ouvert et fermé, en vert foncé les lisières entre peuplements et en bleu les fonds de vallée. Chaque diagramme en araignée a la même échelle (de 0 à 6000 m / km²) pour faciliter la comparaison visuelle de la densité des caractéristiques linéaires du paysage entre les sites.

Les sites de montagnes présentant une alternance de plateaux ou des sommets entaillés par de profondes vallées et formant parfois des gorges, comprennent donc une multitude de crêtes et de fonds de vallée (respectivement 4224m/km², 4536m/km² et 4031m/km² pour les Bauges, le Caroux et le Bargy). Les sites de plaines et forestiers présentent quant à eux une forte densité de lisières entre milieux ouvert et fermé mais surtout entre différents peuplements (respectivement 1005 m/km², 2684m/km² et 4469m/km² pour Chizé, Trois-Fontaines et La Petite Pierre). La valeur de densité de structures anthropiques (routes et chemins) pour le site de La Petite Pierre est particulièrement élevée par rapport aux autres site (9500m/km² ; Figure 9).

5. Protocole et données

Chaque année, les animaux des différents sites sont capturés par différents moyens (Tableau 3). Des mesures et prélèvements sont réalisés afin d'estimer l'âge des individus, d'évaluer leur condition corporelle et leur croissance (masse corporelle et longueur des métatarses, mesure des cornes/bois), leur état sanitaire, reproducteur et leurs caractéristiques génétiques (prélèvement de fèces, de poils, comptage des tiques, prises de sang).

Les animaux capturés sont également marqués à l'aide de transpondeurs et/ou de boucles auriculaires et/ou de colliers à bandes colorées et lettrées, portant un code unique, permettant des ré-observations visuelles lorsque les agents de terrain parcourent les sites. Dans le Caroux-Espinouse, les Bauges et le Bargy, ces observations visuelles sont géolocalisées par les agents de terrain qui estiment à l'aide d'un système de carroyage (division de la zone d'étude en carrés) la position des individus qu'ils observent. Depuis plusieurs années, une partie des animaux capturés est également équipée de colliers GPS de type Lotek 3300S, 3300L 6000S et 4400M – Révision 2 (Lotek Engineering Inc., Carp, ON, Canada), ou Vectronic de type GPS Plus, Vertex Plus et Vertex Lite (Vectronic Aerospace, Berlin, Germany) qui ont été posés sur des animaux en état de les recevoir (limite d'âge ou de poids ; poids du collier toujours inférieur à 3 % de la masse de l'individu qui le porte), permettant théoriquement d'obtenir des données pendant environ 1 an, avec diverses programmations (Tableau 3).

Tableau 3 : *Caractéristiques des protocoles de suivis, des techniques de captures, ainsi que des mesures faites sur les animaux, sur chaque site d'études.*

	Chizé	Trois Fontaines	Aurignac	La Petite Pierre	Bauges	Caroux	Bargy
Organisme	LBBE	OFB	CEFS	OFB	OFB	OFB	OFB
Début de suivi	1977	1975	1993	1985	1985	1974	2012
Début du GPS	2003	2005	2003	2005	2003	2003	2012
Nombre d'individu équipés de GPS	18 chevreuils	57 chevreuils	495 chevreuils	98 cerfs	220 chamois, 39 chevreuils, 25 mouflons	289 mouflons	141 bouquetins
Type de capture	Filets linéaires	Filets linéaires	Filets linéaires	Filets linéaires et cages-pièges	Filets tombants et cages-pièges	Cages-pièges et filets tombants	Fusil hypodermique téléanesthésie
Principales mesures pendant la capture	Age, masse corporelle, longueur des métatarses, prélèvement de poils et fèces, comptage de tiques, prises de sang	Age, masse corporelle, longueur des métatarses, prélèvement de poils et fèces, comptage de tiques, prises de sang	Age, masse corporelle, longueur des métatarses, prélèvement de poils et fèces, comptage de tiques, prises de sang	Age, masse corporelle, prélèvement de poils et fèces, comptage de tiques, prises de sang	Age, masse corporelle, longueur des métatarses, prélèvement de poils et fèces, comptage de tiques, prises de sang	Age, masse corporelle, longueur des métatarses, prélèvement de poils et fèces, comptage de tiques, prises de sang	Age, masse corporelle, longueur des métatarses, prélèvement de poils et fèces, comptage de tiques, prises de sang
Marquage	Boucles auriculaires et colliers à bandes	Boucles auriculaires et colliers à bandes	Boucles auriculaires et colliers à bandes	Boucles auriculaires, transpondeurs et colliers à bandes	Boucles auriculaires et colliers à bandes	Boucles auriculaires et colliers à bandes et transpondeurs	Boucles auriculaires et colliers à bandes
Type de Collier GPS	Lotek 3300S, 3300L et 4400M, Vectronic	Lotek 3300S, 3300L et 4400M, Vectronic	Lotek 3300S, 3300L et Vectronic	Lotek 3300S, 3300L et Vectronic	Lotek 3300S, 3300L et 6000 S, Vectronic	Lotek 3300S, 3300L et 6000 S Vectronic, Milsar	Vectronic
Programmations	De toutes les 20 minutes à toutes les 4 heures	De toutes les 2 heures à toutes les 6 heures	De toutes les 5 minutes à toutes les 6 heures	De toutes les 5 minutes à toutes les 6 heures	De toutes les 5 minutes à toutes les 6 heures	De toutes les 20 minutes à toutes les 2 heures	Toutes les heures
« Recaptures » visuelles	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui (géolocalisées)	Oui

PARTIE 3 : FOCUS SUR LA RNCFS DU CAROUX-ESPINOUSE

Nous procédons à un focus sur le site de la Réserve Nationale de la Chasse et de la Faune Sauvage du Caroux-Espinouse puisqu'il correspond au site auquel nous nous intéressons plus particulièrement dans les chapitres 5 et 6 de cette thèse. Nous présentons donc ici le massif ainsi que la RNCFS qu'il abrite.

1. Caractéristiques environnementales

De par sa position biogéographique et son relief, le massif présente une végétation fortement structurée (Figure 16). Jusqu'à 700 m et en particulier dans les versants Sud, nous y trouvons les espèces caractéristiques de l'étage mésoméditerranéen : le chêne vert *Quercus ilex* et le chêne sessile *Quercus petraea*. Plus haut, ou dans les versants Nord, se développe la végétation typique de l'étage méditerranéen montagnard, caractérisée par le hêtre *Fagus sylvatica*.

Sur le haut des versants et les plateaux, le paysage est composé d'habitats presque exclusivement ouverts faits de pelouses, prairies, pâtures et autres cultures de céréales. Du fait d'une très forte déprise agricole consécutive à un exode rural massif, ces milieux ont été progressivement remplacés par des formations montagnardes typiques des sols acides, comprenant des landes à bruyère (callune *Calluna vulgaris*, bruyère cendrée *Erica cinerea*) riches en herbacées et en graminées (*Brachypodium sylvaticum*, *Festuca rubra*, *F. paniculata*, *F. ovina*, *Carex* sp., Baudière, 1970). De plus, les plateaux ont souvent été reboisés par des plantations de conifères (pin sylvestre *Pinus sylvestris*, pin noir *Pinus nigra*, épicéa *Picea abies*) aujourd'hui exploitées. La colonisation des landes à bruyère par les genêts (genêt purgatif *Cytisus oromediterraneus*, genêt à balai *Cytisus scoparius*) ou plus rarement la formation de landes à myrtilles (*Vaccinium myrtillus*) ou à fougères (*Pteridium aquilinum*), préfigurent une évolution vers un stade forestier (hêtraies ou forêts de conifères), aujourd'hui largement observée dans les versants et autour des plantations de résineux. C'est ainsi la moitié des habitats autrefois ouverts, i.e. prairies et pâtures présentes dans les années 1950, qui avait déjà disparu au milieu des années 1990 au profit de la forêt (Tronchot, 2008). Les fonds de vallées restent couverts par les vestiges d'anciennes châtaigneraies (*Castanea sativa*) en terrasses autrefois exploitées.

Afin de caractériser le couvert végétal et l'utilisation de l'habitat par les animaux, nous nous sommes appuyés sur des cartes réalisées par Tronchot (2008). A partir de cette carte (Figure 10), il a été possible d'extraire plusieurs variables de classes d'habitat (e.g. habitat ouvert/fermé, habitat refuge/alimentation), déterminées selon la question posée. Ces cartes sont expliquées dans le matériel et méthodes des différents chapitres de notre travail. Un modèle numérique de terrain est également disponible pour chacun des sites à 25 mètres, ainsi que des cartes concernant chaque structure linéaire (crête, lisière, route, chemin et fond de vallée ; BD CARTO© et BD FORET© de l'IGN).

Le massif abrite aussi d'autres espèces d'ongulés sauvages, comme le sanglier et le chevreuil, ainsi que la présence d'au moins un loup (*Canis lupus*) depuis 2014. Il semble que les mouflons aient détecté sa présence puisque des effets sur les taux de capture (Itty Christian, Pers. Comm.) ont été observés. Les chiens errants, les renards *Vulpes vulpex* et les quelques aigles royaux *Aquila chrysaetos* présents sur le massif peuvent occasionnellement être à l'origine de cas de prédation sur les jeunes individus et les individus malades.

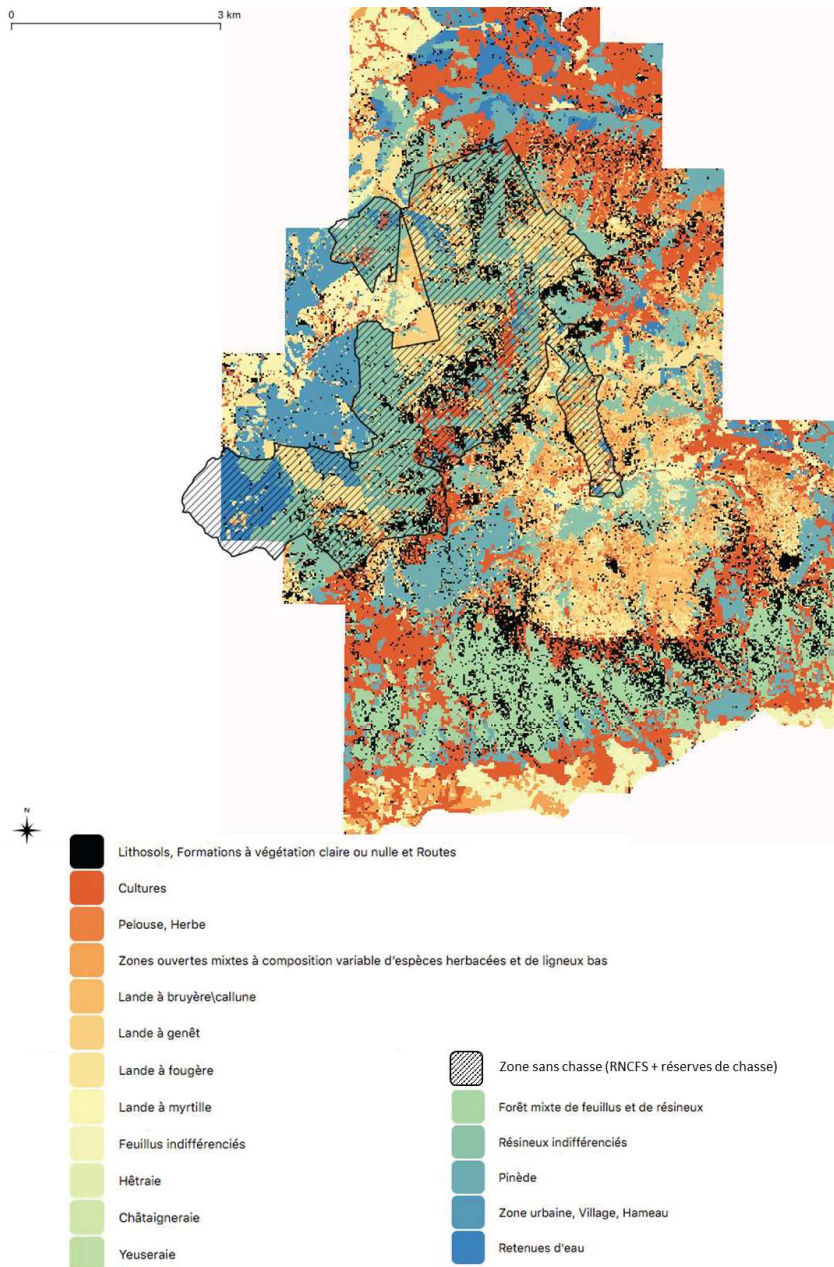


Figure 10 : Principaux types de végétation représentés sur le massif du Caroux-Espinouse (Hérault). Cette carte a été dérivée d'une image prise par le satellite SPOT en juillet 2005 (Tronchot 2008). La surface au contour noir correspond aux limites de la zone protégée. Elle couvre une large majorité de l'aire d'étude de la population de mouflons, centrée sur la Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage et le plateau du Caroux.

Le massif abrite donc la Réserve Nationale de la Chasse et de la Faune Sauvage. Les activités humaines sont strictement régulées au sein de la réserve : la chasse est interdite à l'intérieur mais pratiquée autour, et la randonnée est limitée à quelques sentiers (Marchand et al., 2014b).

2. Activités humaines

Le Chapitre 5 de cette thèse se concentre sur l'impact du dérangement humain sur le comportement de mouflons méditerranéens. Il a donc fallu quantifier le paysage de la peur, dont l'humain fait partie intégrante. Dans le chapitre 4, nous avons montré que les structures linéaires, et plus particulièrement les structures linéaires anthropiques, ont une importance sur l'établissement des domaines vitaux. Afin de comprendre quels sont les mécanismes sous-jacents, nous nous sommes intéressés à leur traversée par les animaux dans le Chapitre 5. Au sein du Caroux, nous pouvons bénéficier d'un design quasi-expérimental pour cette étude puisque les techniciens sont équipés de GPS pour chacune de leur sortie, et leurs activités se concentrent sur des chemins qui ne peuvent être empruntés que par eux. Nous avons ainsi l'opportunité de connaître spatialement et temporellement, et de manière exhaustive, l'utilisation de ces structures.

Dans la RNCFS, l'OFB se charge de la gestion et de l'amélioration des connaissances sur la faune sauvage, et l'ONF s'occupe de la gestion forestière. Les techniciens sont équipés de GPS Renkforce (GT-730FL-S RF-1121058) programmés pour enregistrer un emplacement toutes les secondes pour chacune de leurs sorties, permettant à la fois de quantifier la pression anthropique exercée sur les animaux, spatialement et temporellement. Ainsi, la présence de techniciens est quasi quotidienne au sein de la réserve. Cette présence est plus forte au cours des mois de mai et octobre (Figure 11) et nous observons deux pics dans la journée aux alentours de 6h et 19h, correspondant au pic d'activité des mouflons suivis dans ce site (Figure 11).

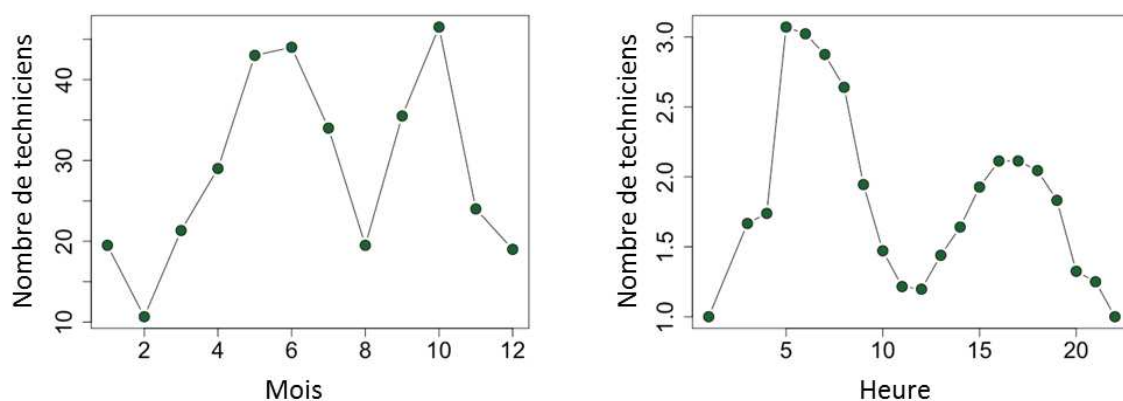


Figure 11 : Nombre de traces de techniciens présents sur le terrain cumulé par mois et par heure au sein de la RNCFS.

Les sorties effectuées sur le terrain pendant les observations et les captures sont réalisées sur divers circuits et points d'observation qui nécessitent des déplacements au sein de la réserve (Tableau 4), à la fois en voiture et à pieds. Sur les routes et pistes, la

vitesse moyenne des techniciens s'élève à 37km/h au sein de la réserve, et atteint 6km/h sur les chemins de randonnée.

Tableau 4 : Statistiques descriptives des trajectoires GPS des techniciens de la RNCFS, en véhicule et à pieds.

	Moyenne	Déviatoin standard
Pente moyenne journalière (°)	12.68	4.59
Dénivelé positif moyen journalier (m)	538.35	405
Distance moyenne journalière (m)	27 145.54	16 161.84
Durée moyenne journalière	3h50min	1h42min

Comme la plupart des déplacements correspond à des observations d'animaux marqués, les trajectoires sont corrélées à la présence de mouflons, et suivent donc des itinéraires préférentiels (Figure 12).

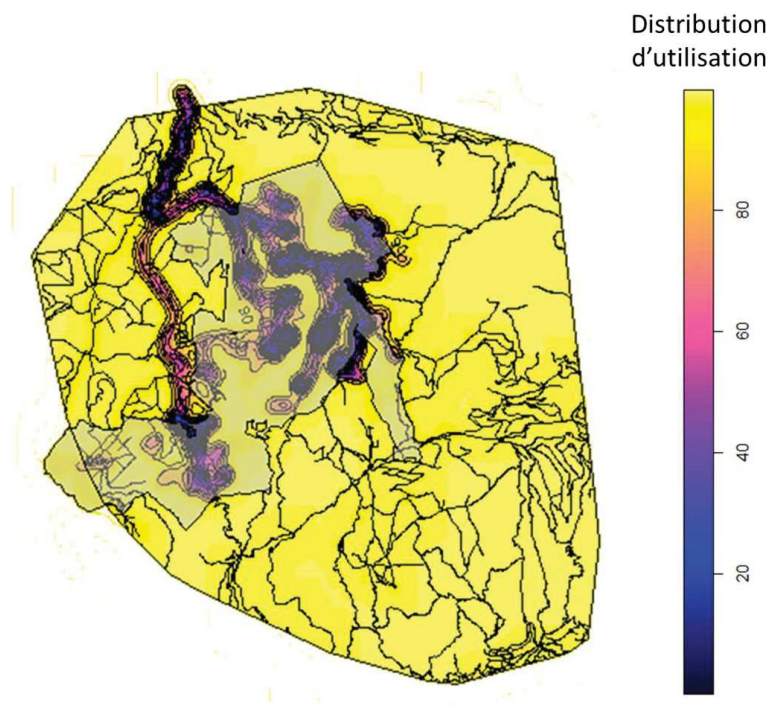


Figure 12 : Distribution d'utilisation des trajectoires des techniciens de la réserve du Caroux-Espinouse, i.e. la densité de probabilité donnant la fréquence relative d'occurrence d'un technicien dans un plan bidimensionnel (x, y). En grisé : les limites de la zone protégée, en noir : les structures linéaires anthropiques (routes, pistes et chemins).

En plus de la présence de techniciens, le massif du Caroux-Espinouse, malgré le fait qu'il soit faiblement peuplé avec moins de 4800 habitants et une densité moyenne de 39 habitants par km² (Marchand, 2013), présente une fréquentation touristique. De

nombreuses activités récréatives (randonnée, escalade, baignade, canyoning, VTT, pêche) sont possibles dans ce cadre naturel. On observe ainsi près de 200 000 visiteurs par an (Martinetto et al., 1998). Cependant, la fréquentation au sein de la RNCFS demeure très faible comparée à celle observée sur d'autres aires protégées à superficie égale. D'autre part, les activités cynégétiques et de cueillettes (champignons, châtaignes) amènent également des visiteurs pendant l'arrière-saison (Cugnasse et al., 1997).

La randonnée est ainsi autorisée mais limitée à quelques parcours balisés (Marchand et al., 2014b), leurs utilisations, et notamment celle sur le sentier de la Vallée du Valais, ont été suivies au sein de la RNCFS durant les années 2019-2020, à l'aide de pièges photographiques. Les photographies sont issues de 4 pièges photos de marque Reconyx HC 600 et BolyguardMG982. Ces pièges sont répartis à 3 emplacements (Figure 13). Chaque photographie est associée avec plusieurs métadonnées : la date, l'heure, la température locale, le numéro du groupe, le nombre d'individus dans le groupe. Sont définis comme appartenant à un même numéro de groupe les individus pratiquant la même activité, circulant dans le même sens et dans un laps de temps spécifique à chaque activité entre individus du groupe.

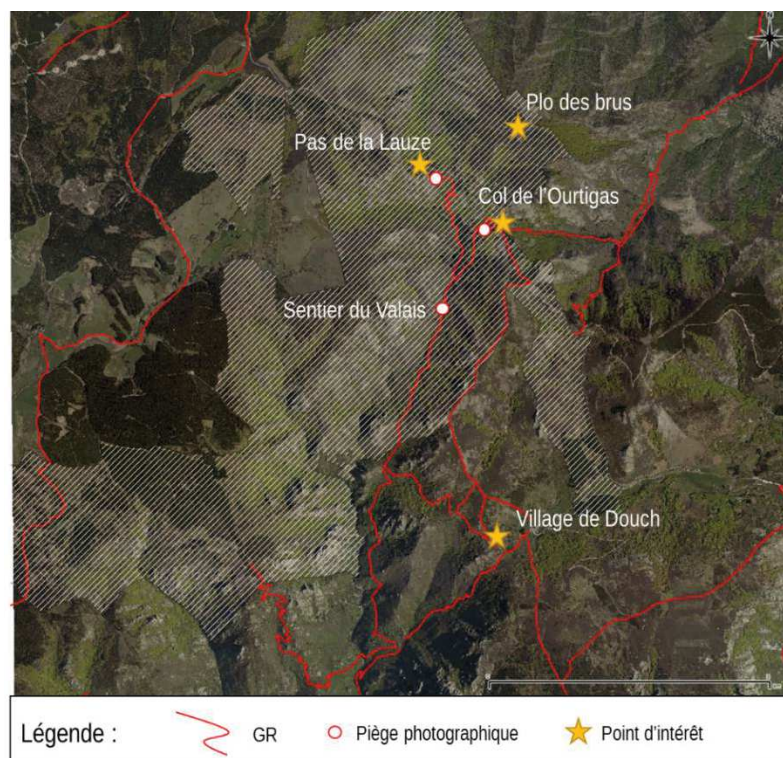


Figure 13 : Localisation des pièges photographiques sur les itinéraires de randonnée au sein de la RNCFS.

La grande majorité des groupes observés est constituée de moins de 5 personnes (Caillon, 2019). Le printemps et l'été sont les saisons où le nombre de groupes de randonneurs est le plus important au sein de la réserve. La fréquentation est maximale à midi et se termine aux alentours de 19-20 heures (Figure 14).

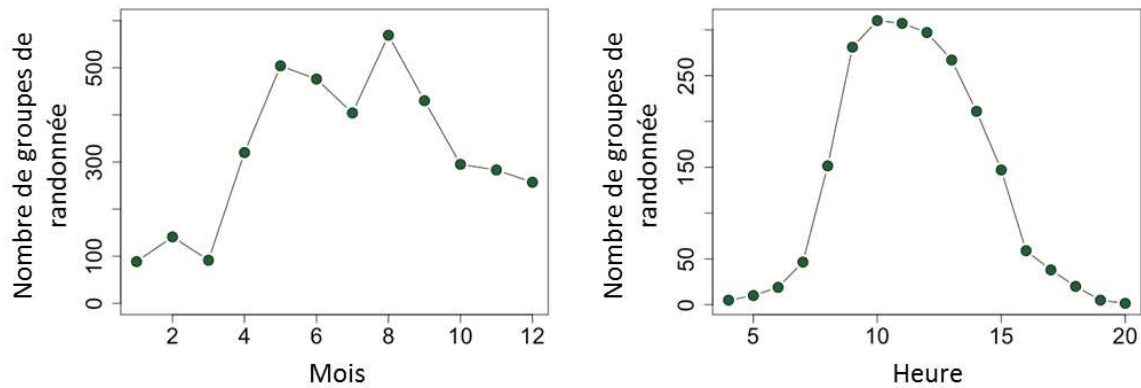
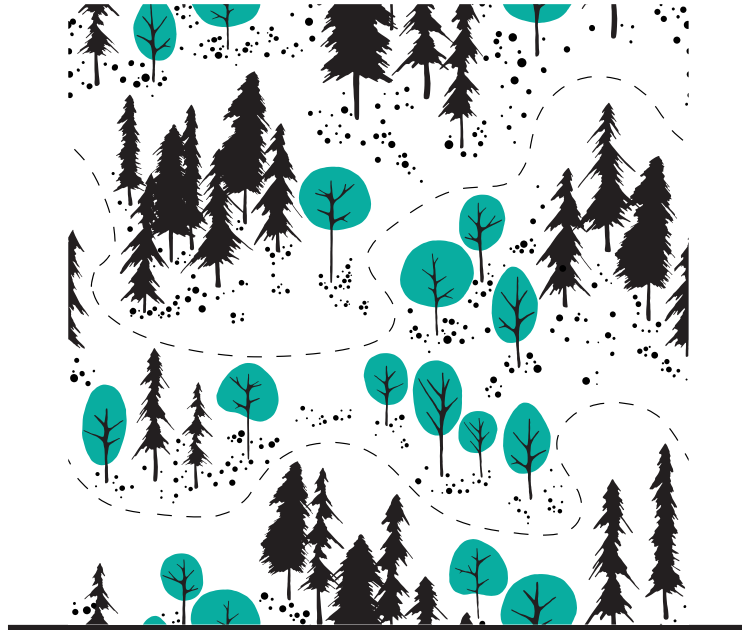


Figure 14 : Nombre de groupes de randonnée cumulé par mois et par heure présents au sein de la RNCFS.

La fréquentation touristique au sein de la réserve n'a donc pas lieu durant les mêmes mois que la fréquentation des techniciens, ni aux mêmes moments de la journée ou de l'année (Figure 11 & 14), ni au même endroit. En effet, les randonneurs ne peuvent emprunter que la route départementale qui traverse la réserve ainsi que les GR, tandis que les techniciens peuvent utiliser un réseau de pistes, chemins et sentiers auxquels eux seuls ont l'accès.

Les chapitres qui suivent contiennent leurs propres matériels et méthodes avec le détail du ou des sites étudiés, les métriques décrivant le comportement spatial et le risque de prédation anthropique, ainsi que les analyses statistiques précises permettant de répondre à la question posée pour l'étude.



CHAPITRE 3

*C'est terrible, parce que, au fond,
nous sommes programmés pour manger, dormir,
nous reproduire, conquérir et sécuriser notre territoire
et que les plus doués pour ça,
les plus animaux d'entre nous,
se font toujours avoir par les autres,
ceux qui parlent bien alors qu'ils seraient incapables de défendre leur jardin,
de ramener un lapin pour le dîner ou de procréer correctement.*

L'élégance du hérisson de Muriel Barbery

A systematic review of within-population variation in the size of home range across ungulates: what do we know after 50 years of telemetry studies?

Seigle-Ferrand J.^{1*}, Atmeh K.^{2*} †, Gaillard J.-M.², Ronget V.³, Morellet N.⁴, Garel M.⁵, Loison A.^{1f}, Yannic G.¹

Accepté dans *Frontiers in Ecology and Evolution*

¹Université Grenoble Alpes, Université Savoie Mont Blanc, CNRS, LECA, Grenoble, France

²Université de Lyon, Université Lyon 1, CNRS, Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive UMR 5558, F-69622 Villeurbanne, France

³Unité Eco-anthropologie (EA), Muséum National d'Histoire Naturelle, CNRS, Université Paris Diderot, F-75016 Paris, France.

⁴CEFS, Université de Toulouse, INRAE, Castanet-Tolosan, France

⁵Office Français de la Biodiversité, Unité Ongulés Sauvages, 5 allée de Bethléem, Z.I. Mayencin, 38610 Gières, France

† Shared first co-authorship (the first co-authorship was randomly assigned)

f Shared last co-authorship (the last co-authorship was randomly assigned)

*Correspondence:

Corresponding authors: juliette.seigle-ferrand@wanadoo.fr and kamal.atmeh@hotmail.com

ABSTRACT

Studying the factors determining the sizes of home range, based on body mass, feeding style, and sociality level, is a long-standing goal at the intersection of ecology and evolution. Yet, how species-specific life history traits interact with different components of the landscape to shape differences in individual home ranges at the within-population level has received much less attention. Here, we review the empirical literature on ungulates to map our knowledge of the relative roles of the key environmental drivers (resource availability, landscape heterogeneity, lethal and non-lethal risks) of the size of individual home ranges within a population, and assess whether species' characteristics (body mass, diet and social structure), account for observed variation in the responses of the size of individual home ranges to local environmental drivers. Estimating the size of home ranges and measuring environmental variables raise a number of methodological issues, which complicate the comparison of empirical studies. Still, from an ecological point of view, we showed that (1) a majority of papers (75%) supported the habitat productivity hypothesis, (2) the support for the influence of landscape heterogeneity was less pervasive across studies, (3) the response of cattle-type to variation in food availability was stronger than the response of moose-type, and (4) species-specific body mass or sociality level had no detectable effect on the level of support to the biological hypotheses. To our surprise, our systematic review revealed a dearth of studies focusing on the ecological drivers of the variation in the size of individual home ranges (only about 1% of articles that dealt with home ranges), especially in the later decade where more focus has been devoted to movement. We encourage researchers to continue providing such results with sufficient sample sizes and robust methodologies, as we still need to fully understand the link between environmental drivers and individual space use while accounting for life-history constraints.

Keywords: ungulates; complementary resource; landscape structure; life history trait; diet; body mass; landscape heterogeneity; habitat

INTRODUCTION

How the size of a home range responds to environmental changes has been the focus of many empirical studies across taxa (“home range”, singular or plural, returns 12,389 hits as a Topic on Web of Science Core Collection by 24/11/2020) including many studies on ungulates. Finding the drivers explaining the variation in the sizes of home ranges within a given species across different habitats would indeed allow understanding higher-level processes such as population range expansion and restriction in the context of global changes. The size of an individual’s home range (*sensu* Burt, 1943; i.e. “area traversed by the individual in its normal activities of food gathering, mating, and caring for young”) should adjust to the different components of the environment, as a result of the movements and habitat selection by this individual (Van Moorter et al., 2016). The relationship between the size of a home range and food resources, which corresponds to the habitat productivity hypothesis proposed by Harestad and Bunnell (1979), is expressed as:

$$H=R/P \text{ (1)}$$

with H the size of the home range, R the overall energy requirements of an individual of a given mass (in kilocalories [kcal] per day) and P the rate of usable energy (kcal per day per unit area). Nonetheless, this formulation does not account explicitly for resources other than food (e.g. water, shelter), for avoidance of risk of death, or for social interactions. As habitats are heterogeneous (e.g. Wiens et al., 1985), the size of a home range should also depend on the spatial distribution of the amount and quality of resources (Mitchell and Powell, 2004). This was explicitly mentioned by Harestad and Bunnell (1979) but simply as an allometric constraint of large animals forced indirectly to include non-resource habitats within their home range because of the need to forage over large areas to satisfy all energy requirements. With highly dispersed resources, interstitial patches connecting food plots occur in the habitat matrix. This leads to increased exploitation costs for individuals, hence to a need for larger home ranges (Péron, 2019). While a home range with highly dispersed food patches can still be perceived by an individual as being of high quality (Mitchell and Powell, 2008), the expected relationship between classic estimates of the size of a home range (Laver and Kelly, 2008) and resources within the home range would appear negative. Furthermore, not only food resource distribution matters. Animals also face lethal risks (hunting, predation, and vehicle collision) and non-lethal disturbances perceived as risks (human presence in nature for other reasons than hunting; Ciuti et al., 2012; Berger-Tal and Saltz, 2019) that vary in space and time. These lethal and non-lethal risks generate the so-called “landscape of fear” (Laundré et al., 2001), which can lead to changes in the sizes of home ranges through, for instance, the need to include more refuge areas (Taylor, 1988; Powell et al., 1997). Lastly, when habitats ensuring different functions (Dunning et al., 1992; Camp et al., 2013) are far from each other, home ranges should increase to include all these habitats. Therefore, the

habitat productivity hypothesis (Harestad and Bunnell, 1979) only based on food resources for a given mass appears to be too restricted. Within a population, the relationship between the sizes of home ranges and environmental variables should indeed result from the interplay of individual responses to all types of resources and risks, and to landscape heterogeneity. Exploring the complexity of these responses has been the goal of modeling and simulation endeavors (Moorcroft et al., 1999; Mitchell and Powell, 2004; Börger et al., 2008; Buchmann et al., 2013), paralleling the upsurge of empirical studies. After 5 decades of technological improvements (Wilson et al., 2008; Kays et al., 2015), it is therefore timely to evaluate whether empirical knowledge acquired on a panel of diverse species and environments support hypotheses about the ecological drivers of the size of an individual's home range.

For a given ecological context, the sizes of home ranges should differ among individuals of different species in relation to body mass and life history tactics (Ofstad et al., 2016). Hence, the overall responses of the sizes of home ranges to changes in environmental features across individuals within a population are framed within these species-specific constraints. The main constraints should result from body mass, which determines energy requirements (see e.g. Robinson et al., 1983) and the potential distance covered during a unit of time (at least within a taxonomic group), and to life style, which determines resource acquisition (Dobson, 2007). As metabolic rates are hypo-allometrically scaled with body mass, large individuals need less food per mass unit than small ones, so that R in equation (1) scales with an allometric exponent of ca 0.75 (Brody, 1945), and are also less selective in terms of food quality than small ones (Demment and Van Soest, 1985). In addition, as habitat features are independent of species size, the available energy per area does not change with body mass (Jetz et al., 2004) but the rate of acquisition does, which leads P in equation (1) to have the dimension of frequency (with an allometric exponent close to -0.25, e.g. Robinson et al., 1983). This difference in allometric exponents leads the size of a home range for a given resource requirement to decrease much faster with increasing resource availability in large than in small individuals, and thereby to expect the decrease of the size of an individual's home range with increasing P to be weaker in small than in large species.

Among lifestyle traits that determine resource acquisition, diet is of prime importance (Searle and Shipley, 2008) and strongly influences the sizes of home ranges across mammals (Harestad and Bunnell, 1979; Tucker et al., 2014). Ungulates are mostly herbivores with a generalist diet, but they differ in their morpho-physiological characteristics, which cascades into how flexible their diet can be. Codron and Clauss (2010) distinguished species with a “moose-like” rumen, which have a suit of morpho-physiological features that restrict them to feed on browse material, and species with a “cattle-like” rumen, which allow them to have a more flexible diet. Individuals of species with moose-type rumen should therefore be more sensitive to variation in resource availability than individuals with cattle-type rumen, which have a wider diet niche (Codron and Clauss, 2010). In addition, as browse material represents more sparsely distributed resources (Jarman, 1974;

Gordon, 2003), the sizes of home ranges of individuals with moose-type rumen, which are browsers, should be most sensitive to changes in landscape heterogeneity.

Studies performed across species have long pointed out that the sizes of home ranges should also vary with home range overlap among individuals (Jetz et al., 2004; Péron, 2019), and then according to the average group size typical of a species (Damuth, 1981; McLoughlin et al., 2000). Hence, the size of an individual's home range for a given resource availability should be larger in group-living individuals than in solitary individuals. In populations with diverse group sizes (a common feature of group-living ungulates, Prox and Farine, 2020), the variation in the number of individuals sharing home ranges should weaken the influence of resource availability on the sizes of home ranges.

One last aspect to consider for identifying the relative roles of resources, landscape heterogeneity and lethal and non-lethal risk on the sizes of home ranges is the seasonality of the resources, as ungulate populations face a succession of productive and non-productive seasons. The signature of food resources on the sizes of home ranges should therefore be stronger in the limiting than in the productive season (Volampeno et al., 2011), even though this effect could be dampened in some species by the ability of individuals to acquire fat reserves during the productive season, allowing them to cope with a limited access to resources during the lean season (Mautz, 1978; Stephenson et al., 2020).

Based on a systematic literature review of the variation in the sizes of individual home ranges at the within-population level in ungulates, we aimed at assessing (1) the empirical support for an impact of the different ecological drivers (resource availability, landscape heterogeneity and lethal or non-lethal risk) on the size of an individual's home range, and (2) whether the level of support found in the different publications depended on the lifestyle traits (body mass, diet and social structure) of the species studied. Ungulates occupy all biomes, are central in terrestrial trophic networks (Montgomery et al., 2019), display a large range of both body mass and ecological traits (Fritz and Loison, 2003), and have been the focus of studies on the sizes of home ranges at the individual, population, and species levels since the 1970s (e.g. McNab, 1963; Estes, 1974; Jarman, 1974; Dunn and Gipson, 1977; Owen-Smith, 1977). Thus, ungulate home ranges have been studied by direct observation for decades and by the use of telemetry from the early days of its development for wildlife (e.g. Dunn and Gipson, 1977). Collars with VHF and now GPS and biologgers (Kays et al., 2015) have been deployed on an ever growing number of species, providing a rich literature on the sizes of home ranges (for interspecific overviews, see e.g. Mysterud et al., 2001; Ofstad et al., 2016). Yet, to map the determinants of the sizes of home ranges among individuals across species, methodological questions arise about how the sizes of home ranges are estimated from location data, and how environmental variables are measured (Nilsen et al., 2005). These are not trivial issues as attested by the substantial literature focusing on the meaning and definition of a home range (Kie et al., 2010; Fieberg and Börger, 2012; Powell and Mitchell, 2012; Péron, 2019), as well as on statistical methods to estimate

not only the sizes of home ranges (Börger et al., 2006a; Kie et al., 2010; Noonan et al., 2019; Péron, 2019), but also resource availability (from the field, Flombaum and Sala, 2007; Redjadj et al., 2012; or remotely, Pettorelli et al., 2005, 2006; Garroutte et al., 2016; and more specifically the edible portion of the biomass, Duparc et al., 2020), and landscape heterogeneity (Sundell-Turner and Rodewald, 2008).

In the midst of these ecological and methodological challenges, we reviewed the empirical support for the impact of three main ecological drivers (resources, landscape heterogeneity and risks), on the variation in the sizes of individual home ranges, accounting for article-specific confounding methodological variables (sample size, positioning system, number of locations, number of metrics considered, home range estimator). Comparing the results across all articles, we then tested whether the effect of resources on the sizes of home ranges was supported more pervasively during the productive than during the non-productive season. Furthermore, we checked whether lifestyle traits such as body mass, group size and diet explained the level of support to the ecological hypotheses found in published articles (Figure 1). After mapping the state of our knowledge after 5 decades of upsurge in the number of studies on the sizes of home ranges in ungulates, and in times when new technologies revolutionize the fine-scale monitoring of animal movement and behavior (Wilson et al. 2008, Kays et al. 2015), we identify the remaining challenges and raise guidelines for future studies.

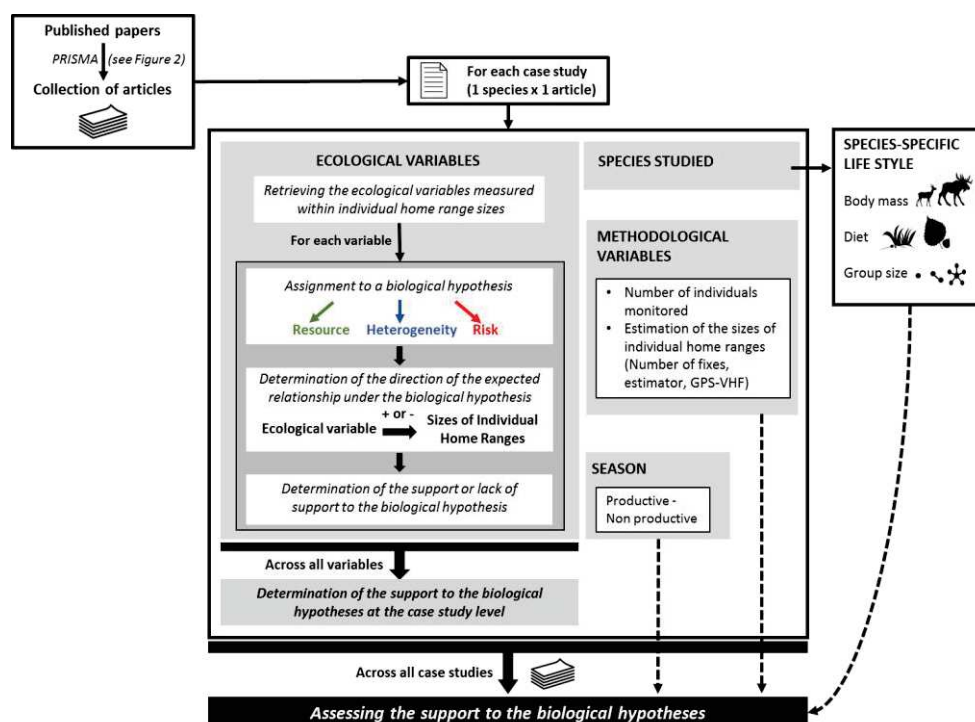


Figure 1: Schematic summary of the applied methodological framework. The aim of this systematic review is to assess the support of the empirical literature about (1) the Ecological drivers of the size of individual home range (Resource, Landscape heterogeneity and Risk); (2)

how species specific lifestyle traits (Body mass, Group Size and Diet) and (3) seasonal resource variation (Productive vs non-productive season) impact the level of support to the biological hypothesis, while taking into account methodological variables. Each article was assessed to determine whether the relationship between the size of individual home range and the ecological metric support hypotheses about the ecological drivers. The results in the article were considered supporting the hypothesis concerning ecological drivers if at least one metric was retained. The probability to support a hypothesis was evaluated using the collected data across all case studies from the review.

MATERIALS AND METHODS

1. Literature survey

We conducted the literature survey using the Web of Science Core Collection, and then applied the PRISMA procedure (Liberati et al., 2009, Figure 2) to select a collection of comparable papers (Figure 1). We used the following keywords ("home range" OR "range use" OR "spatial distribution" OR "space use" OR "spatial variation" OR "area use" OR "habitat use" OR "ranging behavior*") AND ("ungulate*" OR "herbivore*" OR "mammal*" OR "deer" OR "chamois" OR "ibex" OR "mouflon" OR "bison" OR "capreolus") and obtained a total of 7454 articles (Figure 2). We deliberately added a few names of species as keywords to incorporate older studies, which usually used the name of species in titles or keywords instead of broader taxonomic (e.g. ungulates) or ecological (e.g. herbivores) terms. We restricted the results of our search to the topics Ecology, Zoology, Environmental and Behavioral sciences. The survey included articles published up to October 2019. Our selection followed 3 steps (Figure 2). We first retained for further consideration only articles for which data on the sizes of home ranges were provided for ungulates and at the population level. We restricted our review to herbivorous ungulates, hence removing articles on the wild boar (*Sus scrofa*), an omnivorous species, but included articles on elephant (*Loxodonta africana*), which is an herbivorous subungulate. This led us to keep 216 articles out of the 7454. Second, we retained only articles providing a continuous relationship between the sizes of individual home ranges and an independent ecological metric measured at the individual home range level. This led us to remove 165 and retain 53 articles. Two of the discarded articles (Börger et al., 2006b on roe deer, *Capreolus capreolus*, and Brook, 2010 on elk, *Cervus canadensis*) provided the sizes of home ranges for individuals assigned a priori to habitat categories defined by their dominant vegetation type, which were synthetic proxies of differences in all ecological drivers (resource, landscape heterogeneity, risk). We could therefore not derive results concerning the relationship between the size of an individual's home range and an ecological metric of resource, landscape heterogeneity or risk from these articles that would compare with the other retained articles. Third, we considered only articles that provided the sizes of seasonal home ranges to test the hypothesis that the expected effect of resources on the sizes of individual home ranges should get more support during the non-productive

than during the productive season. Although we recognize that there are several meanings and definitions of home range in the literature (see introduction), here we have had to accept by default the definition adopted by the authors in each of the selected studies.

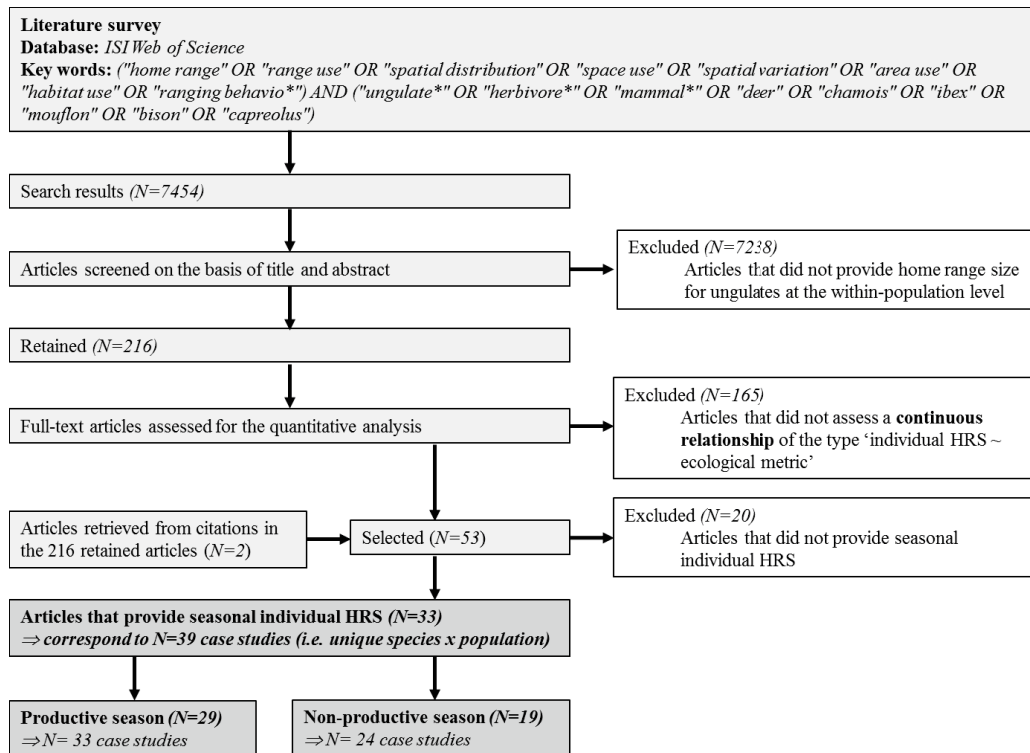


Figure 2: PRISMA flow diagram, according to the PRISMA statement by Liberati et al. (2009) and recommended by Nakagawa and Poulin (2012).

2. Literature analysis and retrieval of article and species metadata

For each retained article, we started by recording the basic information required to identify each article (i.e. title, first author, year of publication, journal), the species studied and study sites. When an article considered several species or several study sites, we split it accordingly, as our unit of interest for retrieving the environmental-to-home range relationship was the species-specific population. Then, we called a “case-study” each unique species-population, which became our unit of study. We retrieved data related to animal sampling (sample size, age and sex), duration and period of monitoring (e.g. all year round, during which season) (Table 2). We also recorded information about the location data: type of collars used (VHF or GPS) and number of fixes used per animal to estimate the size of its home range. Then, we classified each paper according to the method used to estimate the sizes of home ranges (Minimum Convex Polygon “MCP”, Kernel Density Estimation “KDE”, Local Convex Hull “LoCoH”, Harmonic Mean “HM” and Brownian Bridge “BB”), thereafter regrouped into three classes: MCP, KDE vs other methods for further analysis. We also classified papers according to time frame (i.e. day, week, month, season, or year), and spatial

scale in terms of isopleths (e.g. 50% or 90% of utilization distribution). We discarded estimates at a time frame lower than one month, because the ecological meaning of very short-term home ranges is debatable (Péron, 2019) and at annual time frame because we were interested to test the impact of seasonal variation in resources on the support of ecological drivers. It is worth noting that the few articles estimating the sizes of home ranges at the day or week levels also provided estimates at a longer time frame, so we did not discard any case study for this reason. We did not retain sizes of home ranges estimated with less than 70% of locations.

As a second step, we listed all the ecological variables studied in a case study. For each of these variables, we retrieved the unit of measurement, the spatial scale at which it was estimated (e.g. at the home range scale or in a buffer around the home range), and whether it was log-transformed before being included in the analyses. Indeed, the relationship between the sizes of home ranges and productivity becomes linear only when both of them are log-transformed (equation (1)). We faced a huge diversity of metrics (Supplementary Table S1), which we classified as measures of resource, landscape heterogeneity or risk (Figure 1, and Supplementary Table S1). We then counted the number of metrics for a given category of variables (resources, landscape heterogeneity, risk) and a given season (productive and non-productive season) studied per case study. We did not consider the following metrics: index of snow severity (Ramanzin et al., 2007), snow cover (Grignolio et al., 2003), snow depth (van Beest et al., 2011; Scillitani et al., 2012), elevation (Hansen et al., 2009a; Bevanda et al., 2015) and slope (Anderson et al., 2005), since these factors were only relevant to some specific environments (e.g., mountainous and arctic regions). Based on the species ecology and information given in each article, we associated each metric to the expected slope direction of its relationship with the sizes of home ranges: increase, i.e. positive effect size, or decrease, i.e. negative effect size. For example, to be in line with the resource hypothesis, we expected a negative relationship between the sizes of individual home ranges and resource metrics reflecting good quality forage (e.g. grass nitrogen content, Brashares and Arcese, 2002), but a negative relationship when resource metrics were related to poor quality forage (e.g. fiber content, Brashares and Arcese, 2002).

As a third step, we retrieved species-specific traits from the literature, such as adult body mass for both sexes, type of physio-digestive system (moose-type versus cattle-type), sociality level and phylogenetic information (see Table 1). We did not use phylogenetic information in our models due to the low number of species (15 species) finally retrieved in our sample (see Result section). For ranking species on the generalist-specialist gradient, we used the type of physio-digestive system (moose-type versus cattle-type), as proposed by Codron and Clauss (2010). For the social structure, we classified species as living in small groups (solitary to small groups up to 5 individuals) and in large groups (6 or more), following the classification proposed by Prox and Farine (2020).

Table 1: Characteristics of the species included in the 33 selected papers (productive and non-productive seasons). Species are ranked by Latin name. See Supplementary Table S8 for references.

Species	Latin name	♂ BM	♀ BM	Group size	Habitat	Diet
Moose	<i>Alces Alces</i>	440	320	4	Boreal and mixed forest	Moose-type
Axis deer	<i>Axis axis</i>	80	55	25	Grassland forest	Cattle-type
European bison	<i>Bison bonasus</i>	710	420	20	Mixed forests	Cattle-type
Ibex	<i>Capra ibex</i>	95	45	11	Alpine grassland	Cattle-type
Iberian ibex	<i>Capra pyrenaica</i>	70	35	7	Shrubland areas	Cattle-type
Roe deer	<i>Capreolus capreolus</i>	28	26	2	Mixed	Moose-type
Elk	<i>Cervus canadensis</i>	312	238	4	Grassland	Cattle-type
Red deer	<i>Cervus elaphus</i>	163	107	6	Mixed	Cattle-type
Zebra*	<i>Equus burchelli</i>	280	190	10	Grassland-savannah	Cattle-type
African bush elephant*	<i>Loxodonta africana</i>	8000	3700	12	Dry wood/shrublands	Moose-type
Mule deer	<i>Odocoileus hemionus</i>	80	50	3	Mixed	Moose-type
White-tailed deer	<i>Odocoileus virginianus</i>	72	48	3	Mixed	Moose-type
Oribi	<i>Ourebia ourebi</i>	14	13	2	Mixed	Cattle-type
Svalbard reindeer	<i>Rangifer tarandus</i>	136	88	6	Open taiga	Cattle-type
African buffalo	<i>Syncerus caffer</i>	700	500	30	Savannas	Cattle-type

Species are ranked by Latin name. See Supplementary Table 8 for references. *These two species are not ruminants, and therefore should not be classified following the “moose-type” and “cattle-type” typology of Codron and Clauss (2010). Nevertheless, the respective diets of these species, mixed-feeder for elephant and grazer for zebra, correspond to the use of resources of moose-type and cattle-type species, respectively, while with strong physiological differences (McNaughton Georgiadis and Georgiadis, 1986).

3. Extraction of results

In the retained articles, independent variables were considered as influencing the sizes of home ranges either based on an information theory approach (usually comparing models with an information criterion, such as Akaike Information Criterion, AIC) or by inferential procedures based on statistical tests and p-values. Retrieving standardized effect sizes required for a meta-analysis was not possible because independent variables were mostly included in multivariable models, were not systematically scaled or log-transformed, and statistics needed to calculate effect sizes were not all (or not at all) provided in the article (especially for variables found to have no statistically significant effect or that were not included in the best models). Consequently, we summarized the results in a categorical way instead of reporting the estimated values of effect sizes (i.e. slopes and standard errors). For each metric (Figure 1), we recorded, whether the analyses reported in the article supported our biological hypotheses regarding resources, landscape heterogeneity or risk, i.e. whether the relationship between the sizes of home ranges and the ecological variable was in the same direction as expected, in the opposite direction, or not retained. For independent variables without detectable effect or not included in the selected model, we sought whether the slope was nevertheless in the expected direction, or opposite to the expected direction, when given. Therefore, we ended up with variables assigned to 5 different result categories: “as expected and detected or retained in the best models”; “as expected and not detected or not retained in the best model”; “opposite and detected or retained in the best model”; “opposite and not detected or not retained in the best model”; or “direction unknown and

not detected or not retained in the best model". The distribution of the 5 different categories of results according to the ecological driver studied (resource, landscape heterogeneity and risk) and the season (productive or non-productive season) is provided in Supplementary Figure S1. For the rest of our analyses, we classified the result of each metric as being supporting, or not supporting, the biological hypothesis it was assigned to (Figure 1). Importantly, we considered that a biological hypothesis was supported in a case study if at least one of its metrics was supporting the given biological hypothesis, independently of the number of metrics tested. We are aware that a statistical hypothesis can only be rejected or not rejected, but for greater clarity throughout the manuscript, we use the terms "supporting" the biological and ecological hypotheses tested for "rejecting" the null statistical hypothesis, and "not supporting" the biological and ecological hypothesis tested for "not rejecting" the null statistical hypothesis.

4. Descriptive and statistical analysis

We performed an in-depth analysis of the probability for a study to support each of the biological hypotheses. Using generalized linear models (GLMs), we first tested whether methodological covariables influenced the probability of support to a given biological hypothesis, considered as a binomial response variable (Figure 1). The methodological variables tested were sample size (for a given expected effect size, large sample size should positively influence the likelihood to detect a relationship), the number of variables studied (the larger the number of variables considered, the more likely one would be retained), and all technical aspects expected to increase the accuracy of estimates of the sizes of individual home ranges (number of relocations; positioning system, VHF vs. GPS; statistical method used to estimate the sizes of home ranges). We then assessed if the level of support for a biological hypothesis differed for resource, landscape heterogeneity or risk, and whether it was more important for resources during the non-productive season than during the productive season. Note that due to the few case studies focusing on risk (and none on risk only), we did not include this category in models, hence we were not able to assess the level of empirical support to our hypothesis that individual exposure to risk should affect the sizes of individual home ranges. We included a two-way interaction between the ecological driver (resource and landscape heterogeneity) and the number of metrics tested, as this number was generally higher for landscape heterogeneity. We compared models accounting for methodological variables using the Akaike Information Criterion and selected the model with the lowest AIC value.

Then, we assessed whether the lifestyle variables (Figure 1) could influence the level of support to each ecological driver: body mass (expecting an increased support with increasing body mass), diet (expecting a stronger support for species with moose-type digestive features) and social structure (expecting a reduced support in large group-living species).

We fitted GLMs with a binomial distributed error structure and a logit link function, using the “glm” function implemented in the package “stats” of R 3.3.3 (R Development Core Team, 2017). We ranked candidate models using the Akaike Information Criterion for small sample sizes (AICc) as implemented in the R package “AICcmodavg” (Mazerolle, 2017) and calculated ΔAICc and AICc weights. Models with $\Delta\text{AICc} \leq 2$ were considered equivalent (Burnham and Anderson, 2002), and when models had a $\Delta\text{AICc} \leq 2$, we kept the most parsimonious one. Results are depicted using the “sjPlot” (Lüdecke, 2019) and “visreg” (Breheny and Burchett, 2017) R-packages.

RESULTS

1. Studies and species

We retained 33 articles, published in 26 different scientific journals that met our two first criteria of selection (Figure 2), covering both the productive (29 articles) and non-productive (19 articles) seasons. Most studies were published during the early 2000-2010, with a noticeable decrease post-2013 (Figure 3A). Fifteen species were studied during at least one of the productive and non-productive seasons (Figure 3B). These species belong mostly to the order Artiodactyla, and are essentially members of the families Bovidae (5 species) and Cervidae (8 species) - the remaining two species belong to the Equidae (*Equus burchelli*) and Elephantidae (*Loxodonta africana*) (Figure 3B-C). Among these species, some have been studied more than others, as 19 of the 33 articles (57%) focused on only 3 species: roe deer *Capreolus capreolus* (8 articles), white-tailed deer *Odocoileus virginianus* (7 articles) and moose *Alces alces* (4 articles). Individuals from different species were contrasted in terms of body mass, group size, habitat and percentage of grass in the diet (mean=45.9±29.5): 6 species were classified as having individuals forming low group sizes and 9 as having individuals highly social (Table 1).

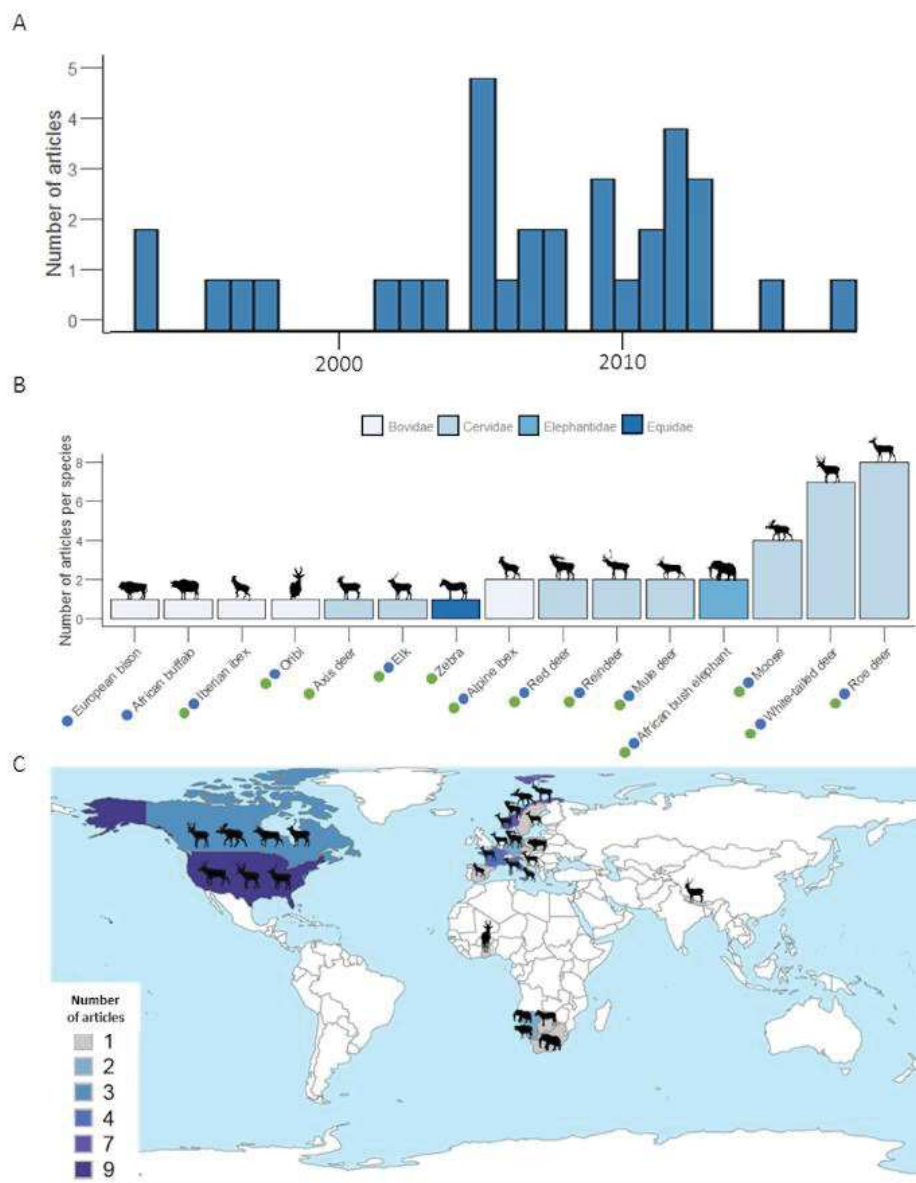


Figure 3: (A) Number of articles published each year. (B) Number of articles per species. Dots depict species for which we were able to retrieve information on seasonal relationships between the size of home range and biomass of vegetation during the productive (green dots) and non-productive (blue dots) periods and retained in the final comparative analysis (see PRISMA; Figure 2). (C) Map of the countries where studies took place. Numbers of publications per country are indicated by different colors.

Almost all studies have been conducted in North America (n=10) and Europe (n=17), with only 5 studies located in Southern Africa (Figure 3D). We retrieved only one study conducted in Asia (axis deer *Axis axis* in Nepal, Moe and Wegge (1997)). Among the 33 retained articles, 3 included several populations of the same species (Anderson et al., 2005; Daleszczyk et al., 2007; de Beer and van Aarde, 2008) and one article studied two species (Bevanda et al., 2015). Overall, this led to 39 independent case studies (Table 2).

Table 2: Information about the 33 selected papers (productive and non-productive seasons). The column “comment” indicates the study of several populations. The last three columns indicate the category of variables tested in each paper (resource, landscape heterogeneity and risk; see Figure 1).

Author	Year	Study duration (year)	Comment	n	Species	Sex	Resource	Risk	Landscape heterogeneity
Anderson et al.	2005	4	Population	10	elk	female	×		
Anderson et al.	2005	4	Population	32	elk	female	×		
Anderson et al.	2005	4	Population	57	elk	female	×		
Bartlam-Brooks et al.	2013	1		14	zebra	female	×		×
Bender et al.	2007	2		40	mule deer	female	×		
Bevanda et al.	2015	8	Species	32	red deer	combined	×		
Bevanda et al.	2015	6	Species	40	roe deer	combined	×		×
Bjørneraas et al.	2012	2	Sex	108	moose	female	×		
Bjørneraas et al.	2012	2	Sex	108	moose	male	×		
Brashares and Arcese	2002	0,5		161	oribi	female	×		
Hansen et al.	2009	2		29	reindeer	female	×		
Hansen et al.	2009	2		26	svalbard reindeer	female	×		

Daleszczyk et al.	2007	11	Population	9	european bison	combined	×		
Daleszczyk et al.	2007	11	Population	25	european bison	combined	×		
de Beer and Aarde	2008	2	Population	6	african bush elephant	female		×	×
de Beer and Aarde	2008	2	Population	4	african bush elephant	female		×	×
de Beer and Aarde	2008	2	Population	4	african bush elephant	female			×
Dussault et al.	2005	2		8	moose	combined	×		
Grainger et al.	2005	21	Sex	7	african bush elephant	male	×		×
Grainger et al.	2005	21	Sex	8	african bush elephant	female	×		×
Grignolio et al.	2003	2		14	alpine ibex	male	×		
Kilpatrick et al.	2011	2		56	white-tailed deer	female	×	×	×
Lamberti et al.	2006	1	Sex	4	roe deer	female	×		
Lamberti et al.	2006	1	Sex	9	roe deer	combined	×		

Lamberti et al.	2006	1	Sex	5	roe deer	male	×		
Laurian et al.	2008	3		47	moose	combined	×		
Leach and Edge	1994	2		13	white-tailed deer	female	×		
Massé and Côté	2012	5	Season	19	white-tailed deer	female	×		×
Massé and Côté	2012	5	Season	13	white-tailed deer	female	×		×
Moe and Wegge	1994	2		10	axis deer	female	×		
Morellet et al.	2013	1.5-8		190	roe deer	female	×		
Naidoo et al.	2012	3		31	african buffalo	combined	×	×	
Nicholson et al.	1997	3		43	mule deer	combined	×	×	
Quinn et al.	2013	2	Season/sex	32	white-tailed deer	female			×
Quinn et al.	2013	2	Season/sex	15	white-tailed deer	male			×
Quinn et al.	2013	2	Season/sex	33	white-tailed deer	female			×
Quinn et al.	2013	2	Season/sex	17	white-tailed deer	male			×
Rivrud et al.	2010	3		47	red deer	female	×		

Saïd and Servanty	2005	2	24	roe deer	female				x
Saïd et al.	2005	2	37	roe deer	female	x			
Scillitani et al.	2012	6	28	alpine ibex	male	x			
Tufto et al.	1996	5	35	roe deer	female	x			
van Beest et al.	2011	2	24	moose	female	x			
Vercauteren and Hygnstrom	1998	3	30	white-tailed deer	female	x			
Viana et al.	2018	3	18	iberian ibex	combined	x			
Walter et al.	2009	7	257	white-tailed deer	female	x	x		x
Widmer et al.	2004	2	6	roe deer	female	x			

2. Telemetry and estimators of the size of home ranges

Animal locations were obtained either by GPS or VHF positioning system. Before 2000, all studies used VHF collars (Figure 4A). GPS collars came into use in 2000 and dominated until after 2010 (Figure 4A). Before 2000 (5 case studies), MCP dominated, and two methods (KDE and Harmonic Mean method as the only “other methods”) were used equivalently. During the 2000-2010 (23 case studies), KDE took over MCP, with 63% of articles using KDE. Since 2010 (11 case studies), methods used have diversified, leading to a decrease in the occurrence of MCP and KDE. The increased use of other methods in the later years corresponded to the development of alternative home range estimators such as LoCoH or brownian bridge methods. Twenty-five case studies (65%) were based on less than 20 marked animals, while only 6 case studies (15%) had sample sizes above 50 (Figure 4C). The number of relocations used to estimate the sizes of home ranges also revealed a strong variability among the 39 case studies (Figure 4D). On average, about 852 locations per month

were used to compute the sizes of home ranges, but with a wide range, with minimum and maximum numbers of locations being 6 and 5,040 locations, respectively.

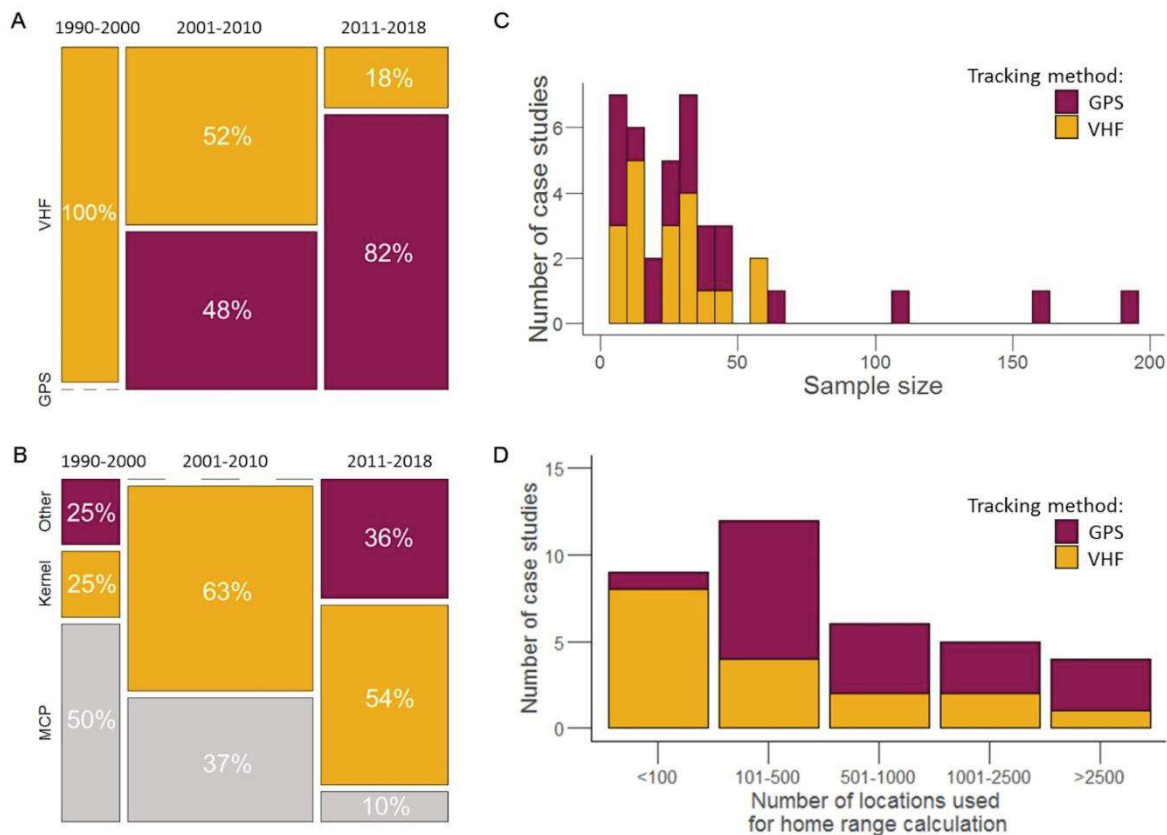


Figure 4: (A) Evolution of tracking methods used in the 33 selected articles (GPS, VHF) according to a 10-year time period. The width of the bars corresponds to the percentage of articles by time-period. The percentages given in the bars are the percentage of articles with data collected with GPS vs VHF per time period; (B) Evolution of home range estimators used in the 33 articles according to time period. The percentages correspond to the proportions of articles per time-period for each home range estimator. (C) Distribution of the number of individuals per case-study (n=39) according to tracking method; (D) Distribution of the number of locations used for home range calculation in the 39 case studies according to the tracking method.

3. Descriptive summary of studied variables

Most case studies focused on variables related to “resource” (n=34), followed by “landscape heterogeneity” (n=12) and lethal or non-lethal “risk” (n=6; Figure 5A). No case study focused solely on lethal or non-lethal risk, and this factor was always tested in conjunction with one of the other two categories of variables or with both of them. All variables considered as metrics of risk by the authors were distance or density of linear features (e.g. road) (Table S1). The majority of case studies investigated the effect of several independent variables on the sizes of home ranges with on average 2.6 relationships tested

per case study for resources (range: 1-12), 7.8 for landscape heterogeneity (range: 1-12) and 1.3 for risk (range: 1-3) (Figure 5B). As too few studies assessed the influence of lethal or non-lethal risk, this ecological driver was excluded from the analyses. We retrieved 123 slopes characterizing the link between the sizes of home ranges and resource, 152 for the category of landscape heterogeneity variables and 8 for risk metrics. Only 15 papers out of the 33 log-transformed the sizes of home ranges.

The results at the metric level supported one of the biological hypothesis and were detected or retained for 37% of the metrics across all studies, whereas they were opposite to the initial expectation and detected or retained for 13% of the metrics (Supplementary Figure S1). Not detected or non-retained metrics were reported for 50% of the metrics (16% were consistent and 16% opposite to the direction expected under the biological hypotheses and finally 18% were unknown, Supplementary Figure S1).

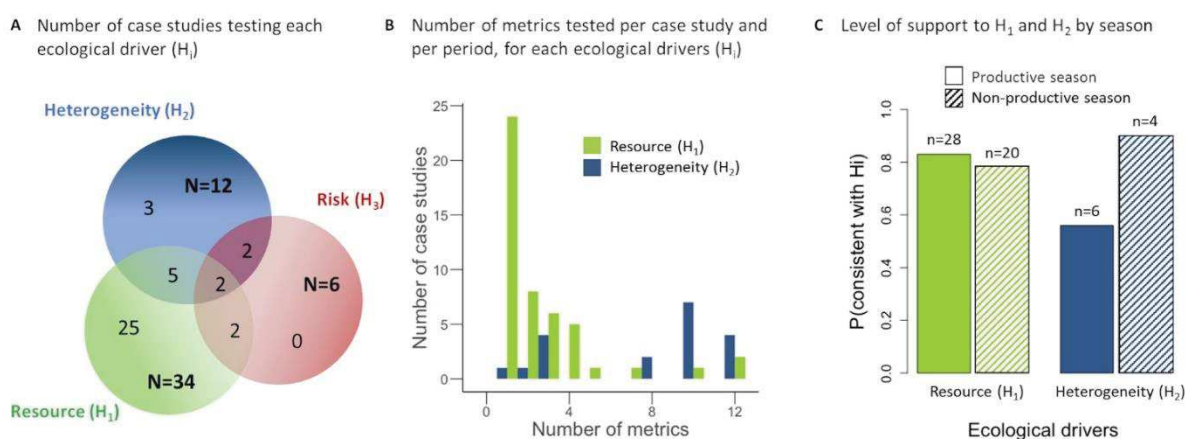


Figure 5: Venn diagrams for (A) the number of case studies testing each ecological driver, i.e. a relationship between the size of home range and resource, landscape heterogeneity or risk indices and combinations of these. (B) Number of metrics tested per case study, per period and for each ecological driver. (C) Proportion of case studies that contained at least one metric supporting the biological hypotheses, for each ecological driver and season.

4. Methodological covariables and seasonal variation influencing papers' results

Seventy-five percent of the 33 case studies focusing on resource metrics (28 in the productive season and 20 in the non-productive seasons) concluded that the habitat productivity hypothesis was supported (i.e. at least one variable tested supported the expected impact of resources on the sizes of home ranges). This percentage was 60% for the 12 case studies studying landscape heterogeneity (9 in the productive season, and 10 in the non-productive seasons; Figure 5C).

The probability for a case study to support the biological hypotheses increased with sample size ($\beta = 0.23 \pm 0.30$, log scale; Figure 6A), and was influenced by the two-way

interaction between the number of metrics and the biological hypothesis considered ($\beta = 1.21 \pm 0.52$ for resource, $\beta = -0.07 \pm 2.02$ for landscape heterogeneity; Figure 6C), but not by the positioning system ($\beta_{\text{VHF vs GPS}} = 1.51 \pm 1.27$; Figure 6B and see Supplementary Table S2 for details). Neither the number of locations per individual, nor the estimation method of the sizes of home ranges (KDE, MCP and others) were retained in the best models (all $\Delta\text{AICc} > 2$; see Supplementary Table S2). When looking at the prediction from the best model, the percentage of studies supporting the expected relationship between the sizes of home ranges and resources were close to 100%, when animals were monitored by VHF or by GPS (mostly from papers after 2010, Figure 3), as long as enough resource metrics (roughly >4) were measured (Figure 6C). Landscape heterogeneity influenced the sizes of home ranges in about 96% of studies based on individuals monitored by VHF, but in only about 75% for individuals monitored by GPS, whatever the number of studied metrics. Neither the season nor the interaction between season and category of variables were retained in the best model for resources (Table S2).

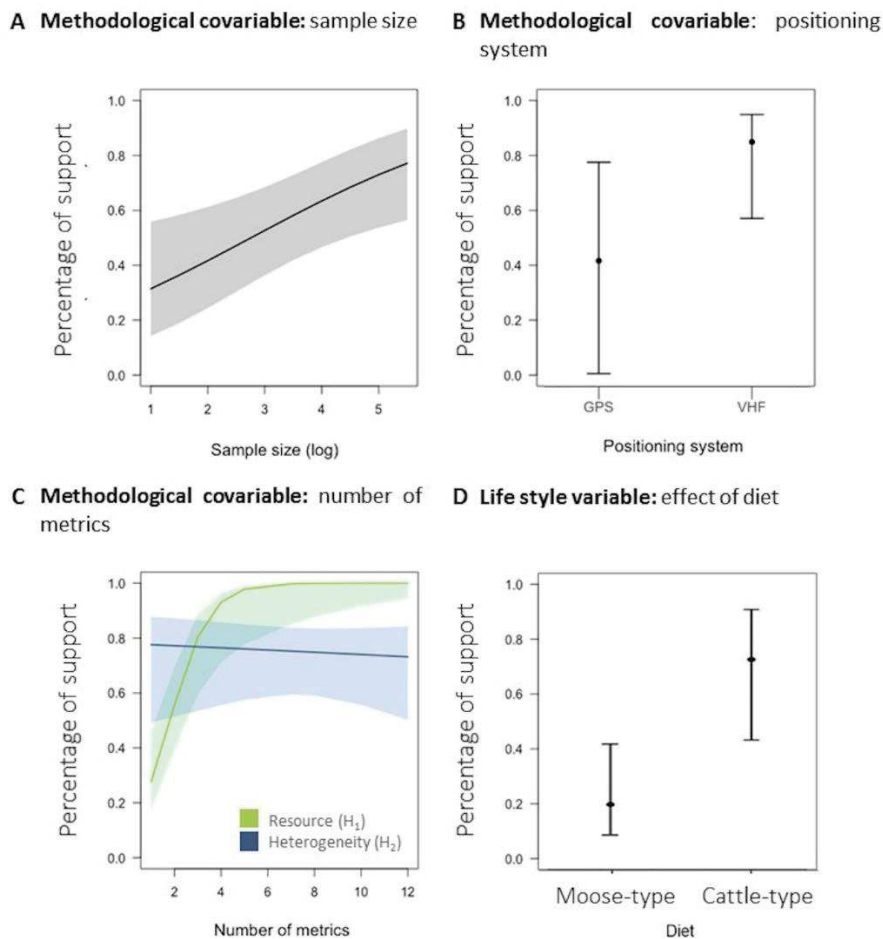


Figure 6: Effect of (A) the sample size (log transformed; if the positioning system was GPS, the season was the non-productive season, the number of metrics was 4.07 and the ecological driver was the resource one). (B) the positioning system (if the season was the non-productive one, the

number of metrics was 4.07, the ecological driver was the resource one and the sample size was 3.07 (log-transformed)). (C) the number of metrics tested (if the sample size was 3.06 (log-transformed), the positioning system was GPS and the season was the non-productive season) on the probability to have at least one metric supporting the biological hypotheses. These results correspond to the model that explains the probability of support for each hypothesis according to the different methodological features accounted for differences among case studies. (D) Effect of diet (if the positioning system was GPS, the sample size was 3.18 (log-transformed) and the season was the non-productive season) on the probability to have at least one metric supporting biological hypothesis. This model was performed on a subset of our sample with the resource hypothesis only and the case studies studying the two seasons. The response variable for the 4 panels is binomial, whereby 0 means that the authors concluded that their hypothesis was not supported, and 1 otherwise (see Figure 1). The band in the panel A, C and D correspond to confidence interval (95%).

5. Influence of species-specific life history traits on findings

We added body mass (log-transformed), group size and diet to the baseline model selected above to test for the lifestyle-related hypotheses (Figure 1). Body mass, group size or diet did not affect the level of support to the biological hypothesis in models where both resources and landscape heterogeneity were considered together (Supplementary Table S3). Only the variables of the baseline model (i.e. sample size, positioning system and the two-way interaction between the number of metrics and the ecological driver) were retained.

We then focused on the metrics from the resource category only to test more specifically the resource hypothesis and whether the support to the resource hypothesis was larger in species with a moose-type than a cattle-type rumen (model selection table in Supplementary Table S4). We actually found the opposite, as the support to the resource hypothesis was larger for species with a cattle-type rumen ($\beta = 0.81 \pm 0.62$; Figure 6D) than for moose-type ($\beta = -1.48 \pm 0.43$).

DISCUSSION

The size of an individual's home range should vary according to a triptych of factors composed by resources, landscape heterogeneity and risk (Desy et al., 1990; Haskell et al., 2002; Kittle et al., 2008; Bonnot et al., 2013; Creel et al., 2014). Assessing the level of support to each of these drivers of variation in the sizes of individual home ranges from a literature review has however proven more challenging than we had anticipated, for many reasons. First, a dearth of studies provided exploitable results on the variation of the sizes of home ranges with ecological drivers (less than 1%). Second, methodological issues included the rampant debate on how to estimate both the sizes of home ranges and independent metrics,

issues which are far from trivial. Third, the limited number of species studied and the limited geographic distribution of study sites, tied with the methodological concerns, are hurdles in our ability to test whether species-specific lifestyles explain the different sensitivity of individuals from each species to the main ecological drivers.

1. More support to the resource than to the landscape heterogeneity hypothesis

Resource metrics, especially food resources, have been studied more than metrics of landscape heterogeneity (Figure 5A). The majority of articles found that the sizes of individual home ranges were decreasing with increasing amounts of resources (Figure 5C), supporting the Habitat Productivity Hypothesis. On the other hand, support for the effect of landscape heterogeneity on the sizes of home ranges was more limited (Figure 5C). Landscape heterogeneity includes several components (local diversity, landscape complementarity, or landscape-level fragmentation; Dunning et al., 1992), each of which should be measured explicitly (Turner, 2005). The lower proportion of papers supporting that landscape heterogeneity affects the sizes of home ranges may therefore result from the difficulty to identify and measure the proper metric and scale at which it should be measured (Bevanda et al., 2015).

2. Study design and statistical considerations

a. Sample size and the problem of statistical power

Articles were more likely to support the biological hypotheses when the studies included a large number of animals (Figure 6A), due to a higher statistical power (Steidl et al., 1997). Interestingly, the effect size linking environmental variables and the sizes of home ranges varied with life history traits (Figure 6D). Authors should therefore anticipate the statistical power of their study accounting for the biology of individuals of the studied species and their life history, to enhance the probability of finding an effect. Biological conclusions based on small samples should not be over-interpreted to avoid erroneous conclusions (Steidl et al., 1997). Fortunately, as the cost of telemetry collars are decreasing, we can expect the number of animals per study to increase for a given budget.

b. Technological improvements and estimates of the size of home ranges

The technology to monitor individuals has greatly improved during the last 30 years (Kays et al., 2015) and, accordingly, the publications after 2010 rely mostly on GPS-collared individuals. GPS collars are more expensive than VHF collars, but provide a larger number of pre-determined fixes, which should ensure a better delimitation and estimation of the size of a home range (Laver and Kelly, 2008; Pellerin et al., 2008; Kie et al., 2010). Yet, studies relying on GPS collars supported biological hypotheses to a lower extent than studies where

animals were VHF-collared. A tendency to publish non-significant results to a greater extent in more recent years might account for this surprising result. In parallel to the change in technology, methods to estimate the sizes of home ranges have shifted from MCP to a large range of methods, which undermines the comparison and repeatability of studies (Laver and Kelly, 2008). While we did not detect any effect of the estimation method, the low number of case studies prevented us from testing for all interactions, leading us to interpret this finding with caution. Recent articles studying habitat selection or animal movements tend to skip providing the sizes of home ranges, focusing on smaller spatial scale movement behavior. This probably explains why, despite recent evaluation of the robustness of estimators of the sizes of home ranges (e.g. Noonan et al., 2019), we have retrieved fewer articles and data over the last few decades than we had hoped.

c. Environmental variables: their number, measurement and meaning

The large diversity of metrics used to measure resource availability and landscape heterogeneity was problematic (Supplementary Table S1) and, conversely, the restricted number of variables assessing risk. The few risk-related metrics interpreted by the authors to be risky were mostly landscape features (see Table 2) and almost no studies fitted our selection criteria for evaluating individual exposure to natural predation or hunting risks (Figure 2). The complexity to evaluate risk metrics at the individual level renders empirical studies of the possible effect of both lethal and non-lethal risk on the sizes of individual home ranges particularly challenging.

The proportion of relationships supporting biological hypotheses was quite low: 52% with resource metrics and only 21% with landscape heterogeneity metrics (Supplementary Figure S2). Quantifying resources that are edible for ungulates is tricky as it requires information on individual energetic requirements and nutritional state, diet and diet selection (Duparc et al., 2020). Metrics used to measure these factors, derived from remote sensing, field measurements, and proportion of rich or poor habitat available, are often quite crude (Pettorelli, 2013), far from the species-specific foodscape (*sensu* Searle et al., 2007; Duparc et al., 2020). Likewise, the fragmentation perceived by an individual (Sundell-Turner and Rodewald, 2008) is difficult to measure from geographic databases where habitats are human-derived categories of land cover and would not necessarily reflect how animals perceive their surrounding landscape (Li and Reynolds, 1994; Baguette and Van Dyck, 2007). These difficulties to measure meaningful metrics may explain also that the probability for a case study to conclude opposite to the expectation (i.e. at least one metric tested contradicting the initial hypothesis) was quite high. The papers with such surprising results were mainly those with a large number of metrics tested. With the continuing increases in map resolution and the growing easiness to analyze patterns in a landscape through dedicated software and packages (e.g. Fragstats, Fourier transforms, Rocchini et al., 2013), researchers are tempted to include a plethora of variables, which is not advisable (Streiner

and Norman, 2011). This problem probably explains the low proportion of variables found to be statistically significant, the high probability of obtaining at least one variable with an effect opposite to what is expected, and the ad hoc explanation of significant relationships. A better understanding of the energetic requirements, diet needs and the multiple components of landscape heterogeneity as perceived by an individual is badly required, and should be the focus of renewed empirical effort in the future.

3. Temporal and spatial scales

a. Seasonality

Contrary to our expectations, the influence of resources on variation in the sizes of home range was not supported to a greater extent during the non-productive than during the productive season. This result was surprising, given that most studies took place in areas with marked seasonality (Figure 3C). Environmental constraints might account for this discrepancy, as movements can be restricted during winter, especially at high latitude and high elevation, preventing the sizes of individual home ranges from responding to reduced food resources during the lean season (Rivrud et al., 2010). Moreover, the ability for some species to store fat reserves may relax the requirements to resort to immediately available food resources during the lean season (Mautz, 1978), so that an extension of the size of the home range may not be required. Hence, while seasonal expansion-contraction of the sizes of home ranges occurs in ungulates (Börger et al., 2006b; Morellet et al., 2013), among-individual variation in home range sizes does not appear to be triggered by food resources to a greater extent in the lean season.

b. Temporal definition of seasonal period

Another reason that seasonal differences did not affect home range sizes may be that estimates of the sizes of home ranges were calculated over varying time windows. For the sake of comparison, we simply attributed a season to an estimate of the size of a home range but this classification may itself cover various periods of time, from the peak period of productivity (i.e. within a few weeks), to the productive season on its whole (i.e. over several months). The estimates of both the sizes of home ranges (Börger et al., 2008) and the metrics of resources may vary with the time window. For instance, van Beest et al. (2011) reported that the lack of consistency in the effects of individual attributes and environmental conditions (resource and climate) on the sizes of home ranges could be due to the inadequate choice of the temporal scale (Table 3). A relevant choice of spatial and temporal scales is essential and should be suited to the biology of the species, in terms of how individuals perceive the environment (Cushman and McGarigal, 2004) and stationarity (Laver and Kelly, 2008; Péron, 2019).

Table 3: *Biological interpretations provided by authors to explain results that were retained as opposite to initial biological hypothesis, per category of variable (Resource availability and landscape heterogeneity).*

	Variables	Expected	Interpretations given by authors	Species
Resources	Proportion of grassland ¹	Negative	Complementarity (Animals searched cover or refuge)	Mule deer
	Proportion of crop ²	Negative		White-tailed deer
	Proportion of open area ³	Negative		Axis deer
	Browse density ⁴	Positive	Scale, Disturbance period	Moose
	NDVI band 1 ⁵	Positive	Quality (Difference between poor and rich habitat, generalist search quality in rich areas and quantity in poor areas)	Svalbard reindeer
	Grass fibre content ⁶	Negative	Small ruminant look for low rate of fiber to digest faster	Oribi
	Proportion of barren land ⁷	Positive	Low productivity	Moose
	Mean foraging biomass ⁸	Negative	None	Elk
	Proportion of deciduous forest ⁹	Negative	None	Red deer Roe deer
	Proportion of acacia woodland ¹⁰	Positive	None	Zebra

	Proportion of lacustrine woodland ¹⁰	Positive	None	Zebra
	NDVI ⁵	Negative	None	Svalbard reindeer
	Distance to forest ²	Negative	None	White-tailed deer
	Distance to water ¹¹	Positive	None	Mule deer
	Proportion of low-productivity coniferous forest ⁷	Negative	None	Moose
	Vegetation index ¹²	Negative	None	African buffalo
Landscape heterogeneity	Patch number ¹⁰	Positive	Many patches in a poor quality environment can cause an increase of home range	Zebra
	Interspersion-juxtaposition index ¹⁰	Positive	None	Zebra
	Largest patch index ¹³	Positive	None	African bush elephant
	Mean edge contrast ¹³	Negative	None	African bush elephant
	Patch density of developed types ¹⁴	Positive	None	White-tailed deer
	Shannon diversity index ¹⁵	Negative	None	White-tailed deer

¹Bender et al., 2007; ²Walter et al., 2009; ³Moe and Wegge, 1994; ⁴van Beest et al., 2011; ⁵Hansen et al., 2009; ⁶Brashares and Arcese, 2002; ⁷Bjørneraas et al., 2012; ⁸Anderson et al., 2005; ⁹Bevanda et al., 2015; ¹⁰Bartlam-Brooks et al., 2013; ¹¹Nicholson et al., 1997; ¹²Naidoo et al., 2012; ¹³Grainger et al., 2005; ¹⁴Kilpatrick et al., 2011; ¹⁵Quinn et al., 2013.

4. Accounting for life history traits

a. Body mass

Species' body mass did not influence how the sizes of home ranges responded to environmental factors, despite the range of body mass varying from 13 to 3,700 kg, thus covering the range of body mass of ungulates (Fritz and Loison, 2003). We expected the pathways through which environmental variables cascade to the sizes of individual home ranges to be much more complex in large than small species (Haskell et al., 2002) but we did not find such evidence. In a recent paper, Noonan et al. (2020) provide evidence that investigating allometric relationship of the sizes of home ranges from conventional KDE method could be misleading as the sizes of home ranges tend to be increasingly underestimated as species body mass increases. This exemplifies that the endeavor of reviewing the variation in the sizes of home ranges requires first and foremost the development of a rigorous and accepted methodology for estimating the sizes of home ranges, while the conceptual framework is already well anchored since the theoretical approaches developed in the late 1960ies (McNab, 1963; Jetz et al., 2004).

b. Group size

Unlike what we posited, the support to the biological hypotheses did not decrease in species with large group size. Our rough categories of group size at the species level and the low number of species included in our review might have prevented us from detecting the influence of group size on the relationship between resource availability or landscape heterogeneity and the sizes of home ranges. In most group-living species, the situation is complex (Prox and Farine, 2020) because groups vary in size (e.g. fission-fusion societies, Aureli et al., 2008). The lability of group sizes and also the varying degree of home ranges overlap among individuals of a given social unit (Mcloughlin et al., 2000) may however prevent detecting a resource-to-home range size relationship, when group size is not controlled.

c. Diet

The support to the resource hypothesis was higher for species with a “cattle-type” rumen (Codron and Clauss, 2010), which contradicted our expectation. This could be caused by the difficulty to obtain a reliable metric for resource availability in moose-type species (mostly browsers, Codron and Clauss, 2010), whose resources are difficult to evaluate using remote sensing. In addition, grass (consumed by individuals of species with cattle-type

rumen to different degrees) produces most of its rich foliage during a limited time frame and quickly disappears when passing into the non-productive season, while browse such as ivy or bramble, due to their deep roots, can continue to produce some buds and foliage even after the end of the productive season (Jarman, 1974; Shipley, 1999). This difference in growth rates of resources can render cattle-type species to be more sensitive to resource availability. As broached earlier, a proper assessment of species-specific foodscape and of the search and exploitation balance in time budget and movements is required for a better understanding of how resource availability and landscape heterogeneity shape the sizes of home ranges in species with different diets (Shipley, 1999) and morpho-digestive constraints (Clauss et al., 2003).

5. Other drivers of variation in the size of individual home ranges

a. Individual attributes

We only analyzed the effect of resource availability and landscape heterogeneity on the variation in the sizes of home ranges in relation to species-specific diet and group size. Nonetheless, other factors shape among-individual variation in the sizes of home ranges, such as individual attributes (e.g. sex, age, or body condition). As critical periods in terms of energetic expenditures differ between sexes (i.e. mating in males, late gestation-early lactation in females) and because females cannot move a lot after parturition, intraspecific variation in the sizes of home ranges emerges (e.g. Bowyer, 2004; Ruckstuhl, 2007). The size of an individual's home range can also vary as a function of age (Tao et al., 2016), either because individuals gain more experience and a better knowledge of resource distribution when aging (Saïd et al., 2009) or because they are increasingly less efficient at exploiting a large area (Froy et al., 2018). More generally, intraspecific variation in the internal state of individuals could lead to contrasted costs of movement (McNab, 1963) and therefore to different responses of the sizes of home ranges to changes in environmental variables.

b. Population density

We omitted population density as a possible driver of the size of individual home range, as we considered population density to be an emergent property of combined individual home ranges and overlap among individuals (Damuth, 1981). Even though the sizes of home ranges can decrease with density, as shown by Kjellander et al. (2004) on roe deer, changes in home range overlap could blur this relationship (Jetz et al., 2004). More generally, a detailed appraisal of the social system should be inseparable from the study of the home range-to-density relationship (Damuth, 1981; Mcloughlin et al., 2000).

c. Coexistence with other species

In addition, most individuals share their home ranges with members of sympatric species with overlapping niches, which leads to potential competing or facilitating

relationships (Buchmann et al., 2013; du Toit and Olff, 2014). Individuals living in a multi-species environment, where resources are depleted at a fast rate, should have larger home ranges than individuals living alone in a given area (Buchmann et al., 2013). The inverse may happen when facilitation occurs (du Toit and Olff, 2014). The reason the community setting is seldom considered in single-species studies of variation in the sizes of home ranges may be the strong bias of studies from the northern hemisphere, where the research tradition is more single species based, in contrast to Africa where comprehensive species and community approaches are more common (e.g. starting in the early 1970's with the works of Estes, 1974). Ungulates are also prey to various predators in all ecosystems (Montgomery et al., 2019). The impact of natural predation and human hunting on the sizes of individual home ranges within a population remains to be evaluated, accounting for both ungulate life history traits (Hopcraft et al., 2010) and predator hunting modes (cursorial vs ambush, Say-Sallaz et al., 2019).

6. Recommendations

We acknowledge that in the last 15 years, several authors have reviewed in depth the concept of home range and its estimation, providing important recommendations regarding the methodology and reporting of information in published studies (for recent studies: Noonan et al., 2019, 2020; Péron, 2019). More than 10 years ago, Laver and Kelly (2008) urged researchers to follow a unified methodology for estimating animal home ranges, and recommended a minimal report of information for a better reproducibility and robust comparisons among studies. Likewise, we can only insist that it would be most useful, for comparative endeavors like ours, that authors provide estimates of the sizes of home ranges obtained with different methods, if only as supplementary information. In addition, previous reviews provided insightful information and critical perspectives regarding the definition of a home range and the estimation of its size (Börger et al., 2008; Fieberg and Börger, 2012; Péron, 2019). In a prospective review, Börger et al. (2008) advocated for the development of a general mechanistic model of animal home range behavior that would unify movement, individual resource requirements and statistical models of home ranges. While this review did not directly provide guidelines on how to enhance the reporting and standardization of results of home range studies, it proposed a general approach, unifying our understanding of links between small scale movements and home range behavior. We refer the readers to these previous reviews for discussion about the concept of home range, its definition and estimation, and the future avenues of research regarding the upscaling of movements to home ranges. In our systematic review, we encountered other hurdles, such as the methodological and biological inconsistencies regarding the independent variables and the statistical models. This led us to summarize some recommendations (Table 4) that should help future empirical studies aiming at evaluating the effect of the resource availability, landscape heterogeneity and risk on the sizes of home ranges mediated by species-specific lifestyle. These recommendations pertain to (1) study design and methodology, (2) the choice and estimation of the candidate drivers of the sizes of home ranges, although we are

aware of the persistence of some challenges and disagreement across the literature on the most appropriate and meaningful metrics, for example of landscape heterogeneity; (3) general statistical considerations and (4) the need of considering life history traits when evaluating variation in the sizes of home ranges within a population. Understanding processes at the community level requires a better grasp of how individual movements, triggered by resources, landscape heterogeneity, predation and coexistence with other species, lead to home range formation and space sharing (Buchmann et al., 2013; Bhat et al., 2020). Our review brings to the fore that the last 50 years of telemetry studies are actually only the first steps into finding the link between environmental factors, life-history constraints and individual space use that could feed our understanding of larger scale processes. Therefore, we urge researchers on movement ecology to continue providing results on individual home ranges in their articles.

Table 4: *Recommendations for authors that should help quantitative studies aiming at evaluating the effect of the environment and life history traits on the size of home range.*

Recommendations
<p>A. Study design and methodology related to estimating home ranges (see also Laver and Kelly, 2008)</p> <ul style="list-style-type: none"> ● Sample size is crucial: mark enough individuals; ● The choice of home range estimator is crucial and for comparative purposes, repeating the analyses with different estimators (to be provided as appendix for example) would be helpful; ● Evaluate the movement stationarity versus time-window relationship to choose a temporal scale meaningful regarding (1) the definition of a home range, (2) the temporal and spatial scales at which environmental variables are estimated (see also, Börger et al., 2006), and (3) the body mass of the species. <p>B. Identifying and measuring environmental variables</p> <ul style="list-style-type: none"> ● The effect of food resource availability should not be studied alone, without accounting for other complementary resources and landscape structure; ● Evaluate the species' foodscape when selecting metrics of food resources; ● Consider the different components of landscape heterogeneity explicitly (i.e. fragmentation, diversity, complementation) and express specific hypotheses for each component; ● Consider reducing the number of metrics of landscape heterogeneity and

formulating clear hypotheses on expected causal relationships.

C. General statistical considerations

- Scale variables to allow comparison across studies;
- Report standardized β estimates of models for a better comparative approach;
- Always report β estimates even in cases where the effect was not statistically significant;
- Report the transformation used on variables;
- Evaluate the log-log relationship between home range body mass and biomass;
- Correct for multiple testing when multiple metrics are evaluated, and especially when these metrics are correlated (e.g. *Fragstats* metrics);
- Express the expected relationship in formal mathematical terms;
- Take into consideration bias when measuring the metric value (e.g. Metric value = True value + bias + error).

D. Biological considerations

- Provide a clear definition of home range and of the rationale behind its studied properties (size, shape, temporal scale, spatial scale - see also recommendations in A.) (see also, Péron, 2019, Börger et al., 2008).
 - Consider the sociality level (overlap with other conspecific, group size, group stability) for each individual for social species (Péron, 2019);
 - Evaluate the individual exposure to lethal (predation, hunting, collision) and to non-lethal (disturbances) risks at the individual level;
 - Account for sympatric species of the same guild and overlapping trophic niche that could lead to modification of individual space use through competition (interference, exploitation) or facilitation processes.
-

ACKNOWLEDGMENTS

The study was funded by ANR grant Mov-It coordinated by A.L. (ANR-16-CE02-0010). We thank the Mov-It consortium for insightful discussions. We are also grateful to Marco Apollonio, Floris van Beest, Steeve Côté, Shunsuke Imai, Ariane Massé, Enrico Merli, Andrea Monaco, Robin Naidoo, Maurizio Ramanzin, Sonia Saïd, Laura Scillitani, Enrico Sturaro and W. David Walter for providing us with the datasets from their respective studies. We would like to thank Roger A. Powell and an anonymous reviewer whose comments helped improve and clarify this manuscript.

AUTHOR CONTRIBUTIONS STATEMENT

J.S.-F., K.A., G.Y. and A.L. conceived this work and designed the methodology with inputs from J-M.G., M.G. and N.M.; J.S.-F. and K.A. collected and analyzed the data with inputs from V.R; J.S.-F., K.A., G.Y. and A.L. led the initial writing of the manuscript. All authors contributed critically to the manuscript and gave final approval for publication.

SUPPLEMENTARY MATERIAL

1. Supplementary Tables

Table S1: Information about the variables used in the 33 selected papers (productive and non-productive season). For each variable, the unit and the category (Resource, Heterogeneity and Risk) for both productive and non-productive seasons.

Variables	Units	Non-productive season	Productive season
NDVI	undimensionless	Resource	
mean_NDVI	undimensionless		Resource
INDVI	undimensionless		Resource
biomass	g/m ²		Resource
grass biomass	g/m ³	Resource	Resource
grass nitrogen content	percentage	Resource	Resource
grass fibre content	percentage	Resource	Resource
mean foraging biomass	g/m ²	Resource	Resource
food density	g/m ²		Resource
browse density	g/ha	Resource	Resource
corn development	undimensionless	Resource	Resource
resource availability	percentage	Resource	
salt pools	n		Resource
supplemental feeding	n		Resource
vegetation index	undimensionless		Resource
density of windblown fir trees	n/ha	Resource	
distance to forest	m	Resource	Resource
distance to human development	km		Resource
distance to water	km		Resource
edge density of forest land	m/ha	Resource	
grassland slope	degree		Resource
mean occurrence of forbs	percentage		Resource
mean occurrence of shrubs	percentage		Resource

natural water source	n/100km ²	Resource	Resource
proportion of crop	percentage	Resource	Resource
proportion of agricultural land	percentage		Resource
proportion of barren land	percentage		Resource
proportion of clear cut	percentage	Resource	
proportion of crop	percentage		Resource
proportion of deciduous forest	percentage		Resource
proportion of fir	percentage	Resource	
proportion of floodplain	percentage	Resource	
proportion of food-rich habitat	percentage	Resource	Resource
proportion of forest (high productivity)	percentage	Resource	
proportion of forest land	percentage	Resource	
proportion of grassland	percentage	Resource	Resource
proportion of high-productivity coniferous forest	percentage		Resource
proportion of meadow	percentage		Resource
proportion of open area	percentage	Resource	Resource
proportion of pastures	percentage	Resource	
proportion of peatland	percentage		Resource
proportion of unlogged riparian habitat	percentage		Resource
proportion of woodland	percentage		Resource
slope	degree	Resource	Resource
elevation	m	Resource	
altitude	m		Resource
band 1	undimensionless	Resource	
band 5	undimensionless	Resource	
mean band 5	percentage		Resource
patch density of developed types	n/ha	Resource	
proportion of acacia woodland	percentage	Resource	

proportion of alderwood	percentage		Resource
proportion of bare ground	percentage		Resource
proportion of bog	percentage		Resource
proportion of chamise	percentage		Resource
proportion of developed land	percentage	Resource	
proportion of forest cover	percentage	Resource	Resource
proportion of lacustrine woodland	percentage	Resource	
proportion of sagebrush	percentage		Resource
proportion of mopane woodland	percentage	Resource	
proportion of logged riparian habitat	percentage		Resource
proportion of low productivity forest	percentage	Resource	
proportion of low-productivity coniferous forest	percentage		Resource
proportion of coniferous forest	percentage		Resource
proportion of forage-poor area	percentage	Resource	
ruggedness	undimensionless	Resource	
configuration	percentage		Heterogeneity
contrast-weighted edge density	m/ha	Heterogeneity	Heterogeneity
edge density	m/ha and km/km ²	Heterogeneity	Heterogeneity
edge density between clear cuts and balsam fir and spruce stands	m/ha		Heterogeneity
edge density between clear cuts and balsam fir stands	m/ha	Heterogeneity	
edge density between peatlands and balsam fir and spruce stands	m/ha		Heterogeneity

edge density of all habitat types	m/ha	Heterogeneity	
edge density of developed land	m/ha	Heterogeneity	
interspersion-juxtaposition index	undimensionless	Heterogeneity	Heterogeneity
landscape shape index	undimensionless	Heterogeneity	Heterogeneity
mean edge contrast	percentage	Heterogeneity	Heterogeneity
number of patch	n	Heterogeneity	
patch density	n/km ² and n/ha	Heterogeneity	Heterogeneity
patch density of forest types	n/ha	Heterogeneity	
patch richness density	n/100ha	Heterogeneity	Heterogeneity
coefficient of variation of patch size	percentage	Heterogeneity	Heterogeneity
ressource dispersion	undimensionless	Heterogeneity	Heterogeneity
shanon diversity index	undimensionless	Heterogeneity	Heterogeneity
simpsons diversity index	undimensionless	Heterogeneity	
contagion index	percentage	Heterogeneity	Heterogeneity
largest patch index	percentage	Heterogeneity	Heterogeneity
mean patch size	ha	Heterogeneity	Heterogeneity
proportion of cohesion	percentage	Heterogeneity	Heterogeneity
proportion of contagion	percentage	Heterogeneity	Heterogeneity
shape index	undimensionless	Heterogeneity	Heterogeneity
mean shape index	undimensionless	Heterogeneity	Heterogeneity
road density	m/ha	Risk	Risk
distance to roads	m	Risk	Risk
mean field distance	m		Risk
mean barrier distance	m		Risk
mean river distance	m		Risk

Table S2: Model selection table summarizing the different models explaining the level of support for ecological drivers. These models include the effect of season (productive vs non-productive) and categories of variables (resources and heterogeneity, “Cat”) and methodological features: the number of variables tested (“#Var”), the home range estimator (KDE, MCP, or other, denoted “estHR”), the number of locations used to compute the home range (“#XY”), the sample size (number of individuals collared, “#Indiv), and the positioning system (GPS vs VHF, denoted “Pos”). “k” is the degrees of freedom of each model, “ $\Delta AICc$ ” is the difference in AICc between the focal model and the model with the lowest AICc, and “Weight” is conditional probabilities for each model.

Season	Cat	Season: Cat	#Var	Cat:#Var	estHR	#XY	#Indiv	Pos	k	$\Delta AICc$	Weight
	+		+	+	+		+	+	7	0.00	0.297
	+		+	+			+	+	6	0.07	0.287
	+		+	+	+		+	+	8	1.74	0.124
	+		+	+		+		+	8	1.95	0.112
	+		+	+	+			+	7	2.19	0.099
									1	5.60	0.012

Table S3: Model selection table summarizing the different models explaining the level of support for ecological drivers. These models include the baseline model of Table S2: categories of variables (resources and heterogeneity, “Cat”) and methodological features: the number of variables tested (“#Var”), the sample size (number of individuals collared, “#Indiv), the positioning system (GPS vs VHF, denoted “Pos”) and life history traits: group size (“Gs”), the diet (Diet) and body mass (BM, log-transformed). “k” is the degrees of freedom of each model, “ $\Delta AICc$ ” is the difference in AICc between the focal model and the model with the lowest AICc, and “Weight” is conditional probabilities for each model.

Cat	#Var	Cat:#Var	#Indiv	Pos	Gs	Diet	BM	k	$\Delta AICc$	Weight
+	+	+	+	+				7	0	0.44
+	+	+	+	+		+	+	10	1.27	0.34
+	+	+	+	+			+	8	1.67	0.19
+	+	+	+	+	+		+	9	2.38	0.14

Table S4: Model selection table summarizing the different models explaining the level of support for ecological drivers, performed on the subset of case studies focusing on the effect of resources and studying the two seasons. These models include the variables selected in Table S2: the effect of season (productive vs non-productive) and methodological features: the number of variables tested (“#Var”), the sample size (number of individuals collared, “#Indiv), the positioning system (GPS vs VHF, denoted “Pos”), to which we added the diet (Diet) and body mass (BM, log-transformed). “k” is the degrees of freedom of each model, “ $\Delta AICc$ ” is the difference in AICc between the focal model and the model with the lowest AICc, and “Weight” is conditional probabilities for each model.

Season	#Var	#Indiv	Pos	Diet	BM	k	$\Delta AICc$	Weight
	+			+		4	0.00	0.415
	+	+		+		5	2.11	0.153
	+		+	+		5	2.21	0.137
+	+			+		5	2.37	0.127
	+			+	+	5	2.66	0.109
						1	12.15	0.001

Table S5: Characteristics of species of the 33 selected papers (productive and non-productive season) and references associated. Species were ranked by latin name.

Species	Latin name	♂ BM	♀ BM	Group size	Habitat	References
Moose	<i>Alces Alces</i>	440	320	4	Boreal and mixed forest	Hofmann, 1989; van Wieren, 1996; Mysterud et al., 2001; Codron and Clauss, 2010; van Beest et al., 2011; Ripple et al., 2015; Ofstad et al., 2016
Axis deer	<i>Axis axis</i>	80	55	25	Grassland forest	Ables, 1974; Miura, 1981; Mishra and Wemmer, 1987; Chapple et al., 1993; van Wieren, 1996; Moe and Wegge, 1997; Raman, 1997; Sankar and Acharya, 2004; Azad et al., 2005; Barrette, 2009a, 2009b; Ouithavon et al., 2009; Codron and Clauss, 2010
European bison	<i>Bison bonasus</i>	710	420	20	Mixed forests	Krasińska and Krasiński, 1995; van Wieren, 1996; Krasińska et al., 2000; Mysterud et al., 2001; Codron and Clauss, 2010; Ripple et al., 2015; Ofstad et al., 2016
Ibex	<i>Capra ibex</i>	95	45	11	Alpine grassland	Hofmann, 1989; van Wieren, 1996; Codron and Clauss, 2010; Ofstad et al., 2016
Iberian ibex	<i>Capra pyrenaica</i>	70	35	7	Shrubland areas	Alados, 1986; Fandos et al., 1989; van Wieren, 1996; Santiago-Moreno et al., 2007; Acevedo and Cassinello, 2009; Codron and Clauss, 2010
Roe deer	<i>Capreolus capreolus</i>	28	26	5	Mixed	Hofmann, 1989; van Wieren, 1996; Loison et al., 1999; Mysterud et al., 2001; Codron and Clauss, 2010; Ofstad et al., 2016
Elk	<i>Cervus canadensis</i>	312	238	4	Grassland	Hofmann, 1989; van Wieren, 1996; Mysterud et al., 2001; Anderson et al., 2005; Codron and Clauss, 2010
Red deer	<i>Cervus elaphus</i>	163	107	6	Mixed	Clutton-Brock et al., 1982, 1989; van Wieren, 1996; Gebert and Verheyden-Tixier, 2001; Mattioli et al., 2003; Sommer et al., 2008; Codron and Clauss, 2010
Zebra	<i>Equus burchelli</i>	280	190	10	Grassland-savannah	van Wieren, 1996; Codron and Clauss, 2010; Bartlam-Brooks et al., 2013; Creel et al., 2014; Schmitt et al., 2014, 2016; Ripple et al., 2015; Courbin et al., 2016
African bush elephant	<i>Loxodonta africana</i>	8000	3700	12	Dry wood/shrublands	Caughley, 1976; Owen-Smith, 1988; van Wieren, 1996; Archie et al., 2006; Blanc, 2007; Bates et al., 2008; Cerling et al., 2009; Codron and Clauss, 2010
Mule deer	<i>Odocoileus hemionus</i>	80	50	3	Mixed	Anderson et al., 1974; Wallmo, 1981; Anderson and Wallmo, 1984; Hofmann, 1989; van Wieren, 1996; Geist, 1998; Crete and Daigle, 1999; Kie and Czech, 2000; Mysterud et al., 2001; Codron and Clauss, 2010; Ofstad et al., 2016
White-tailed deer	<i>Odocoileus virginianus</i>	72	48	3	Mixed	Hofmann, 1989; van Wieren, 1996; Mysterud et al., 2001; Codron and Clauss, 2010; Ofstad et al., 2016
Oribi	<i>Ourebia ourebi</i>	14	13	2	Mixed	Estes, 1991; Van Teylingen and Kerley, 1995; van Wieren, 1996; Skinner and Chimimba, 2005; Codron and Clauss, 2010
Svalbard reindeer	<i>Rangifer tarandus</i>	136	88	6	Open taiga	Lincoln and Tyler, 1994; van Wieren, 1996; Geist, 1998; Crete and Daigle, 1999; Baskin and Danell, 2003; Miller, 2003; Cronin et al., 2005; Loe et al., 2007; Codron and Clauss, 2010
African buffalo	<i>Syncerus caffer</i>	700	500	30	Savannas	Blancou, 1935; Sinclair, 1977; Mahaney, 1987; Taylor, 1988; Beekman and Prins, 1989; Prins, 1996; van Wieren, 1996; Winterbach, 1998; Van Hooft et al., 2000, 2002, 2010; Turner et al., 2005; Codron and Clauss, 2010

2. Supplementary Figures

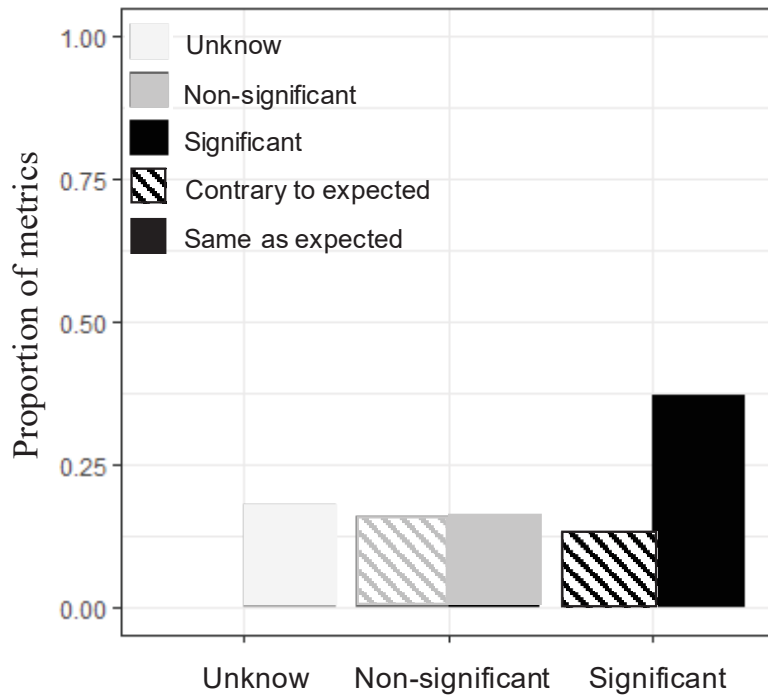


Figure S1: Proportions of metrics consistent with hypothesis (“Same as expected”), not-consistent with hypothesis (“Contrary to expected”), and unknown because we only have non-significant p-values or a non-selected variable in a model selection. For metrics consistent or not-consistent with hypothesis, we further distinguished significant from non-significant relationships. All the metrics included in our study were used to construct this graph.

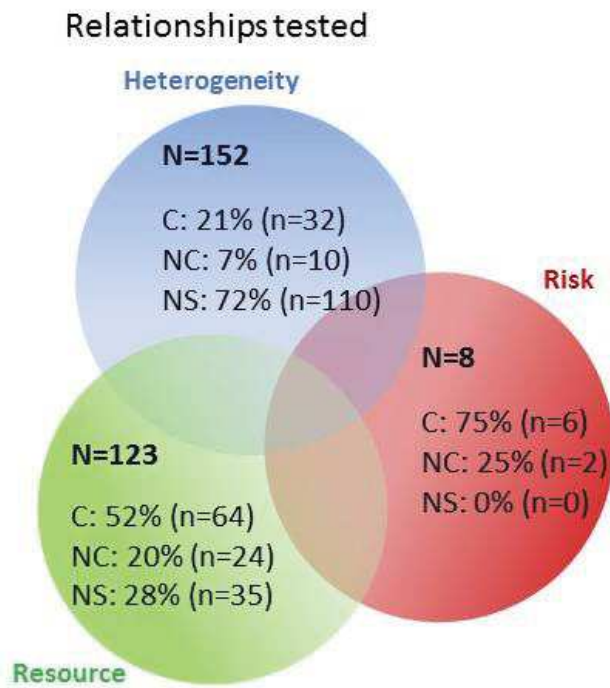
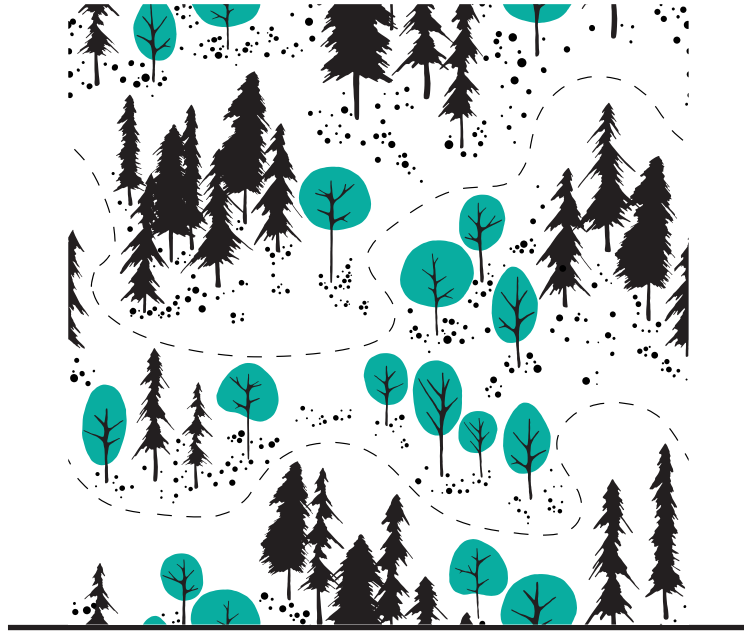


Figure S2: Venn diagrams for the number of relationships tested for each category of variables (“N”). “C” represents the number of consistent relationships with initial authors’ expectations for each tested category of variables (resource, risk and/or heterogeneity; see Introduction), “NC” the non-consistent relationships and “NS” the non-significant/retained relationships.



CHAPITRE 4

*Ce monde est la porte d'entrée.
C'est une barrière.
Et, en même temps, c'est le passage.*

Simone Weil

On this side of the fence: functional responses to the density of linear landscape features shapes the home range of large herbivores

J. Seigle-Ferrand¹, P. Marchand², A.J.M. Hewison^{3, 4}, J.-M. Gaillard⁵, N. Morellet^{3, 4}, S. Saïd^{2,6}, Y. Chaval^{3, 4}, H. Santacreu³, A. Loison¹, G. Yannic¹, M. Garel⁷

Soumis à Journal of Animal Ecology

¹Univ. Grenoble Alpes, Univ. Savoie Mont Blanc, CNRS, LECA, Grenoble, France

²Off. Français de la Biodiversité, Unité Ongulés Sauvages, Portes du Soleil, Juvignac, France

³Univ. Toulouse, INRAE, CEFS, Castanet Tolosan, France

⁴LTSER ZA Pyrénées Garonne, Auzeville Tolosane, France

⁵Univ. Lyon 1, CNRS, Lab Biometrie & Biol Evolut UMR 5558, Villeurbanne, France

⁶Off. Français de la Biodiversité, Unité Flore et Végétation, Montfort, Birieux, France

⁷Off. Français de la Biodiversité, Unité Ongulés Sauvages, 5 Allée Bethlehem, Gières, France

Corresponding author: Juliette Seigle-Ferrand, Université Savoie Mont Blanc, UMR 5553 LECA, Laboratoire d'Ecologie Alpine, Bâtiment Belledonne, 73376 Le Bourget-du-Lac Cedex, juliette.seigle-ferrand@univ-smb.fr

ABSTRACT

1. Understanding the consequences of global change for animal movement is a major issue for conservation and management. In particular, habitat fragmentation generates increased densities of linear landscape features that can impede movements.
2. While the influence of these features on animal trajectories has been intensively investigated, for certain species, they may also play a key role at broader spatial scales (e.g. the home range scale) as resources, cover, corridors/barriers, or landmarks. Though mostly overlooked up to now, studying the response to varying densities of linear features may provide insights into how animals balance the behavioural trade-offs generated by habitat fragmentation.
3. Here, we investigated the role of anthropogenic (roads and tracks) and natural (ridges, valley bottoms and forest edges) linear features on home range establishment in five large herbivores. We analysed an extensive GPS monitoring data base of 696 individuals across nine populations, ranging from mountain areas mostly divided by natural features to lowlands that were highly fragmented by anthropogenic features.
4. Nearly all of the linear features studied were consistently found at the home range periphery, suggesting large herbivores primarily use them as landmarks to delimit their home range. In contrast, for mountain species, ridges often occurred in the core range, probably related to their functional role in terms of resources and refuge. When the density of linear features was high, they no longer occurred predominantly at the home range periphery, but instead were found across much of the home range. We suggest that, in highly fragmented landscapes, large herbivores are constrained by the costs of memorising the spatial location of key features, and by the requirement for a minimum area to satisfy their vital needs.
5. These patterns were mostly consistent in both males and females and across species, suggesting that linear features have a preponderant influence on how large herbivores perceive and use the landscape to establish their home range.

Key-words: behavioural barrier, cognitive map, habitat fragmentation, landscape connectivity, home range, landmark, movement ecology, ungulates

INTRODUCTION

The effects of global change due to the rapid intensification of anthropogenic activities on natural habitats are more and more evident (Parmesan, 2006; Travis, 2003). A major issue for wildlife conservation and management is to understand how these effects, for example, habitat loss and fragmentation, will affect species distribution and population dynamics (Barnosky et al., 2012; Foley et al., 2005; Gaillard et al., 2013, 2010). In this context, a large body of literature has shown that animal movement is strongly influenced by landscape structure and its degree of fragmentation, notably in terms of connectivity among resource patches (Taylor, Fahrig, & With, 2006). As movement is “the glue” connecting individual behavioural decisions to large spatio-temporal scale behaviours such as habitat use and selection, dispersal or migration (*sensu* Van Moorter, Rolandsen, Basille, & Gaillard, 2016), fragmentation also plays a major role in determining gene flow, disease spread, source-sink dynamics and food web interactions within and among populations/species (Hanski, Alho, & Moilanen, 2000; James & Stuart-Smith, 2000; Pulliam, 1988; Wright, 1984). Hence, investigating the proximate behavioural processes individuals use to cope with different degrees of fragmentation may improve our understanding of the consequences of ongoing landscape modification for animal movements and space use and, ultimately, population distribution and dynamics.

Landscape fragmentation can have a number of consequences, such as an increase in the number of habitat patches, a decrease in patch size or an increase in the density of edges and linear features in the landscape (Ellis, 2011; Fahrig, 2003; Jaeger, 2000; Taylor et al., 2006). The consequences for animals are manifold and complex (Fahrig, 2003) and can be positive or negative, depending on the behavioural response to the physical landscape structure (Dickson & Beier, 2002; Poessel et al., 2014), as well as species-specific habitat preferences and sensitivity to habitat heterogeneity. For example, for species that preferentially use ecotones, a given level of habitat fragmentation may be beneficial in terms of resource availability and diversity (Torres, Carvalho, Panzacchi, Linnell, & Fonseca, 2011). Some species may also benefit from habitat fragmentation through greater local heterogeneity in resource patches with complementary functions (e.g. food resources and shelter in agricultural landscapes for roe deer; Hewison et al., 2001) or due to a higher density of corridors used for movement (e.g. roads or tracks for wolves; James and Stuart-Smith, 2000). In contrast, the dense network of linear landscape features in highly fragmented habitats may be detrimental when these features act as physical and/or behavioural barriers (e.g. caribou, Leblond et al., 2013; migratory herbivores, Seidler et al., 2015).

To exploit information efficiently about feeding sites, risky areas or escape routes, individuals have to identify and memorize landmarks in the landscape, generating a cognitive map by which an individual will later navigate (Benhamou, 1997; Presotto, Fayrer-Hosken, Curry, & Madden, 2019; Spencer, 2012). In this context, linear landscape features play an important role in the sharing of space among individuals in territorial

species (e.g. Hewison, Vincent, & Reby, 1998), and in the design of home ranges in species with area-restricted space use behaviour (Heap, Byrne, & Stuart-Fox, 2012; Long, Diefenbach, Wallingford, & Rosenberry, 2010; Marchand et al., 2015). However, these studies were often limited to a single species or study site, and did not account for variation in the density of linear features within the landscape. Animals do not use or select resources and habitats proportionally to their availability, leading to the emergence of a functional response (Aarts et al., 2013; Holbrook et al., 2019; Matthiopoulos et al., 2011; Mysterud & Ims, 1998) similar to that initially proposed by Holling (1959) in the context of predator-prey dynamics. In an analogous way, the nature of an individual's response to a given linear feature may vary in relation to the degree of landscape fragmentation, generating another kind of functional response to variation in the density of linear features in their environment. For example, the cognitive processes involved in spatial memory may become costly or inefficient when the linear landscape features used by animals as landmarks are too dense to be memorized (Fagan et al., 2013). This kind of variation in behavioural response could represent a key component of phenotypic plasticity which may help promote adaptation to major ongoing environmental change (Chevin, Lande, & Mace, 2010; Hazlett, 1988; Stamps, 1991). Furthermore, across species, linear features may serve different ecological functions (e.g. resources, cover, corridors/barriers, landmarks) depending on their habitat preferences and requirements, anti-predator behaviour, and sensitivity to disturbance. We thus need a better understanding of the functional roles that linear features may play in relation to their relative availability in the landscape and the ecology and life history of the target species (Moran, Hartig, & Bell, 2016).

In this study, we investigated the role of anthropogenic (i.e. roads and tracks) and natural (i.e. ridges, valley bottoms and forest edges) linear features on home range establishment for five contrasted species of large herbivore (Table 1; Hobbs, 1996; Jones et al., 1994; Manier and Hobbs, 2007). We analysed an extensive GPS data base (696 individuals) from nine populations living in contrasted landscapes, from mountain areas mostly divided by natural features, to lowlands that were highly fragmented by anthropogenic features (Fig. 1). We focused on the home range spatial scale which is an emergent feature derived from the movement of an individual in response to the distribution of resources, cover and thermal shelter, corridors and barriers, and the presence of landmarks (Fagan et al., 2013; Spencer, 2012; Stamps, 1995; Van Moorter et al., 2009).

Table 1: *Characteristics of each species, study site, monitoring period, sex, number of GPS-collared individuals and sampling design. Species were first ranked by habitat type (mountain vs forest species) and body mass (from smaller to larger species; Table 1 in supplementary material) and then by topographic complexity of the study site (for lower to higher elevation range; Table 1). For foraging specialization, we use “+” signs to indicate proximity to the “obligate browser” or “obligate grazer” ends of the gradient (i.e. nuancing the usual “intermediate feeder” terminology, based on collective knowledge from the long-term programs; see also Péron et al., 2018).*

Species	Habitat preferences	Feeding regime	Site	Elevation (m a.s.l.)	Habitat	Localisation (DD)	Monitoring period	Sex	n	Sampling frequency
Chamois (<i>Rupicapra rupicapra</i>)	Alpine meadows, cliffs, mountain forests ^a	Intermediate Feeder ^f	Les Bauges	700 to 2217 ^h	Meadows, cliffs, forest, valleys ^h	45.66°N, 6.21°E ^h	2003-2016	Males and females	16 and 118	1loc/day ^h
Mediterranean mouflon (<i>Ovis gmelini musimon</i> × <i>Ovis</i> sp.)	Mountain, highland ^b	Grazer ++ ^f	Caroux-Espinouse	532 to 1124 ^b	Forest, moorlands, cliffs, gorges ^b	43.63°N, 2.96°E ^b	2010-2017	Males and females	47 and 72	1loc/2h ⁿ
			Les Bauges	700 to 2217 ^h	Meadows, cliffs, forest, valleys ^h	45.66°N, 6.21°E ^h	2004-2014	Females	21	1loc/day ^h
Alpine ibex (<i>Capra ibex</i>)	Alpine meadows, cliffs ^c	Grazer + ^g	Bargy	600 to 2348 ⁱ	Meadows, cliffs, valleys ⁱ	46.00°N, 6.46°E ⁱ	2013-2018	Males and females	14 and 41	1loc/h ^o
Roe deer (<i>Capreolus capreolus</i>)	Clearcut, edges, disturbed forest, agricultural landscape ^d	Browser ++ ^f	Chize	47 to 101 ^j	Forest ^j	46.08°N, -0.416°E ^j	2004-2009	Females	16	1loc/4h ^k
			Trois-Fontaines	130 to 230 ^k	Forest ^k	48.66°N, 7.11°E ^k	2002-2009	Females	17	1loc/4h ^k
			Aurignac	250 to 400 ^l	Forest, agricultural ^l	43.27°N, 0.88°E ^l	2002-2017	Males and females	103 and 137	1loc/4h and 1loc/6h ^l
			Les Bauges	700 to 2217 ^h	Meadows, cliffs, forest, valleys ^h	45.66°N, 6.21°E ^h	2005-2016	Females	18	1loc/day ^p
Red deer (<i>Cervus elaphus</i>)	Forest ^e	Intermediate + ^f	La Petite Pierre	200 to 400 ^m	Forest, meadows ^m	48.86°N, 7.32°E ^m	2000-2018	Females	76	1loc/2h ^m

Notes: ^aNesti et al., 2010; ^bMarchand et al., 2014; ^cGrignolio et al., 2003; ^dTufto et al., 1996; ^e Clutton-Brock et al., 1987; ^f Redjadj et al., 2014; ^g Hofmann, 1989; ^h Darmon et al., 2014; ⁱ Marchand et al., 2017; ^j Gaillard et al., 2013; ^k Gaudry et al., 2018; ^lMorellet et al., 2011; ^m Chassagneux et al., 2019; ⁿMarchand et al., 2015; ^o Marchand et al., 2017; ^p Tablado et al., 2016.

We first investigated the distribution of linear features in relation to the core and the periphery of the home range depending on their expected role for a given species (Table 2; Fig. 2a). More specifically, based on previous knowledge of species-specific needs, we hypothesized that linear features that are either associated with a perceived risk, or that are not associated with any specific resource or risk, should preferentially occur at the home range periphery (H1a; Fig. 2a, Table 2). In particular, this expectation concerned those linear features that have previously been identified as barriers and/or landmarks to large herbivore movements (roads, tracks, valley bottoms; Coulon et al., 2008; Dyer et al., 2002; Laurian et al., 2008; Table 2), as well as edges between forest and open habitats in mountain species that preferentially use grass-rich open habitats with high visibility (Grignolio, Parrini, Bassano, Luccarini, & Apollonio, 2003; Marchand et al., 2015; Nesti, Posillico, & Lovari, 2010). In contrast, we expected linear features that are associated with food or cover to be preferentially found in the home range core (H1b, Fig. 2a, Table 2). This expectation concerned forest edges that provide high quality browsing habitats for roe deer (Saïd & Servanty, 2005), and ridges that offer both food and refuge (for thermoregulation and against disturbance/predation; Bon and Campan, 1989; Nesti et al., 2010; Saunders, 1955) for mountain species. Second, for linear features that we presumed to act as landmarks or behavioural barriers, we expected the strength of selection in the periphery of the home range to decline as feature density in the local environment increased (H2, Fig. 2b). That is, due to the constraints of a minimum area for a viable home range and memory costs (Fagan et al., 2013), we assumed that when linear features were especially dense, an individual would be unable to avoid including them in its core range (Burt, 1943; Fagan et al., 2013).

MATERIAL AND METHODS

1. Study areas and species

We collected animal locations using GPS collars ($n=696$ individuals) for five large herbivores: chamois (*Rupicapra rupicapra*), Mediterranean mouflon (*Ovis gmelini musimon* x *Ovis* sp.), Alpine ibex (*Capra ibex*), roe deer (*Capreolus capreolus*) and red deer (*Cervus elaphus*) inhabiting seven study sites (Table 1, Fig. 1). Roe deer were monitored on four sites, while a maximum of three species (roe deer, mouflon and chamois) were simultaneously studied on one site (Table 1). In total, we analysed nine species-site combinations, four involving both males and females, and five of which concerned only females (i.e. 13 sex-population data sets, see details in Table 1). The seven study sites differed in terms of landscape heterogeneity, habitat types, and human activity, with pronounced variation in the density of linear features, ranging from 0 to 6197 m/km² (Coefficient of Variation CV=0.76) for anthropogenic linear features and from 0 to 5458 m/km² (CV=0.90) for natural features (Fig. 1, Table S1).

Table 2: Expected functions (text) and position (color) in the home range of anthropogenic and natural linear features for each species. In blue, the linear feature was expected to be selected at the home range periphery. In white, no selection was expected. In red, the linear feature was expected to be selected in the core home range. Species were first ranked by habitat type (mountain vs forest species) and body mass (from smaller to larger species; Table 1 in supplementary material) and then by topographic complexity of the study site (for lower to higher elevation range; Table 1). See text for details.

		Anthropogenic			Natural		
		Road	Track	Ridge	Valley bottom	Forest edge (OC)	Forest edge (tree st.)
Mountain species	Chamois	Barrier ^{a,b}	Landmark/Barrier ^{c,d}	Food/Refuge ^{e,f}	Landmark	Landmark ^g	
	Mediterranean mouflon	Barrier ^{a,b}	Landmark/Barrier ^{c,d}	Food/Refuge ^{e,f}	Landmark ^c	Landmark ^g	
	Alpine ibex	Barrier ^{a,b}	Landmark/Barrier ^{c,d}	Food/Refuge ^{e,f}	Landmark	Landmark ^g	
Forest species	Roe deer	Barrier ^{a,b}	Landmark/Barrier ^{c,d}		Landmark ^d	Food ^h	Food ^h
	Red deer	Barrier ^{a,b}	Landmark/Barrier ^{c,d}		Landmark		

Notes: ^aDyer et al., 2002; ^bLaurian et al., 2008; ^cMarchand et al., 2017b; ^dCoulon et al., 2008; ^eNesti et al., 2010; ^fSaunders, 1955; ^gMarchand et al., 2015; ^hSaïd and Servanty, 2005

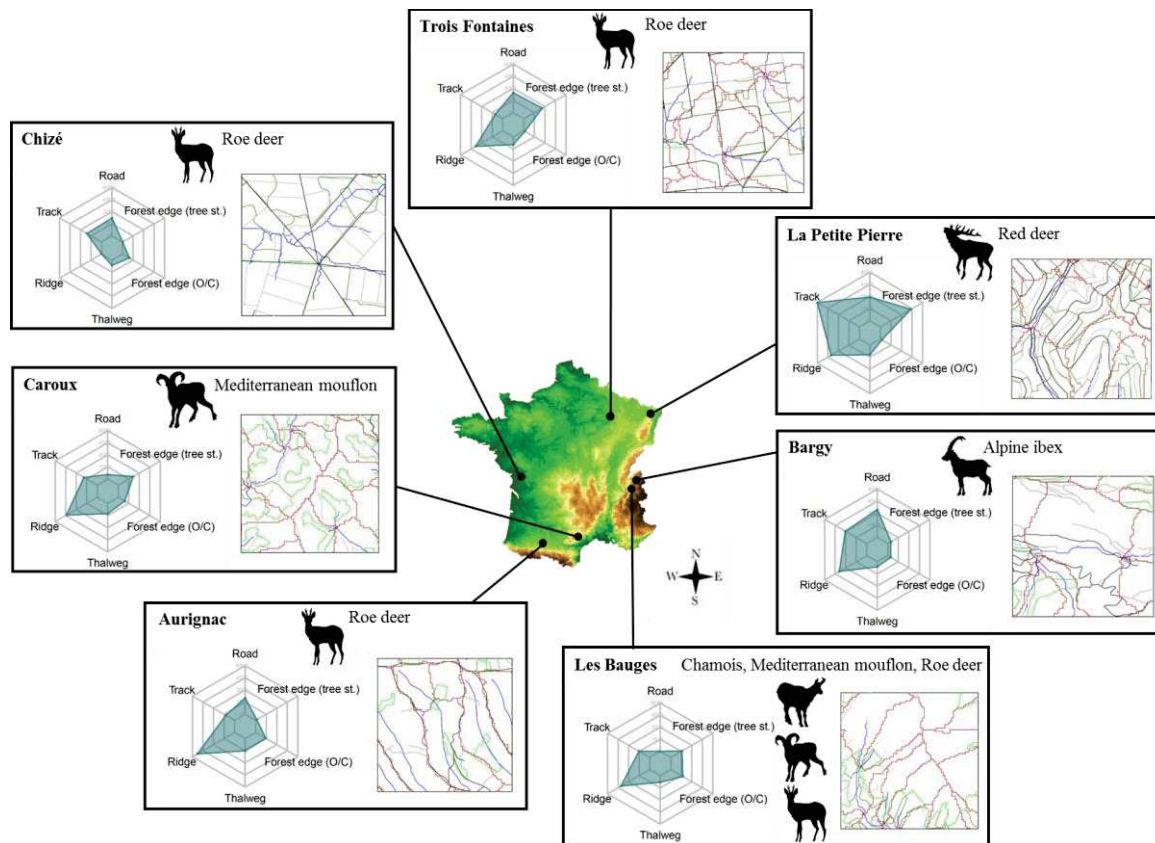


Figure 1: Map of the study sites. Each square corresponds to a 4km² random block of each study site for visual comparison of the density of linear features among sites. In black: road, in grey: track, in brown: ridge, in blue: valley bottom, in green: forest edge between open and closed habitats, in dark green: forest edge between tree stands. On the topographical map of France, colours represent elevation, from green (0 meters a.s.l.) to brown (4810m a.s.l.). Each spider chart has the same scale (from 0 to 6000m/km²) to facilitate visual comparison of the density of linear landscape features among sites. For each site, the studied species are indicated. For the pictograms: ©C. Saint-Andrieux

2. GPS data and home range computation

Animals were captured with a variety of methods across study sites and mostly fitted with Lotek 3300S, 3300L and 4400M (revision 2; Lotek Engineering Inc., Carp, ON, Canada) or Vectronic (GPS Plus, Vectronic Aerospace, Berlin, Germany) GPS collars (more details in Table 1 and references therein). For our analyses, we only considered adults (i.e. individuals ≥ 2 year-old, after the period of putative natal dispersal) and yearlings (e.g. roe deer in Aurignac; see Debeffe et al., 2012). We collected GPS data with variable schedules (Table 1). Downgrading sampling frequency in the ibex-Bargy data set from 1 location/hour (original) to 1 location/day (corresponding to the lowest frequency across data sets, Les Bauges, Table 1) and repeating the analysis detailed below provided qualitatively similar results. In the following, we restricted the analyses to animals with at least 70% of successful locations per month (from 20 locations per month for roe deer and chamois in Les Bauges to 250 locations for mouflon in Caroux). We plotted the relationship between number of locations and home range size for the site with the lowest location number (Les Bauges) which indicated that an asymptote for home range

size was achieved at around 20 locations per month (see also Börger et al., 2006 and Pellerin et al., 2008 on roe deer). We removed outliers (1.2% of the full data set) based on unlikely movement characteristics (Bjørneraas, Van Moorter, Rolandsen, & Herfindal, 2010).

We estimated the occurrence distribution for each animal using the fixed kernel method (Worton, 1989) with the LSCV method for the smoothing factor h (Seaman, Griffith, & Powell, 1998) implemented in the R package `adehabitatHR` (Calenge, 2006). We did not use auto-correlated Kernel Density Estimates to compute home range size because the range distribution provided by this recent approach was less appropriate than the occurrence distribution provided by classical KDE (Fleming et al., 2015, but see Figs. 19:20 in supplementary material). Moreover, we checked that our results were robust regardless of the method used to compute home range size (see Table S4, Figures 19 and 20 in the Supplementary material). We computed individual home ranges at the monthly scale to account for individual heterogeneity in habitat selection within the year in relation to changes in food availability, physiological requirements and human disturbance (Bonnot et al., 2013; Marchand et al., 2014; Pettorelli et al., 2006; Richard et al., 2011; see Figs 1:9 in supplementary material). This temporal scale allowed us to study a time window across which resource availability and disturbance were relatively stable, and during which individuals could be considered as stationary, with enough data to provide an unbiased estimate of home range size. Moreover, our approach allowed us to account for potential variation in the density of linear features in the local area related to monthly changes in animal behaviour (Holbrook et al., 2019).

3. Linear landscape features

We included six linear landscape features extracted from the Institut National Géographique (<https://geoservices.ign.fr/documentation/diffusion/telechargement-donnees-libres>) in the analyses: four were considered natural (i.e. ridges, two types of forest edge and valley bottoms) and two were of anthropogenic origin (i.e. roads, tracks). Tracks included both hiking trails and pathways. None of these linear features were true physical barriers (e.g. fenced highways, large rivers) for any of the study species. Roads and tracks were extracted from the BD CARTO© data set. We identified ridges and valley bottoms from the digital elevation model (resolution: 25 m; source: BD ALTI© data set) using the `r.param.scale` tool in GRASS GIS 6.4.4 (Neteler, Bowman, Landa, & Metz, 2012). We extracted forest edges from the BD FORET© data set. Then, we separated forest edges into two types: edges between open and closed habitats (noted “O/C”), and edges between tree stands (i.e. different dominant tree species, noted “tree st.”; Fig. 1).

4. Influence of linear landscape features and of their availability on the position of the home range core and periphery

We evaluated our predictions (Fig. 2, Table 2) by estimating the relative densities of the various linear features within 19 segments of each individual’s monthly home range, where each segment is defined by the 5% contours of the Kernel density

distribution from [0-5%] to [90-95%]. For each linear feature, and for each segment, we computed a density ratio according to equation (1) from Marchand et al. (2017b):

$$\text{Density ratio } i = \frac{\text{Linear feature density in the section } i}{\text{Linear feature density in the 99\% home range}} \quad (1)$$

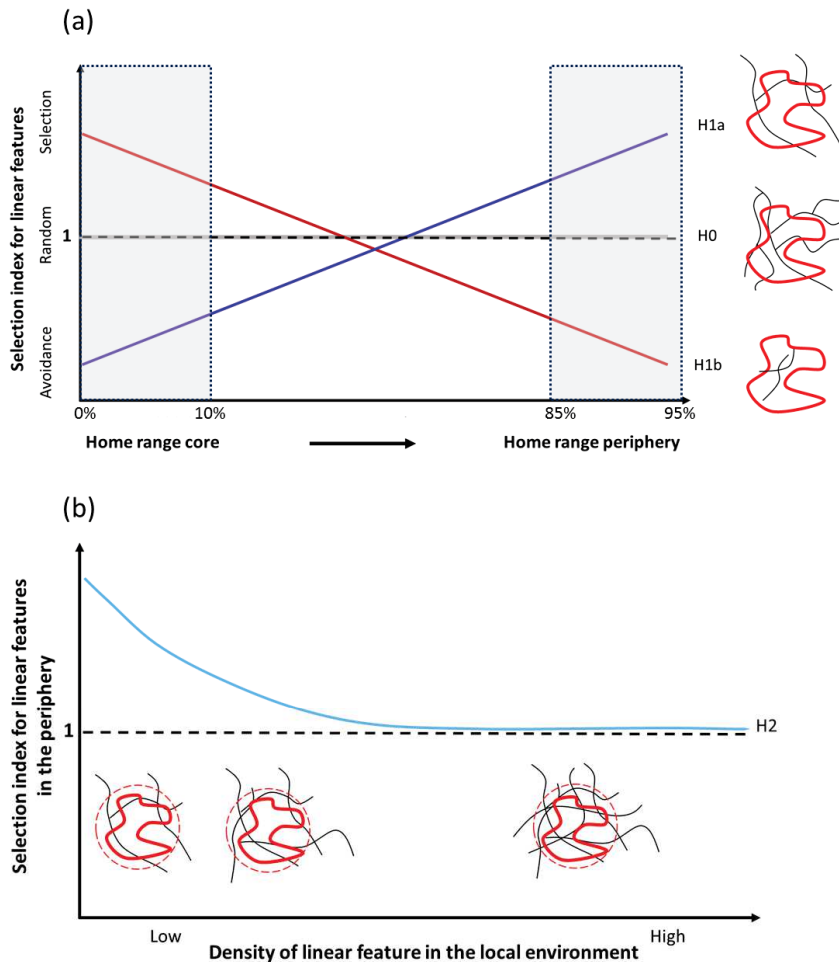


Figure 2: (a) Conceptualization of how selection of linear landscape features should vary from the core to the periphery of the individual home range when these features are preferentially found at the home range periphery (H1a, blue regression line), within the home range core (H1b, red regression line) or randomly distributed across the home range (selection index of 1 along core/periphery continuum, constant grey line, H0). Home range is indicated on the right side by a red line while grey lines correspond to linear features. The grey boxes correspond to the UD percentage chosen to represent the core and the periphery of the home range. (b) Conceptualization of how selection at the periphery of the home range for a given linear feature should vary with the density of this feature in the local area (dotted circle). We expected this selection to attenuate when the density of the linear feature increased in the local environment due to the costs of memory, but also because animals require a minimal area to live. Home range is indicated at the bottom by a red line while grey lines correspond to linear features.

First, if a linear feature is randomly distributed within the home range, the 95% confidence intervals (95% CI) of the density ratios averaged over all individual-months should include 1. Alternatively, when the 95% CI for relative density is lower or higher

than 1, this indicates that the linear feature was included less (i.e. avoided) or more (i.e. selected) than expected in the focal home range segment i , respectively. For this analysis, we considered that the periphery of the home range corresponded to the 90-95% segment, while the core home range corresponded to the 0-5% and 5-10% segments (Fig. 2). These extreme UD values allowed us to investigate variation in the behaviour of large herbivores with respect to linear landscape features across the entire home range (Marchand et al., 2017; see Fig. 10:18 in the supplementary material showing the relative density per 5% segment of the home range UD, for each study site and each linear landscape feature). Repeating the analyses considering the area just beyond the home range border rather than restricting our analyses to the home range periphery (90-95% UD) did not qualitatively change the results (results not shown).

Second, we expected selection for a given linear feature in the periphery of the home range to decline as the density of that feature in the local environment increased (Fig. 2b). We specifically evaluated this prediction for linear features presumed to act as landmarks or behavioural barriers (i.e. selected in the home range periphery), and for those that were distributed throughout the home range. This analysis was designed to evaluate whether the absence of selection at the home range periphery could be related to a particularly high density of a given feature in the landscape (Fig. 2b). We tested our prediction using a multiplicative approach - a functional response in habitat selection sensu Holbrook et al. (2019) - focusing, for each sex and population, on the relationship between the density ratio of linear features in the periphery of the home range (90 to 95% segment of the home range, noted density ratio_{95%}) and their density in the local area. We defined the local area for each individual as a circle centred on the home range centroid with a radius equal to the greatest width of the monthly home range at 95% (Fig. 2b). The density of linear features in the local area defined by this circle was estimated for each individual and each month. This monthly approach allowed us to account for potential variation in the density of linear features in the local area related to monthly changes in animal behaviour (see also “GPS data and home range computation” section; Holbrook et al., 2019).

We analysed the data by considering each sex and population separately. We fitted three models with the density ratio_{95%} as the response variable, and density in the local area as an explanatory variable. All the models included year, month (nested in year) and individual identity as random factors on both the intercept and the slope to account for repeated measurements of the same individual and the same time period. We fitted the null model (i.e. no functional response, where the density ratio_{95%} is constant irrespective of the density of the linear feature in the local area), a linear model (the density ratio_{95%} varies proportionally with density of the focal linear feature in the local area) and a non-linear model: Generalized Additive Mixed Model (GAMM; the density ratio_{95%} varies non linearly with density of the focal linear feature in the local area). We used penalized regression spline type smoothers for GAMM and a Gaussian distribution. We compared these models using the Akaike Information Criterion with second order adjustment (AICc) to correct for small sample bias (Burnham & Anderson, 1998) using the cAIC4 package which allows computation of the conditional AIC in mixed

models estimated with both lme4 and gamm4 packages. This metric is asymptotically equal to AIC as sample size increases (Anderson & Burnham, 2002). We ranked the three candidate models for each site, species and linear feature combination using the difference in AICc ($\Delta AICc$) between the focal model and the best one, as implemented in the R package AICcmodavg (Linden, 2019). Models with $\Delta AICc \leq 2$ were considered equivalent (Anderson & Burnham, 2002) and we selected the simplest model based on parsimony rules (Arnold, 2010). For all models, we ensured that the assumptions of normality and structure of residuals were fulfilled (Zuur et al., 2010). The R version 3.6.2 software was used for the analyses (R Development Core Team 2020).

RESULTS

1. Influence of linear landscape features on the position of the home range core and periphery

For both sexes and across all species/populations, nearly all linear features were distributed non-randomly with respect to the individual home range, with almost identical results (92%) in males and females (Fig. 2a, Fig. 3, Figs. 10:18 in supplementary material). As expected (H1a in Fig. 2a, Table 2), in four species out of five, roads, tracks and valley bottoms consistently (>80%) occurred at relatively lower density in the home range core and, conversely, in relatively higher density at the home range periphery (H1a in Fig. 2a, Fig. 3, see Figs. 10:18 in supplementary material for details). Female red deer were the only exception to this general pattern as most linear features were distributed evenly within their home range (but see sub-section 2 below). The numerator of the percentages above corresponds to the number of linear features across all population and sex combinations where we actually found the expected result (in the core or periphery of the home range). The denominator corresponds to the total number of linear features assessed across all population and sex combinations.

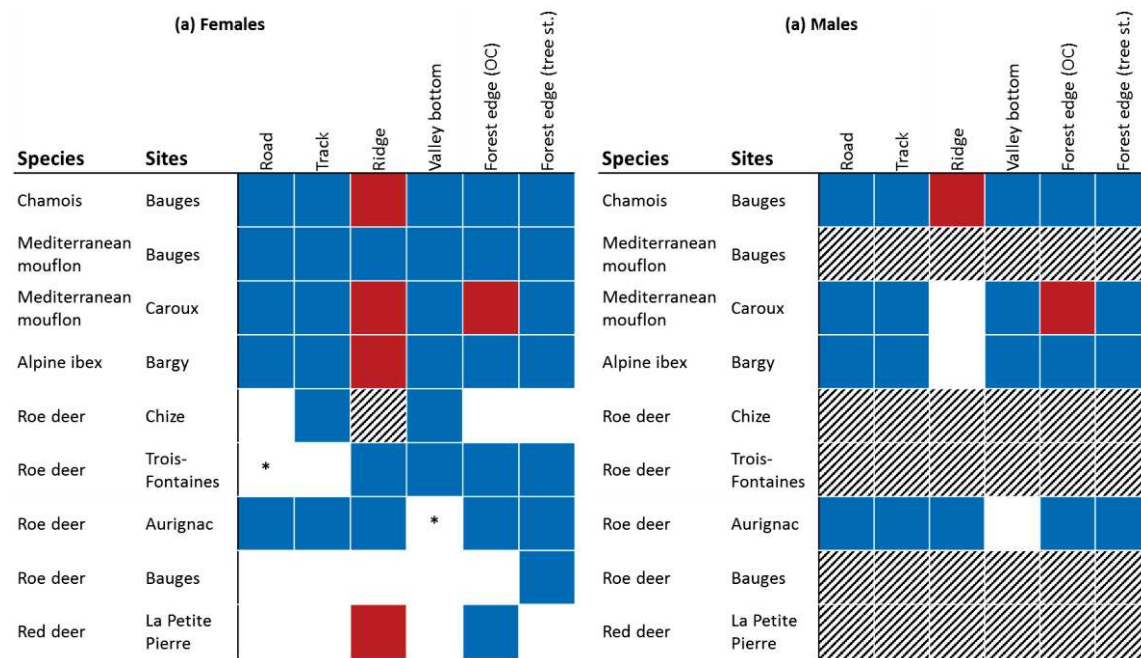


Figure 3: Relative position of linear features in the home range of each species and site for both sexes. Hatched squares correspond to non-tested relationships, white squares correspond to an absence of selection, blue squares correspond to selection at the periphery of the home range (90-95% segment; H1a) and red squares correspond to selection within the home range core (0-5% and 5-10% segments; H1b; see Fig. 2a and Figs. 10:18 in supplementary material). Squares with an asterisk indicate an equivocal pattern concerning selection of that linear feature in the home range core or periphery. Species are first ranked by habitat type (mountain vs forest species) and body mass (from smaller to larger species; Table S1) and then by topographical complexity of the study site (from lower to higher elevation range; Table 1).

Contrary to our expectation (H1b in Fig. 2a, Table 2), both types of edges (between open and closed habitats, and between tree stands) also tended to occur mostly at the periphery of the home range in roe deer (Fig. 3). In contrast, forest edges occurred more frequently than expected in the core of the home range in mouflon of both sexes. Ridges also tended to be preferentially located within the core of the home range in chamois, mouflon and ibex (H1b in Fig. 2a, Table 2, Fig. 3).

2. Functional responses

When considering all combinations of sex, site and species, compared to linear models, constant or non-linear models always better explained the relationship between the selection of linear landscape features at the home range periphery and the density of these linear features in the local landscape (Table 3, Table S3). We detected the expected functional response for many site/population/linear feature combinations. Accordingly, when a given linear feature was rare in the landscape, the difference in the density of that feature between the home range periphery and the local landscape was at its highest. In contrast, when a linear feature was widespread in the landscape, the density of that feature in the home range periphery did not differ from that in the local area. That is, selection for the feature decreased when the density of the feature in the

local area increased up to some threshold density, ranging from 250 to 6000 m of linear landscape feature per km² depending on sex and on the type of linear landscape feature considered (Fig. 4). Above this threshold, the density ratio^{95%} of the linear feature in the home range periphery was constant, even when the density of the feature in the local area increased (H2 in Fig. 2b). As expected, the functional response for selection of a given linear feature at the home range periphery varied depending on the density of that feature in the local area for each sex-population combination. For example, in sites where the density of a linear feature in the local landscape was high, such as roads and tracks for red deer in La Petite Pierre (Fig. 1; Table S2), the constant model was retained as the best model.

Table 3: Model selection evaluating the relationship between density ratio in the 95% section of the home range and the density of linear features in the local area, for each species, site and for both sexes. The selected models (lowest AICc, with a minimum $\Delta AICc$ of 2) are reported in the table. GAM models were selected when the density ratio_{95%} varied non linearly in relation to the density of the focal linear feature in the local area. Null models were selected when the density ratio_{95%} was constant irrespective of the density of the linear feature in the local area. Boxes with “untested” correspond to linear features selected in the home range core (Fig.4). Species were first ranked by habitat type (mountain vs forest species) and body mass (from smaller to larger species; Table 1 in supplementary material) and then by topographic complexity of the study site (for lower to higher elevation range; Table 1)

Sex	Species	Sites	Road	Track	Ridge	Valley bottom	Forest edge (OC)	Forest edge (tree st.)
F	Chamois	Les Bauges	Gamm	Gamm	<i>untested</i>	Gamm	Gamm	Gamm
	Mediterranean mouflon	Caroux-Espinouse	Gamm	Gamm	<i>untested</i>	Gamm	<i>untested</i>	Null
	Mediterranean mouflon	Les Bauges	Null	Null	Null	Null	Gamm	Gamm
	Alpine ibex	Bargy	Gamm	Gamm	<i>untested</i>	Gamm	Gamm	Gamm
	Roe deer	Chize	Null	Gamm	<i>untested</i>	Gamm	Gamm	Gamm
	Roe deer	Trois-Fontaines	Null	Gamm	Null	Gamm	Null	Null
	Roe deer	Aurignac	Gamm	Gamm	Gamm	Gamm	Gamm	Gamm
	Roe deer	Les Bauges	Null	Null	Null	Gamm	Gamm	Null
	Red deer	La Petite Pierre	Null	Null	<i>untested</i>	Gamm	Gamm	Gamm
M	Chamois	Les Bauges	Null	Gamm	<i>untested</i>	Null	Gamm	Gamm
	Mediterranean mouflon	Caroux-Espinouse	Gamm	Gamm	Null	Gamm	<i>untested</i>	Null
	Alpine ibex	Bargy	Null	Null	Null	Gamm	Gamm	Gamm
	Roe deer	Aurignac	Null	Null	Gamm	Null	Gamm	Gamm

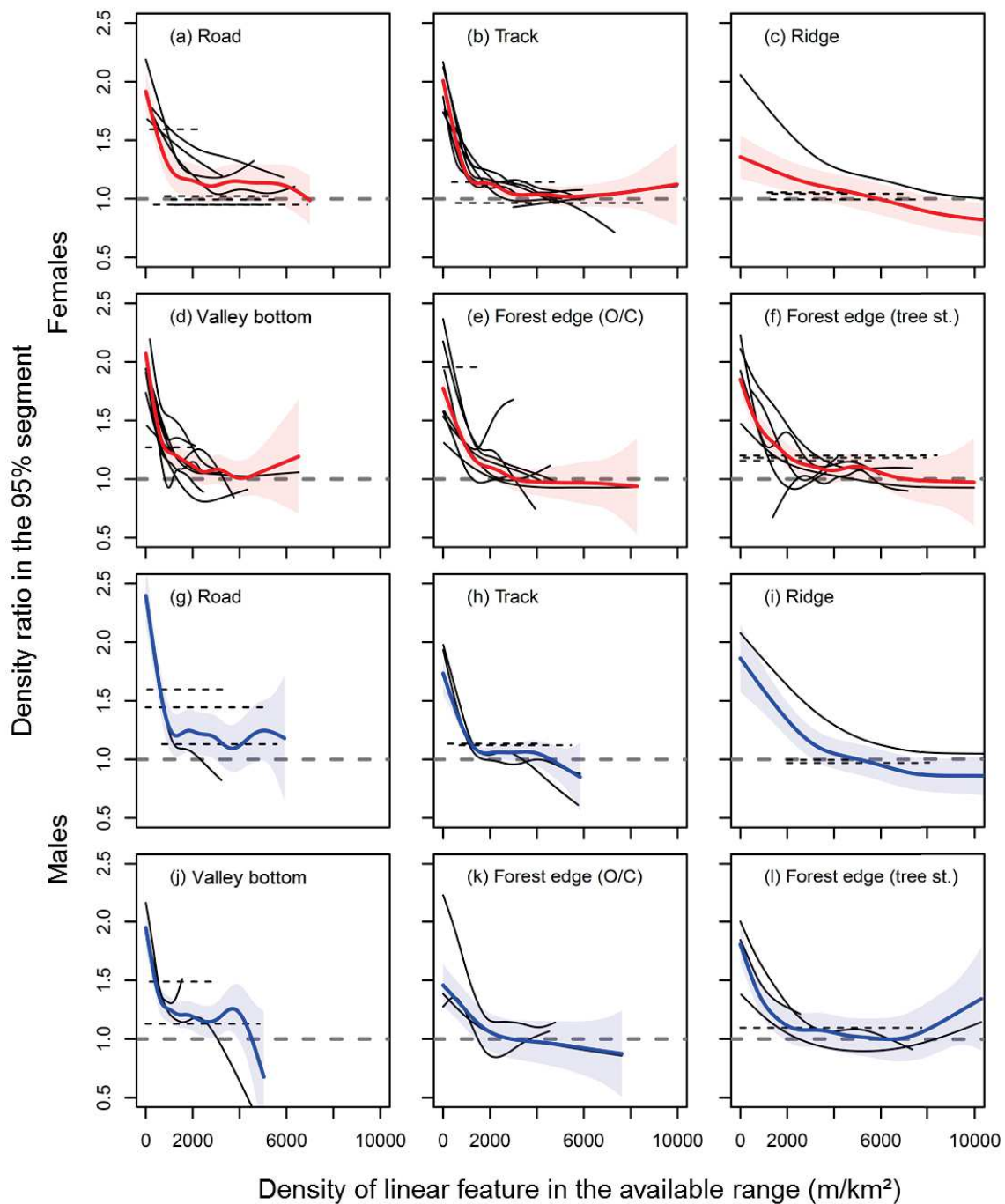


Figure 4: Functional responses in the selection of each linear feature in the home range periphery (density ratio in the 95% segment) relative to the density of each linear feature in the local area, from (a) to (f) for females and from (g) to (l) for males (see Fig. 2b). The grey curves correspond to relationships between density ratios in the 95% segment and in the local area only for populations for which the null or gam models were selected (Table 5). The dotted lines indicate that the null model was selected while solid lines indicate that the gam model was selected. The curve in bold represents a global model where all populations-species for a given sex and linear feature were pooled in order to include the entire continuum of local densities: red curves for females, the blue curve for males, with year, month (nested in year), individual identity and population as random factors.

DISCUSSION

Using an exceptional GPS data set of 696 individuals from five different species inhabiting contrasted environments, we provided comprehensive empirical evidence that large herbivores use linear landscape features to delimit their home range, despite the fact that they can potentially move across them (Beyer et al., 2016). We also found that the relative importance of these linear features for delimiting the home range decreased as their density in the local landscape increased. This functional response (*sensu* Holbrook et al., 2019) for selection of the linear feature relative to its density in the landscape was similar in both males and females, and across all species, despite marked species-specific variation in the intensity of sexual segregation (Bonenfant et al., 2007; Conradt, 1999; Ruckstuhl & Neuhaus, 2005) and in ecological requirements (Hofmann, 1989; Redjadj et al., 2014; reviewed in Table S1). We suggest that linear features have a preponderant influence on how large herbivores perceive and use the landscape to establish their home range. While linear landscape features have previously been reported to influence animal trajectories (Beyer et al., 2016; Coulon et al., 2008; Marchand et al., 2017), we show that they can also play a key role at broader spatial scales.

As expected, linear landscape features that could be perceived as sources of mortality risk were preferentially positioned at the periphery of the home range. In particular, because large herbivores can identify anthropogenic linear features as being associated with increased mortality risk and, hence, avoid crossing them (*i.e.* behavioural barriers; Coulon et al., 2008; Dyer et al., 2002; Laurian et al., 2008), these structures occur more frequently close to the home range boundaries. However, differences in the response of individuals and populations to anthropogenic linear features may also arise from how intensively and regularly the feature is used by humans. For example, roads were over-represented in the periphery of the home range of roe deer only in the population with the highest road traffic (*i.e.* in Aurignac), but not in the three other populations where traffic was limited (*i.e.* in the enclosed populations of Chizé and Trois-Fontaines and the mountain population of Les Bauges). Unfortunately, we had no empirical measure of the intensity of use of each linear feature by humans within study sites, so we were not able to investigate the influence of spatial variation in relative risk on the individual responses observed (see Gundersen et al 2019 for an example). Likewise, the number of populations and species studied here ($n=7$ and 5, respectively) was not high enough to evaluate the impact of variation in the intensity of human activities for explaining differences between populations or species (*e.g.* using the Human Footprint Index, Tucker et al 2018). Furthermore, linear features that were associated with neither risk nor resources (*e.g.* valley bottoms; Table 2) were also preferentially found at the periphery of the home range. Hence, natural linear features and, to some extent, anthropogenic features, appear to provide spatial cues for large herbivores on which they can base their cognitive map of the limits of their home range (Benhamou, 1997). Conversely, there was only partial support for the hypothesis that linear landscape features linked to resource availability occurred preferentially in the core of the home

range. For instance, forest edges were preferentially found at the periphery of the home range in three of the four roe deer populations (Fig. 3), despite the fact that this linear feature likely provides high quality food resources (Saïd & Servanty, 2005; see Table 1). This result might suggest that the role of linear landscape features as barriers to movement and/or as landmarks for delimiting the home range prevails over all other ecological functions. In line with our expectations, ridges were the only linear feature that occurred preferentially at the core of the home range for mountain-dwelling species (i.e. chamois, Alpine ibex and mouflon), especially for females. This can be explained by the fact that mountain ridges have complementary functions for mountain ungulates, being both associated with food resources and cover. Indeed, ridges include a high diversity of slopes and aspects, which is associated with high resource quality and quantity for large herbivores (Marchand et al., 2014; Mysterud, Langvatn, Yoccoz, & Stenseth, 2001). Ridges also act as refuges against predators (Festa-Bianchet, 1988; Hamel & Côté, 2007) and thermal stress, as they occur at high elevation and are close to cliffs. This is of paramount importance for females (Fig. 3), which require safe areas to protect their young (Baruzzi, Lovari, & Fattorini, 2017; Bon, Joachim, & Maublanc, 1995; Stefano Grignolio, Rossi, Bertolotto, Bassano, & Apollonio, 2007; Hoglander, Dickson, Rosenstock, & Anderson, 2015). While this result highlights the need to elucidate the multiple functions played by linear features when studying the ecological consequences of habitat fragmentation on home range extent (Gaudry et al., 2018), the contrasted responses to forest edges in the two populations of Mediterranean mouflon illustrate that the function of a given linear feature could also be context-dependent. Indeed, in the low elevation range of the Caroux-Espinouse population (Table 1, Fig. 3), forest edges offer both refuge and thermal shelter on one side (i.e. in the forested area) and food on the other (i.e. in open grass-rich areas; see Marchand et al., 2015) and are, therefore, preferentially found in the core home range. In contrast, the marked altitudinal gradient in Les Bauges population constrains individuals to choose between lowland forests and open highlands to limit movement costs, so that habitat edges were consequently mostly found in home range periphery for this population.

The strength of selection for a given linear landscape feature at the home range periphery depended on the density of that feature in the local landscape, indicating a functional response at the home range scale (Holbrook et al., 2019; Mysterud & Ims, 1998). Linear features were avoided, and occurred disproportionately at the home range periphery, only when their density in the local landscape was low. When their local density was high, linear features occurred across the entire home range (Fig. 4). This situation is exemplified by the red deer population, for which we found virtually no selection of linear landscape features, either in the home range core or at the periphery. This is likely because individuals in this population are unable to use linear features as efficient landmarks due to the combined effect of their very high density and the very large home ranges reported here (Table S1). These results highlight the importance of our comparative approach (Holbrook et al., 2019) to show that the inclusion of a given linear feature in the core or in the periphery of the home range varied mainly in relation to the relative density of this feature (Fig. 4). These results also illustrate how animals

adjust their behavioural decisions depending on the environmental conditions encountered, so that responses that are not always linear, providing essential knowledge for informed management of populations and landscapes (Beyer et al. 2013). Here, we revealed that animals are unable to modify their behavioural response to linear landscape features above a certain density of these features, but also that small changes in this density can have large effects on how individuals select their home range.

Our results also raise questions about the potential responses of animals to an ever increasing density of linear features due to ongoing habitat fragmentation (Tucker et al., 2018). When the available habitat was interspersed with a high density of roads, Jerina (2012) observed smaller home range sizes in Slovenian red deer. However, animals need to include enough resources within their home range (food, cover/refuge, conspecifics/partners; Macdonald, 1983) to survive and reproduce (Burt 1943). Given these constraints, when linear landscape features are particularly dense, an animal likely has no option to locate their home range in a way that restricts most linear features to the periphery of the range, while fulfilling its basic needs. In addition, linear landscape features may be less useful as landmarks to delineate a home range in this situation, especially as memory processes may become costly or inefficient when cues are overly complex (Fagan et al., 2013).

For all these reasons, and as supported by the consistent functional responses that occurred in our study (Fig. 4), large herbivores could be constrained to include linear landscape features in the core of their home range, rather than only at the periphery, when linear features exceed a given density. However, functional responses may occur at multiple spatial scales: a functional response within an individual's home range might occur if the range includes a highly variable density of linear features. But functional responses may also occur across individuals that live in habitats with a wide range of linear feature densities.

This result also raises further questions concerning the impact of linear features on individual performance that are still to be evaluated. Further studies are also required on the population-level consequences of having to cope with linear landscape features, including anthropogenic structures which may be perceived as mortality risks (Dyer et al., 2002; Laurian et al., 2008). In the context of increasing recreational activities during the recent decades (Wheaton, 2010) and of ongoing fragmentation of habitats, our findings thus call for more investigations on the pervasive effects of linear landscape features on individual fitness (French et al., 2011). One possible approach would be to relate selection coefficients to changes in population size over time, as proposed by Matthiopoulos et al. (2016; 2019) in their "habitats-to-populations framework", which links habitat preference to population growth.

ACKNOWLEDGEMENTS

The study was funded in part by ANR grant Mov-It coordinated by A.L. (ANR-16-CE02-0010). We thank all the professionals and numerous trainees for their technical support in trapping, tagging and monitoring GPS-collared animals on all study sites. We also warmly thank Simon Penel for his help with the in2p3 cluster and Delphine Ducros for her help with Aurignac data. We gratefully acknowledge IN2P3 for providing their computer resources. We also thank all the Mov-It team for the fruitful discussions on this project and two anonymous referees for constructive comments on an earlier version of the manuscript.

AUTHORS' CONTRIBUTIONS

J.S.-F, P.M., M.G., G.Y. and A.L. conceived the ideas and designed methodology; P.M., M.G., N.M., A.J.M.H., Y.C., H.S. and S.S. collected the data; J.S.-F analyzed the data. All authors contributed critically to the drafts and gave final approval for publication.

SUPPLEMENTARY MATERIAL

Table S1: *Characteristics of each species and study site. Species are first ranked by habitat type (mountain vs. forest species) and body mass (from small to large species; Table 1 in supp. material) and then by topographic complexity of study site (for low to high elevation range; Table 1)*

Species	Body mass F (80% CI; kg)	Body mass M (80% CI; kg)	95% monthly home range size of females (ha)	95% monthly home range size of males (ha)	Sociality	Anti-predator behavior	Site	Area (km ²)	Enclosed site	Climate	Number of monitored day per month (mean, min and max)
Chamois (<i>Rupicapra rupicapra</i>)	25-34	30-42	132	134	Group living (F) ^a Solitary to group living (M)	Using refuge areas (cliffs), running ^f	Les Bauges	52.0 ^g	No	Mountain ^g	28.08, 15.15, 30.83
Mediterranean mouflon (<i>Ovis gmelini musimon</i> × <i>Ovis</i> sp.)	21-30	28-49	124	151	Group living ^b	Flying, grouping ^f	Caroux-Espinouse	16.6 ^h	No	Mediterranean ^h	20.34, 15.01, 29.92
			571				Les Bauges	52.0 ^g	No	Mountain ^g	28.11, 16.90, 30.69
Alpine ibex (<i>Capra ibex</i>)	37-51	70-95	172	399	Group living ^c	Using refuge areas (cliffs) ^f	Bargy	70.0 ⁱ	No	Mountain ⁱ	29.77, 15.58, 30.00
Roe deer (<i>Capreolus capreolus</i>)	20-25	22-30	55		Temporary territoriality (M) ^d	Hiding ^f	Chizé	26.1 ^j	Yes	Oceanic ^j	20.49, 15.14, 28.67
			61				Trois-Fontaines	16.7 ^k	Yes	Continental ^k	20.43, 15.14, 29.99
			99	149	Solitary to small group		Aurignac	80.0 ^l	No	Oceanic ^l	28.93, 15.00, 30.84
			84				Les Bauges	52.0 ^g	No	Mountain ^g	26.97, 15.08, 30.64
Red deer (<i>Cervus elaphus</i>)	80-110	130-160	452		Group living ^e	Hiding, grouping ^f	La Petite Pierre	26.7 ^m	No	Continental ^m	25.60, 15.50, 31.00

Notes: ^aLoison et al., 1999; ^bBon and Campan, 1989 ; ^cToigo et al., 1995 ; ^dPays et al., 2007 ; ^eClutton-Brock et al., 1982 ; ^fFisher et al., 2002 ; ^gDarmon et al., 2014 ; ^hMarchand et al., 2014; ⁱMarchand et al., 2017; ^jGaillard et al., 2013 ; ^kSaïd et al., 2009 ; ^lMorellet et al., 2011 ; ^mRichard et al., 2010

Table S2: *Density median of each linear feature (m/km²) in the available range of individuals in a given site, with 2.5% and 97.5% quantile in each site. Sites are ordered by topographic complexity.*

Site	Road	Track	Ridges	Valley bottom	Forest edge (OC)	Forest edge (tree st.)
Chizé	2288 [975;4556]	2150 [400;6163]	NA	677 [0;3365]	1005 [0;2363]	0 [0;2731]
Trois-Fontaines	2538 [945;4395]	1100 [0;2325]	3974 [1511;5872]	988 [18;2100]	144 [0;1170]	2684 [437;4767]
Aurignac	2072 [700;3561]	1275 [327 ;2690]	5458 [2408 ;10571]	1566 [333;3721]	1473 [0;5305]	160 [0;6623]
La Petite-Pierre	3025 [2036;4461]	6197 [3430;7143]	4173 [3013;4851]	1236 [826;1736]	205 [0;688]	4469 [2773;5484]
Les Bauges	0 [0;1575]	1579 [165;3830]	4224 [2494;5481]	845 [0;1737]	1777 [638;3212]	1654 [0;4458]
Caroux-Espinouse	582 [0;1901]	1962 [103;3850]	4536 [3108;6073]	1315 [181;2413]	958 [27;4475]	2188 [691;4798]
Bargy	3579 [1132;5797]	3152 [1332;5090]	4031 [2732;5249]	650 [0;1349]	417 [0;2784]	468 [0;3478]

Table S3: Model selection table summarizing the shape of the relationship between density ratio in 95% section with the density of linear features in the available range, for each species, site and for both sexes. The selected models (lowest AICc) are in bold type. $\Delta AICc$ is the difference in AICc between the focal model and model with the lowest AICc. We ranked mountain species before forest species. Inside these categories, species are ordered by body mass (Table 1 in supplementary material), then by topographic complexity of sites (Table 1).

Sex	Species	Site	Linear features	$\Delta AICc$		
				Null model	Linear model	Gam model
F	Chamois	Les Bauges	Road	9.5	13.0	0.0
			Track	171.2	139.4	0.0
			Valley bottom	174.2	64.3	0.0
			Forest edge (OC)	191.0	92.2	0.0
			Forest edge (tree st.)	158.9	46.5	0.0
	Mouflon	Les Bauges	Road	0.0	14.5	4.7
			Track	0.0	20.2	9.2
			Ridge	0.0	19.8	8.9
			Valley bottom	0.0	18.5	5.6
			Forest edge (OC)	4.4	14.8	0.0
	Mouflon	Caroux-Espinouse	Forest edge (tree st.)	12.5	32.4	0.0
			Road	79.4	31.9	0.0
			Track	75.0	42.2	0.0
			Valley bottom	39.8	45.1	0.0
	Ibex	Bargy	Forest edge (tree st.)	0.0	22.8	8.6
			Road	11.7	29.7	0.0
			Track	14.7	31.0	0.0
			Valley bottom	41.7	19.0	0.0
			Forest edge (OC)	32.0	14.2	0.0
	Roe deer	Chize	Forest edge (tree st.)	97.8	63.1	0.0
			Road	0.0	18.8	3.0
			Track	42.0	32.2	0.0
			Valley bottom	31.6	25.6	0.0
			Forest edge (OC)	7.4	16.7	0.0
	Roe deer	Trois-Fontaines	Forest edge (tree st.)	11.3	23.8	0.0
Road			0.0	22.3	5.9	
Track			46.1	32.9	0.0	
Ridge			0.0	21.5	1.7	
Valley bottom			107.6	45.7	0.0	
			Forest edge (OC)	0.0	12.9	3.3
			Forest edge (tree st.)	0.0	15.0	3.2

	Roe deer	Aurignac	Road	2.8	11.6	0.0
			Track	20.3	29.0	0.0
			Ridge	89.1	32.9	0.0
			Valley bottom	23.0	20.0	0.0
			Forest edge (OC)	15.8	19.8	0.0
			Forest edge (tree st.)	8.2	16.6	0.0
	Roe deer	Les Bauges	Road	0.0	20.5	8.0
			Track	0.0	21.2	8.8
			Ridge	0.0	22.2	4.8
			Valley bottom	17.8	17.1	0.0
			Forest edge (OC)	0.5	14.5	0.0
			Forest edge (tree st.)	0.0	20.1	8.3
	Red deer	La Petite Pierre	Road	0.0	21.7	2.6
			Track	0.0	11.1	3.7
			Valley bottom	20.9	39.7	0.0
			Forest edge (OC)	37.4	32.7	0.0
			Forest edge (tree st.)	12.5	28.5	0.0
M	Chamois	Les Bauges	Road	0.0	18.8	8.4
			Track	9.4	22.1	0.0
			Valley bottom	0.0	19.1	7.5
			Forest edge (OC)	39.5	28.1	0.0
			Forest edge (tree st.)	28.1	23.7	0.0
	Mouflon	Caroux-Espinouse	Road	97.9	41.9	0.0
			Track	40.2	33.9	0.0
			Ridge	0.0	19.5	7.9
			Valley bottom	38.7	27.6	0.0
			Forest edge (tree st.)	0.0	18.6	6.4
	Ibex	Bargy	Road	0.0	21.5	3.1
			Track	0.0	21.1	7.2
			Ridge	0.0	19.7	9.7
			Valley bottom	3.1	13.7	0.0
			Forest edge (OC)	1.9	12.9	0.0
			Forest edge (tree st.)	2.2	11.3	0.0
	Roe deer	Aurignac	Road	0.0	17.9	6.9
			Track	0.0	15.2	1.9
			Ridge	69.1	34.4	0.0
			Valley bottom	0.0	17.1	2.1
			Forest edge (OC)	10.9	16.4	0.0
			Forest edge (tree st.)	8.7	23.3	0.0

Table S4: *Pearson correlation coefficients of density ratio in the 95% section estimated with different smoothing factors (h) for kernel densities, and aKDE, for each population.*

	h=100	h=LSCV	aKDE
h=href	Chamois (Bauges): 0.94 Mouflon (Bauges): 0.84 Mouflon (Caroux): 0.97 Ibex (Bargy): 0.97 Roe deer (Chize): 0.88 Roe deer (TF): 0.85 Roe deer (Aurignac): 0.92 Roe deer (Bauges): 0.87 Red deer (LPP): 0.93	Chamois (Bauges): 0.98 Mouflon (Bauges): 0.89 Mouflon (Caroux): 0.92 Ibex (Bargy): 0.80 Roe deer (Chize): 0.86 Roe deer (TF): 0.88 Roe deer (Aurignac): 0.85 Roe deer (Bauges): 0.84 Red deer (LPP): 0.92	Chamois (Bauges): 0.70 Mouflon (Bauges): 0.71 Mouflon (Caroux): 0.74 Ibex (Bargy): 0.83 Roe deer (Chize): 0.84 Roe deer (TF): 0.77 Roe deer (Aurignac): 0.81 Roe deer (Bauges): 0.70 Red deer (LPP): 0.69
h=100		Chamois (Bauges): 0.97 Mouflon (Bauges): 0.89 Mouflon (Caroux): 0.93 Ibex (Bargy): 0.91 Roe deer (Chize): 0.97 Roe deer (TF): 0.87 Roe deer (Aurignac): 0.88 Roe deer (Bauges): 0.84 Red deer (LPP): 0.92	Chamois (Bauges): 0.69 Mouflon (Bauges): 0.70 Mouflon (Caroux): 0.71 Ibex (Bargy): 0.71 Roe deer (Chize): 0.73 Roe deer (TF): 0.74 Roe deer (Aurignac): 0.71 Roe deer (Bauges): 0.69 Red deer (LPP): 0.74
h=LSCV			Chamois (Bauges): 0.76 Mouflon (Bauges): 0.70 Mouflon (Caroux): 0.75 Ibex (Bargy): 0.74 Roe deer (Chize): 0.74 Roe deer (TF): 0.75 Roe deer (Aurignac): 0.69 Roe deer (Bauges): 0.70 Red deer (LPP): 0.71

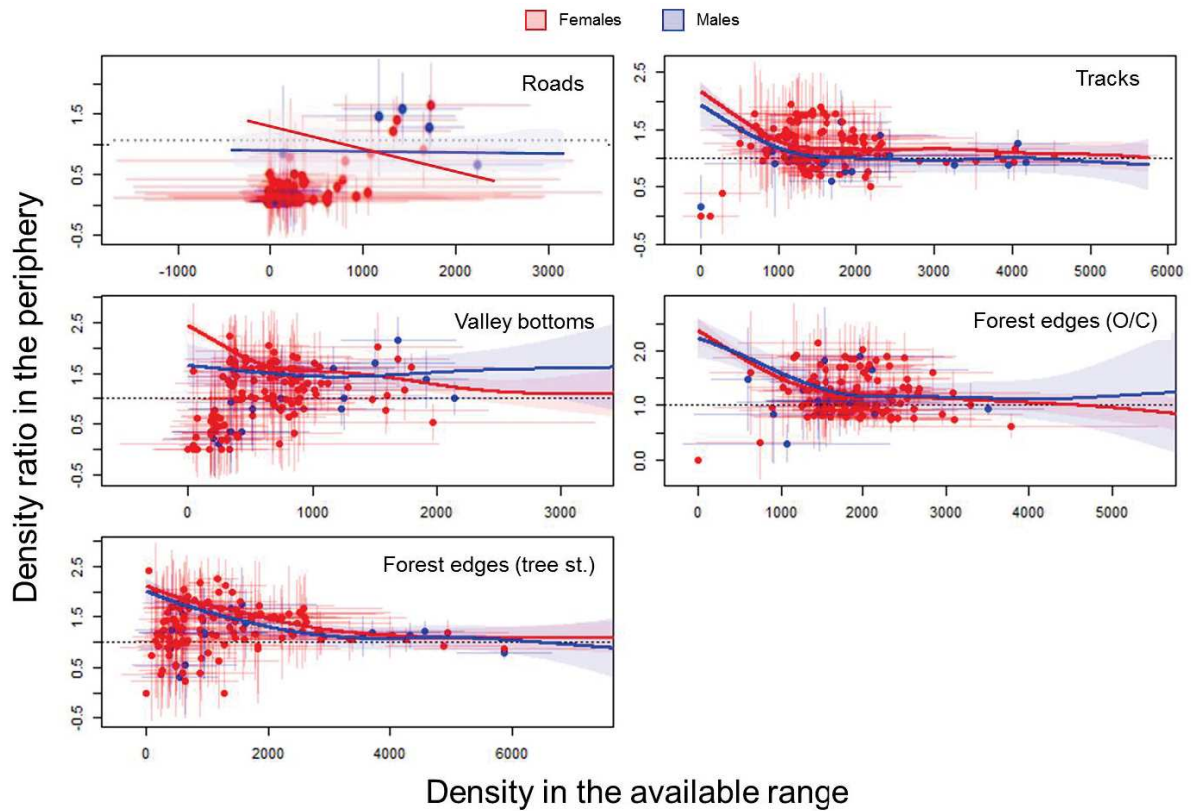


Figure S1: Functional response in the positioning of each linear feature in home range periphery (density ratio in the 95% section) relative to density of each linear feature on the available range for chamois in Les Bauges. Each point represents an individual averaged over months. Standard deviations are represented for both density ratios and densities in the available range. In red: females, in blue: males. The curve in bold represents the gamm function of the response (with 95% confidence intervals): the red curve for females, the blue curve for males, with year, month (nested in year), individual identity as random factors. As we illustrate the functional response, we represent only linear features that were selected in the home range periphery or found to be evenly distributed in home ranges.

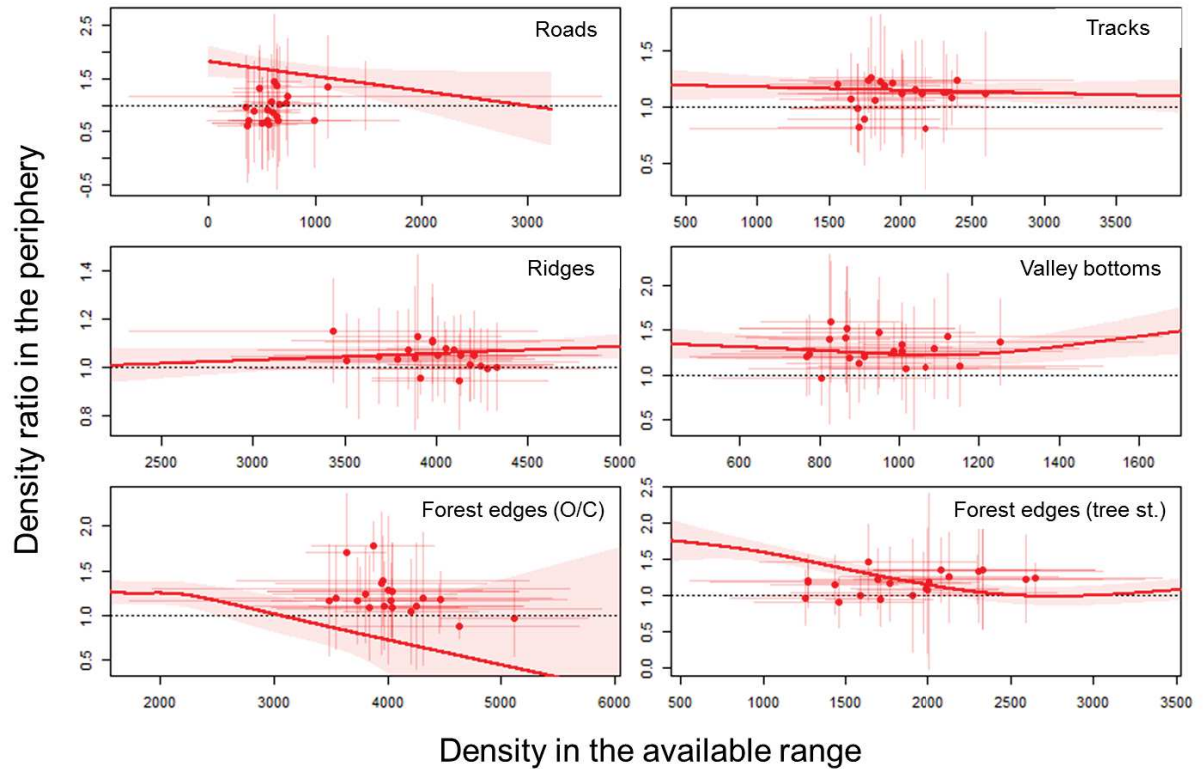


Figure S2: Functional response in the positioning of each linear feature in home range periphery (density ratio in the 95% section) relative to density of each linear feature on the available range for mouflon in Les Bauges. Each point represents an individual averaged over months. Standard deviations are represented for both density ratios and densities in the available range. The curve in bold represents the gamm function of the response (with 95% confidence intervals), with year, month (nested in year), individual identity as random factors. As we illustrate the functional response, we represent only linear features that were selected in the home range periphery or found to be evenly distributed in home ranges.

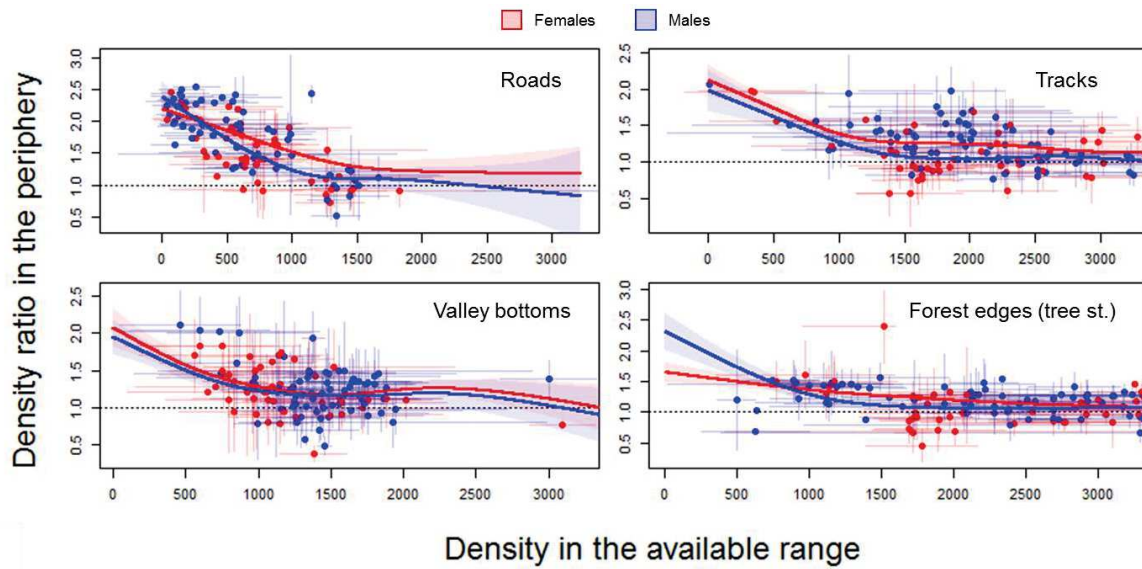


Figure S3: Functional response in the positioning of each linear feature in home range periphery (density ratio in the 95% section) relative to density of each linear feature on the available range for mouflon in the Caroux-Espinouse massif. Each point represents an individual averaged over months. Standard deviations are represented for both density ratios and densities in the available range. In red: females, in blue: males. The curve in bold represents the gamm function of the response (with 95% confidence intervals): the red curve for females, the blue curve for males, with year, month (nested in year), individual identity as random factors. As we illustrate the functional response, we represent only linear features that were selected in the home range periphery or found to be evenly distributed in home ranges.

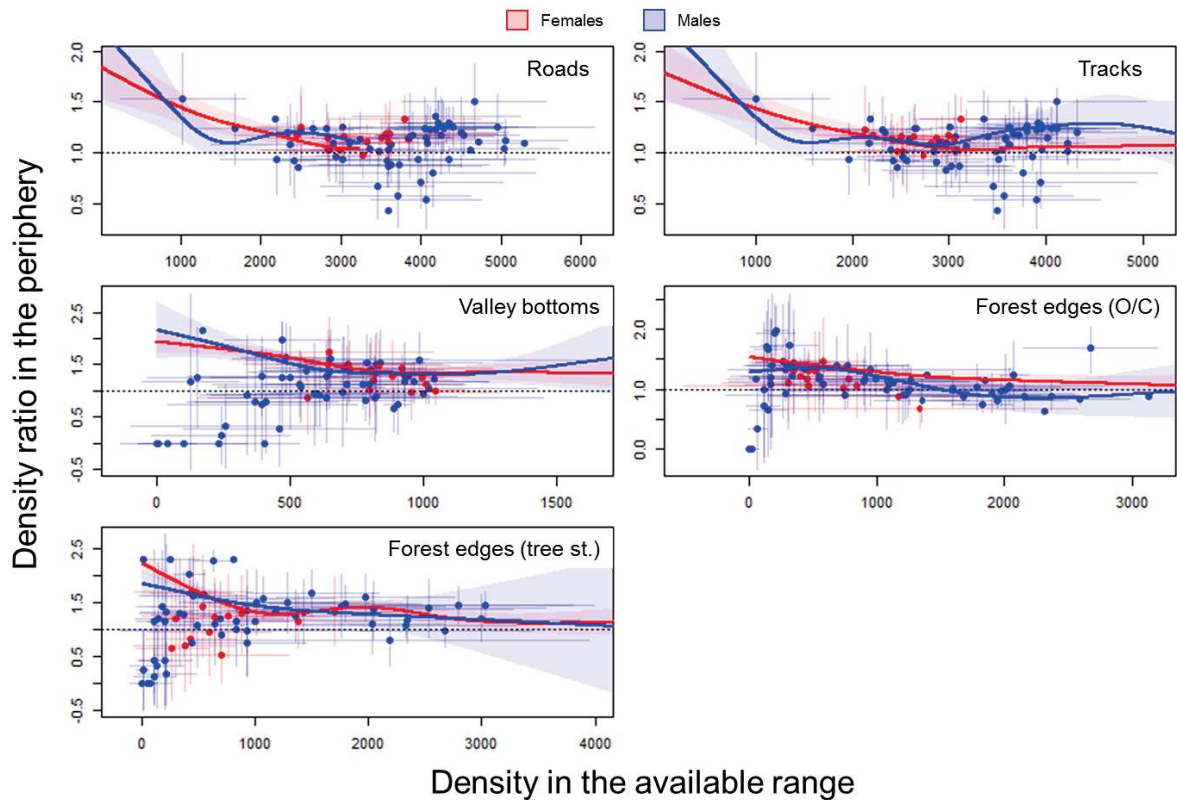


Figure S4: Functional response in the positioning of each linear feature in home range periphery (density ratio in the 95% section) relative to density of each linear feature on the available range for ibex in the Bargy massif. Each point represents an individual averaged over months. Standard deviations are represented for both density ratios and densities in the available range. In red: females, in blue: males. The curve in bold represents the gamm function of the response (with 95% confidence intervals): the red curve for females, the blue curve for males, with year, month (nested in year), individual identity as random factors. As we illustrate the functional response, we represent only linear features that were selected in the home range periphery or found to be evenly distributed in home ranges.

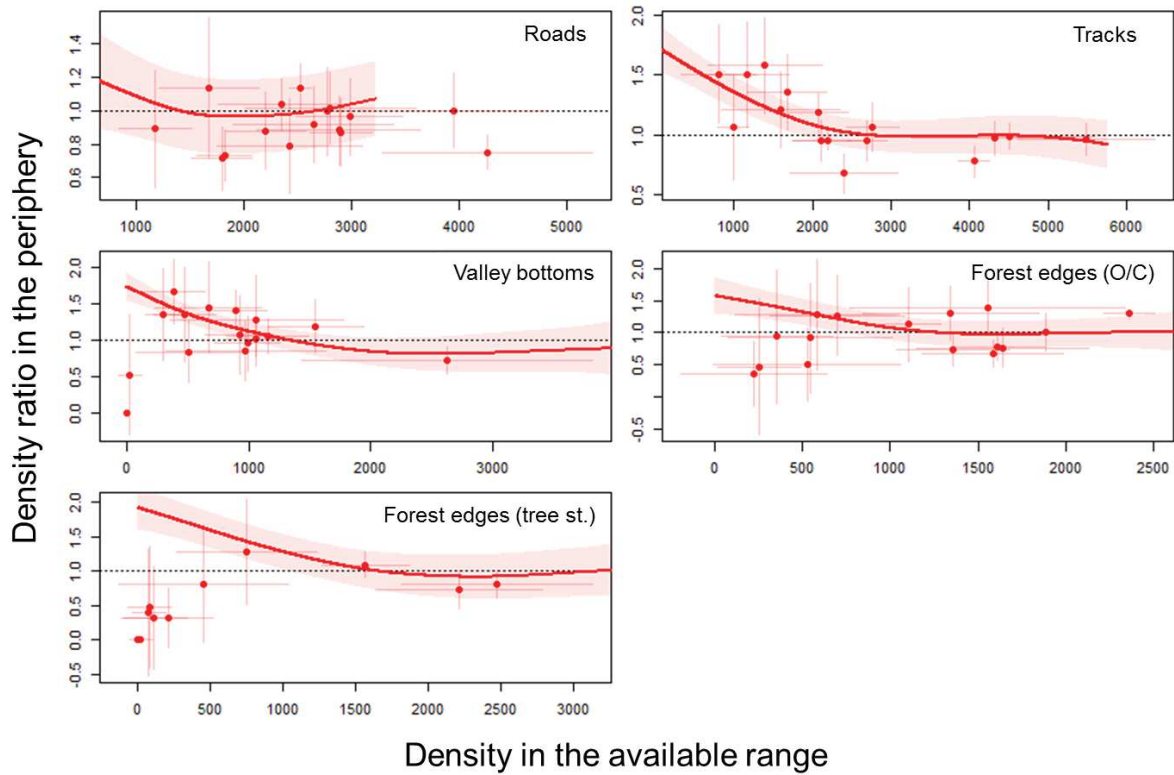


Figure S5: Functional response in the positioning of each linear feature in home range periphery (density ratio in the 95% section) relative to density of each linear feature on the available range for roe deer in Chize. Each point represents an individual averaged over months. Standard deviations are represented for both density ratios and densities in the available range. The curve in bold represents the gamm function of the response (with 95% confidence intervals), with year, month (nested in year), individual identity as random factors. As we illustrate the functional response, we represent only linear features that were selected in the home range periphery or found to be evenly distributed in home ranges.

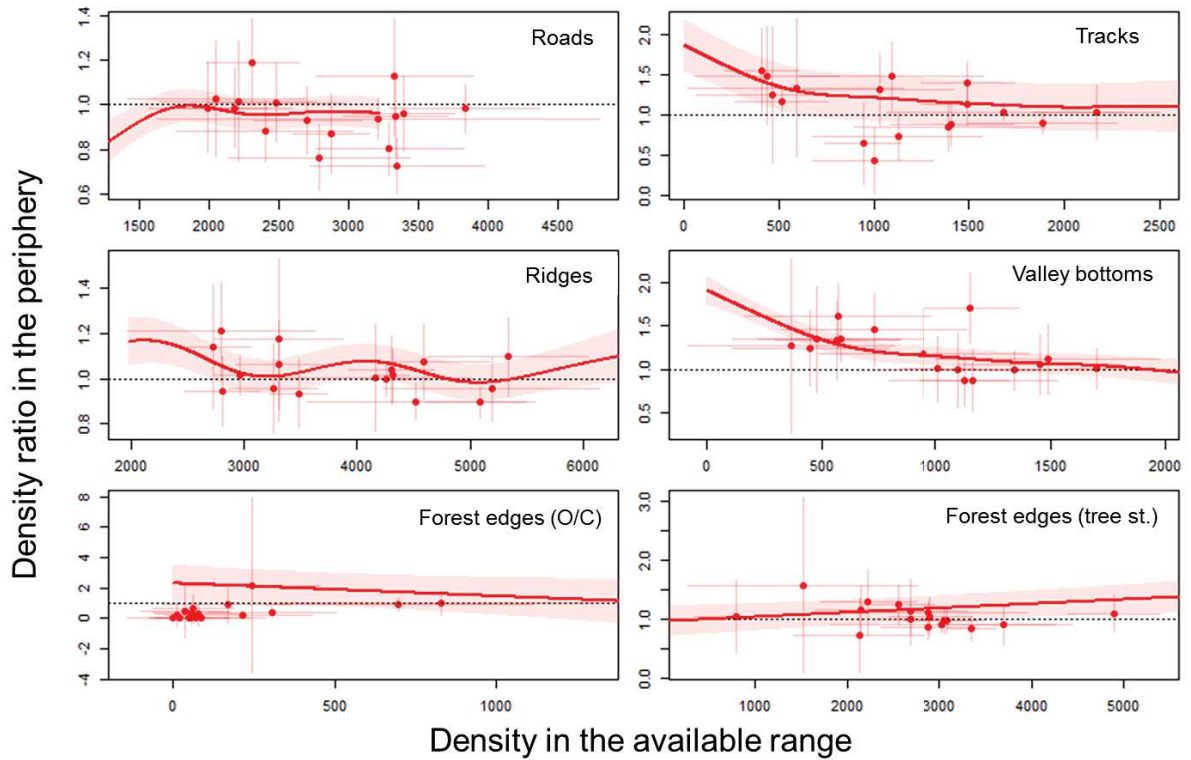


Figure S6: Functional response in the positioning of each linear feature in home range periphery (density ratio in the 95% section) relative to density of each linear feature on the available range for roe deer in Trois Fontaines. Each point represents an individual averaged over months. Standard deviations are represented for both density ratios and densities in the available range. The curve in bold represents the gamm function of the response (with 95% confidence intervals), with year, month (nested in year), individual identity as random factors. As we illustrate the functional response, we represent only linear features that were selected in the home range periphery or found to be evenly distributed in home ranges.

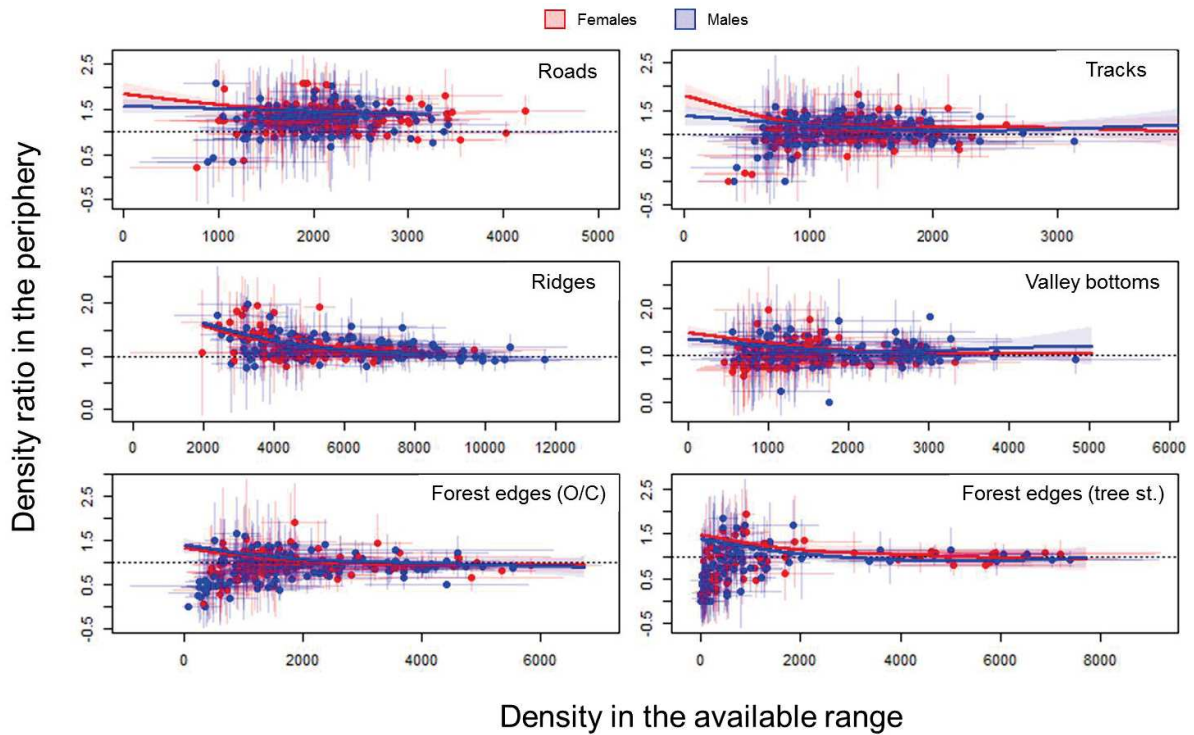


Figure S7: Functional response in the positioning of each linear feature in home range periphery (density ratio in the 95% section) relative to density of each linear feature on the available range for roe deer in Aurignac. Each point represents an individual averaged over months. Standard deviations are represented for both density ratios and densities in the available range. In red: females, in blue: males. The curve in bold represents the gamm function of the response (with 95% confidence intervals): the red curve for females, the blue curve for males, with year, month (nested in year), individual identity as random factors. As we illustrate the functional response, we represent only linear features that were selected in the home range periphery or found to be evenly distributed in home ranges.

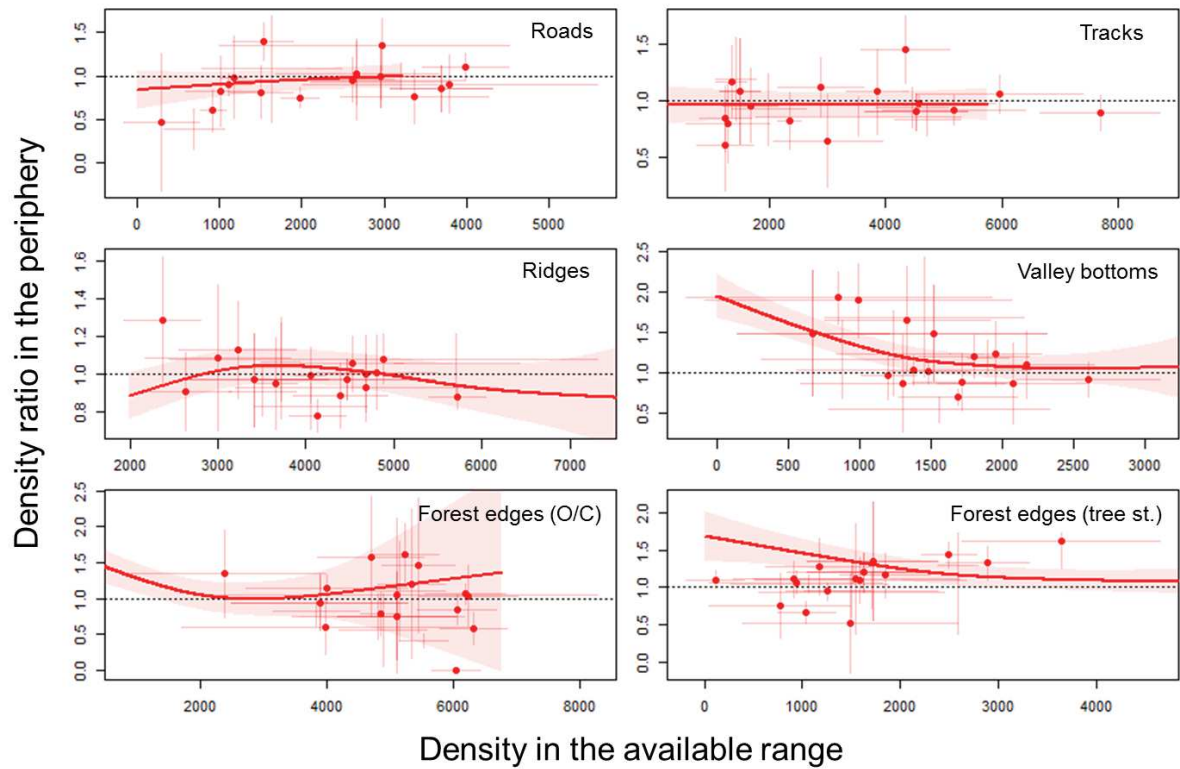


Figure S8: Functional response in the positioning of each linear feature in home range periphery (density ratio in the 95% slice) relative to density of each linear feature on the available rang for roe deer in Les Bauges. Each point represents an individual averaged over months. Standard deviations are represented for both density ratios and densities in the available range. The curve in bold represents the gamm function of the response (with 95% confidence intervals), with year, month (nested in year), individual identity as random factors. As we illustrate the functional response, we represent only linear features that were selected in the home range periphery or found to be evenly distributed in home ranges.

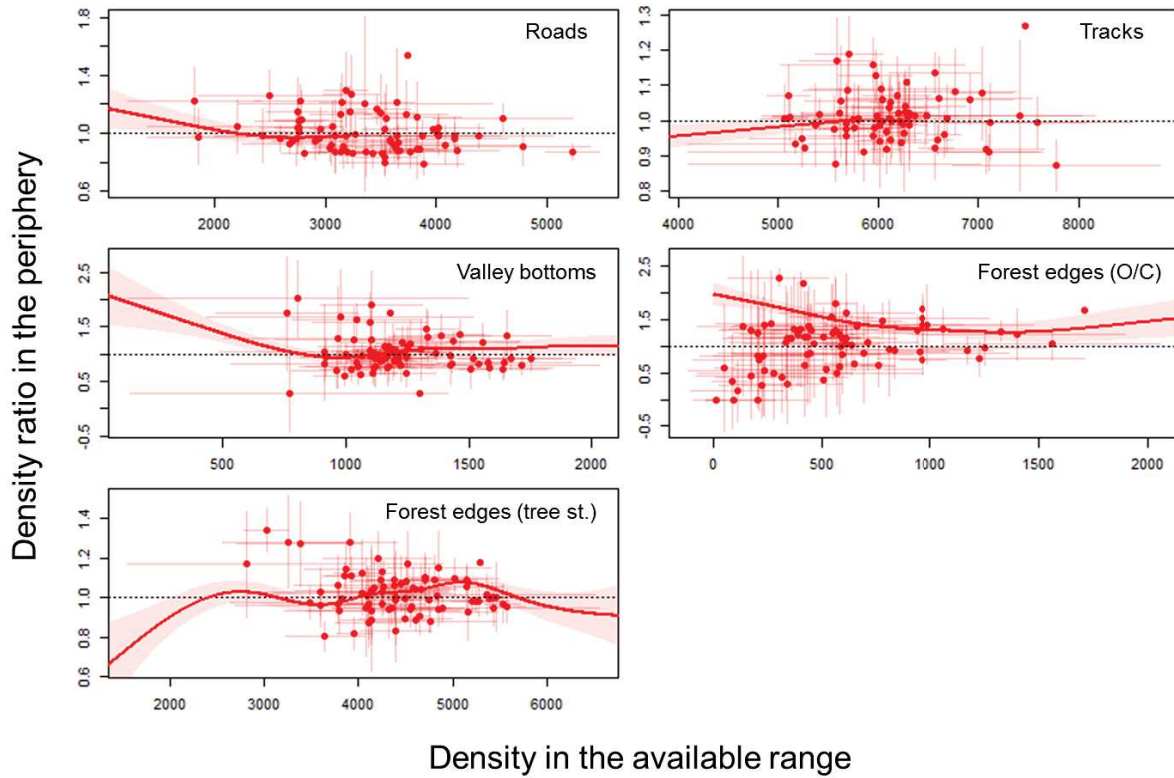


Figure S9: Functional response in the positioning of each linear feature in home range periphery (density ratio in the 95% section) relative to density of each linear feature on the available rang for red deer in La Petite Pierre. Each point represents an individual averaged over months. Standard deviations are represented for both density ratios and densities in the available range. The curve in bold represents the gamm function of the response (with 95% confidence intervals), with year, month (nested in year), individual identity as random factors. As we illustrate the functional response, we represent only linear features that were selected in the home range periphery or found to be evenly distributed in home ranges.

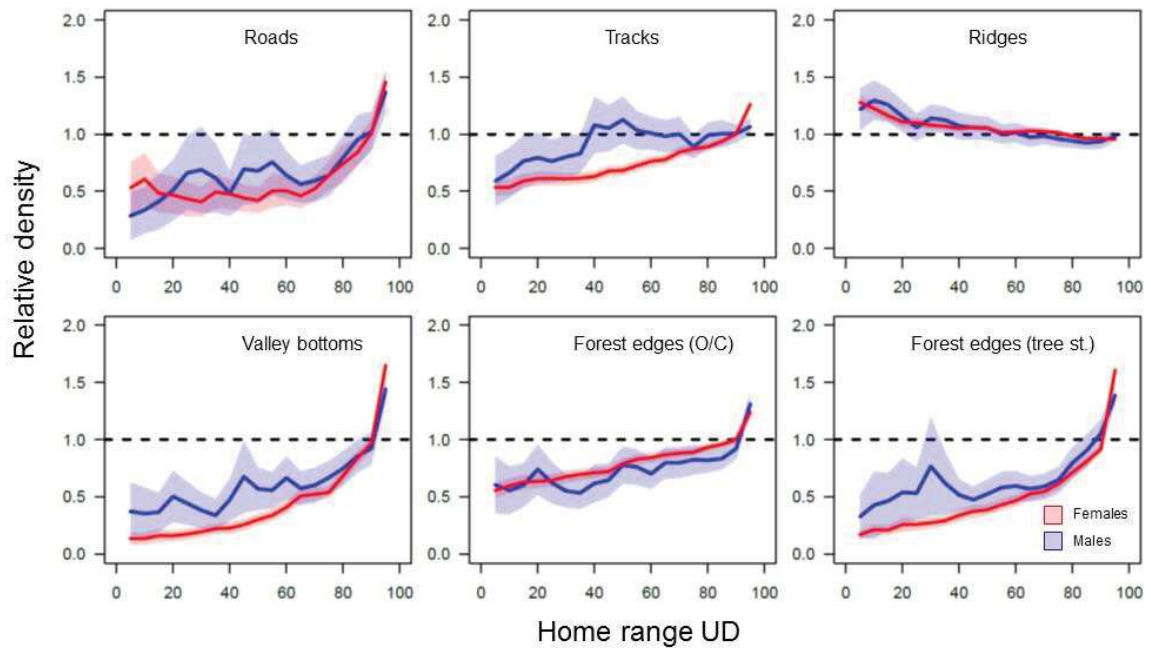


Figure S10: Variation in the relative densities (density ratio) of linear landscape features in sections of space differentially used by Chamois from Les Bauges. Coloured polygons indicate 95% interval (95% CI). A focal linear landscape feature was considered included/rejected in the corresponded home range section of females (red-shaded 95% CI) or males (blue-shaded 95% CI) if it was more/less present than expected from a random distribution of the local feature within the home range (dashed black line representing this reference value) when 95% CI did not include 1.

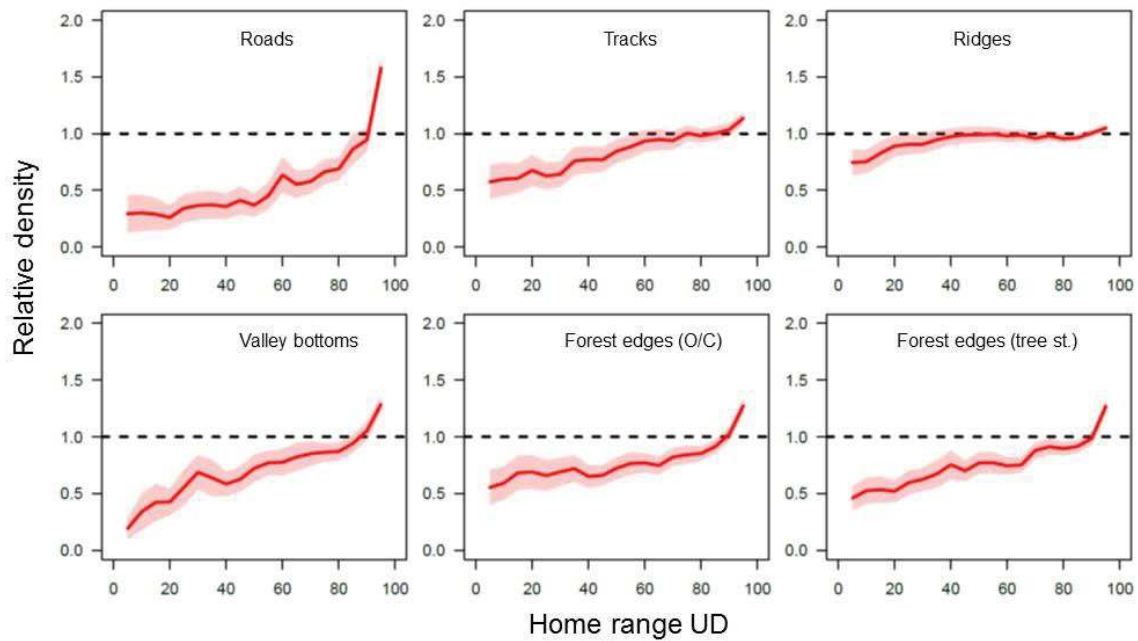


Figure S11: Variation in the relative densities (density ratio) of linear landscape features in sections of space differentially used by Mouflon from Les Bauges. Coloured polygons indicate 95% interval (95% CI). A focal linear landscape feature was considered included/rejected in the corresponded home range section of females (red-shaded 95% CI) if it was more/less present than expected from a random distribution of the local feature within the home range (dashed black line representing this reference value) when 95% CI did not include 1.

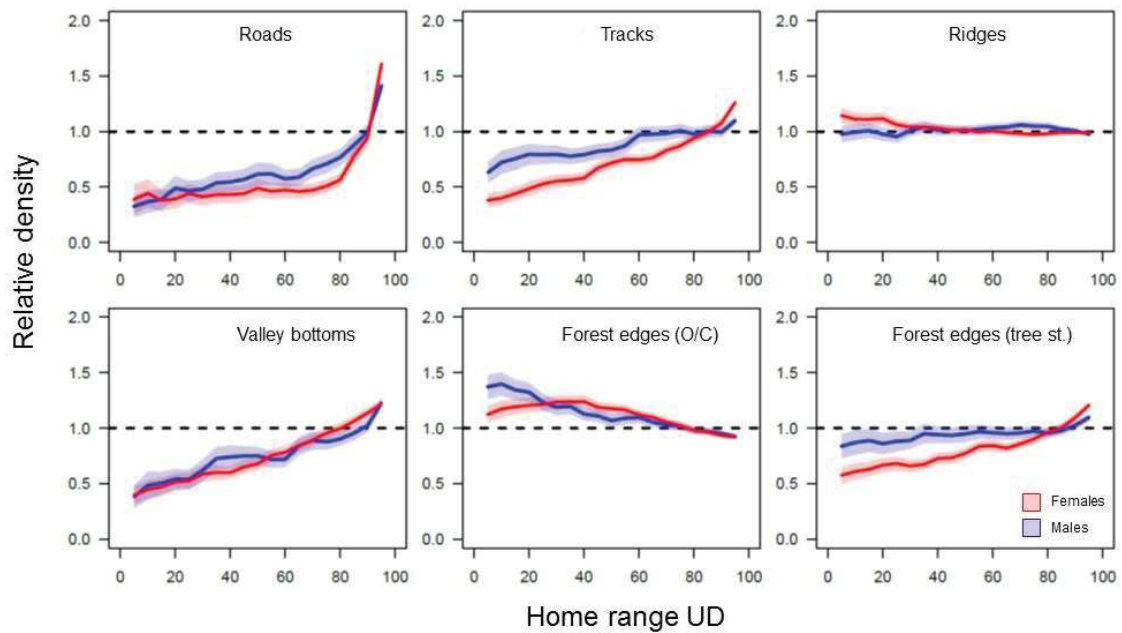


Figure S12: Variation in the relative densities (density ratio) of linear landscape features in sections of space differentially used by Mouflon from Caroux-Espinouse massif. Coloured polygons indicate 95% interval (95% CI). A focal linear landscape feature was considered included/rejected in the corresponded home range section of females (red-shaded 95% CI) or males (blue-shaded 95% CI) if it was more/less present than expected from a random distribution of the local feature within the home range (dashed black line representing this reference value) when 95% CI did not include 1.

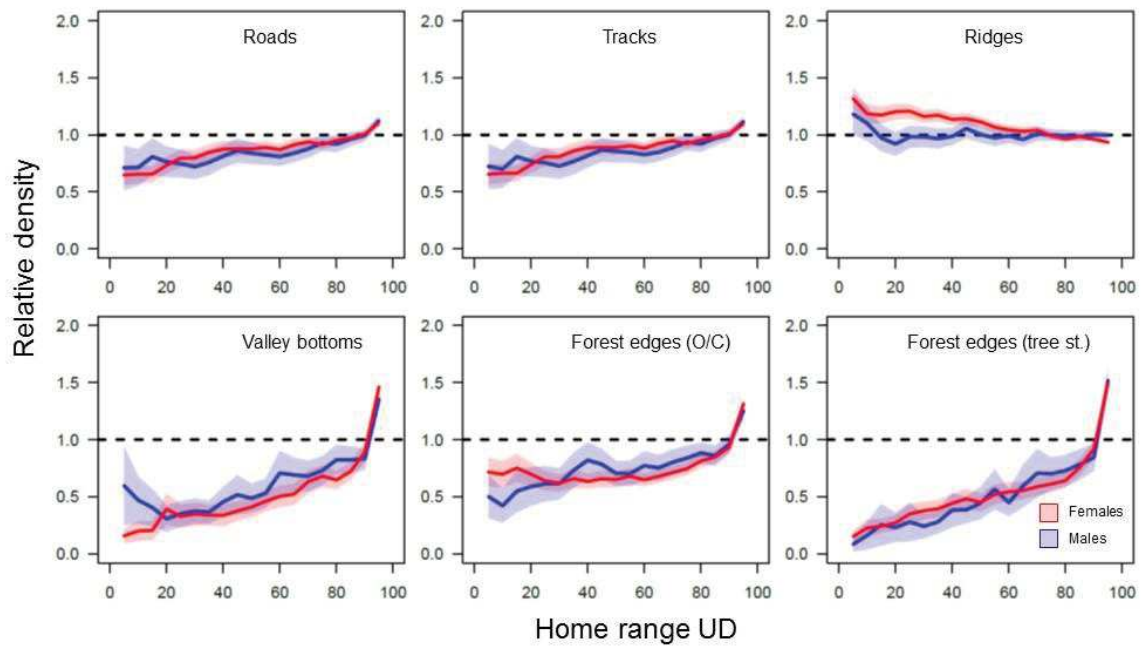


Figure S13: Variation in the relative densities (density ratio) of linear landscape features in sections of space differentially used by Ibex from Bargy massif. Coloured polygons indicate 95% interval (95% CI). A focal linear landscape feature was considered included/rejected in the corresponded home range section of females (red-shaded 95% CI) or males (blue-shaded 95% CI) if it was more/less present than expected from a random distribution of the local feature within the home range (dashed black line representing this reference value) when 95% CI did not include 1.

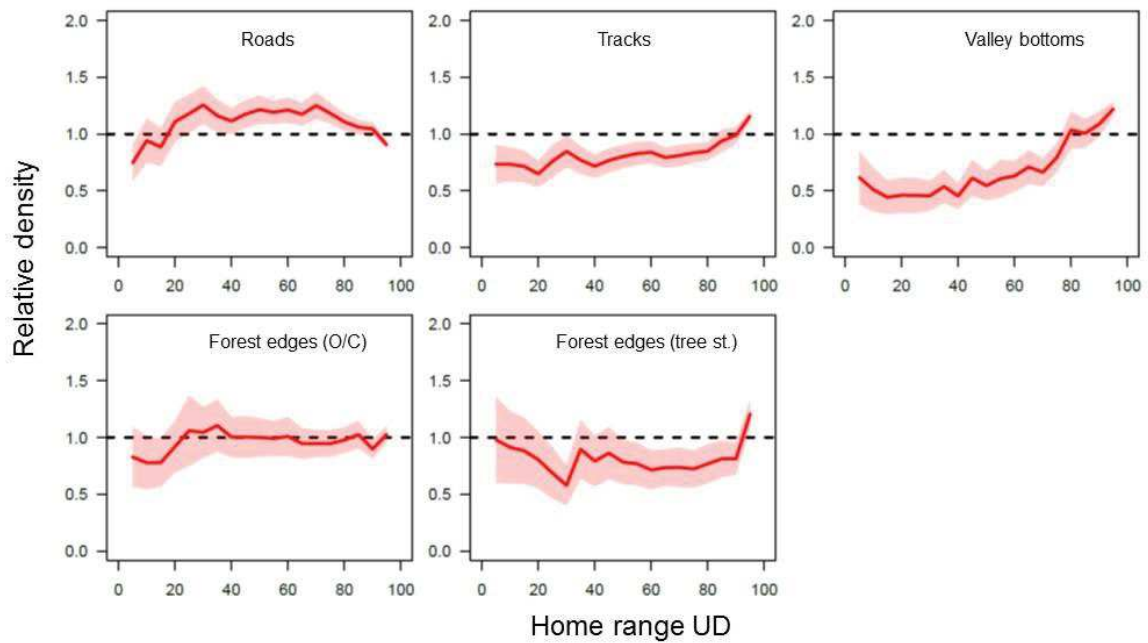


Figure S14: Variation in the relative densities (density ratio) of linear landscape features in sections of space differentially used by Roe deer from Chize. Coloured polygons indicate 95% interval (95% CI). A focal linear landscape feature was considered included/rejected in the corresponded home range section of females (red-shaded 95% CI) if it was more/less present than expected from a random distribution of the local feature within the home range (dashed black line representing this reference value) when 95% CI did not include 1.

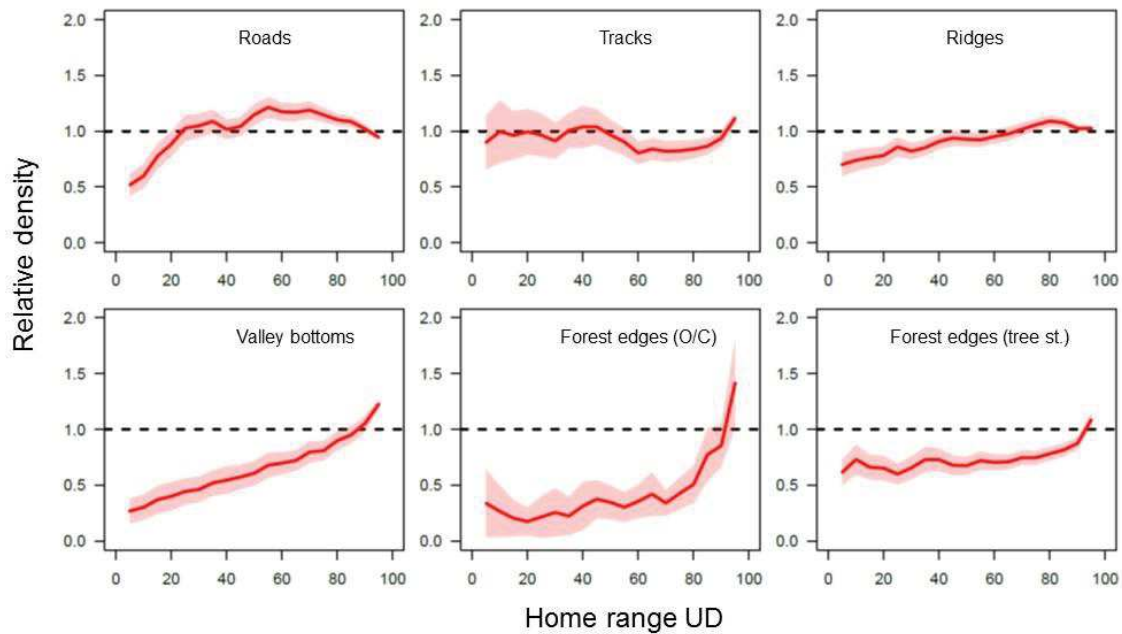


Figure S15: Variation in the relative densities (density ratio) of linear landscape features in sections of space differentially used by Roe deer from Trois Fontaines. Coloured polygons indicate 95% interval (95% CI). A focal linear landscape feature was considered included/rejected in the corresponded home range section of females (red-shaded 95% CI) if it was more/less present than expected from a random distribution of the local feature within the home range (dashed black line representing this reference value) when 95% CI did not include 1.

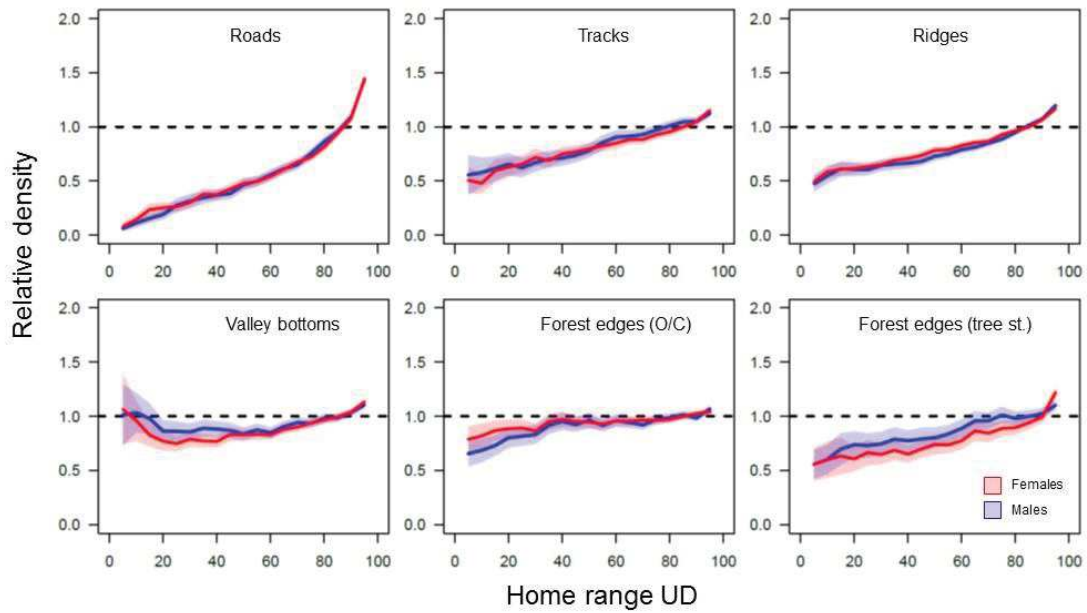


Figure S16: Variation in the relative densities (density ratio) of linear landscape features in sections of space differentially used by Roe deer from Aurignac. Coloured polygons indicate 95% interval (95% CI). A focal linear landscape feature was considered included/rejected in the corresponded home range section of females (red-shaded 95% CI) or males (blue-shaded 95% CI) if it was more/less present than expected from a random distribution of the local feature within the home range (dashed black line representing this reference value) when 95% CI did not include 1.

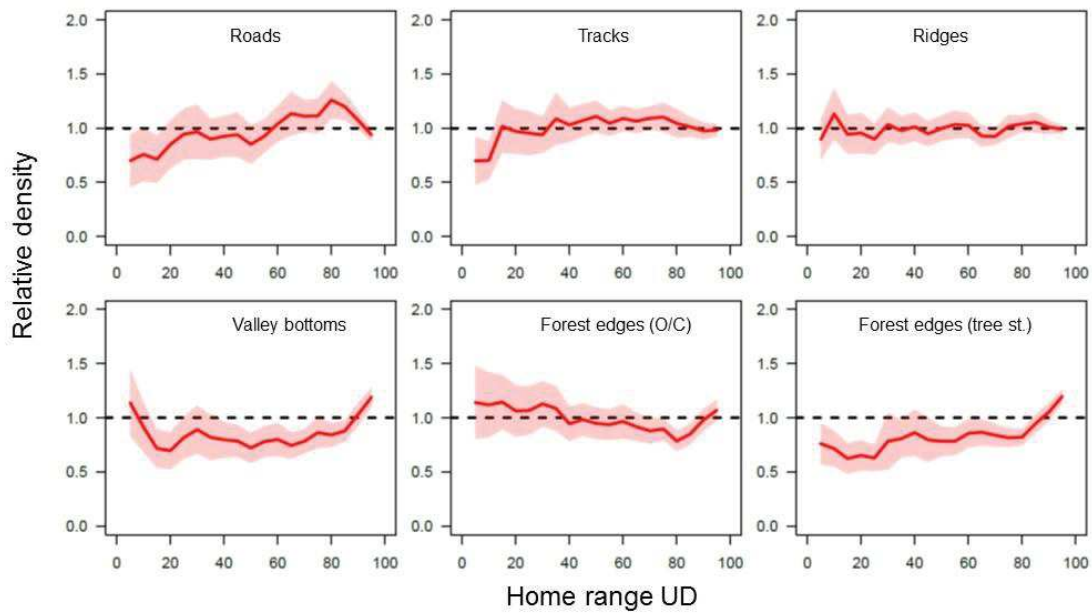


Figure S17: Variation in the relative densities (density ratio) of linear landscape features in sections of space differentially used by Roe deer from Les Bauges. Coloured polygons indicate 95% interval (95% CI). A focal linear landscape feature was considered included/rejected in the corresponded home range section of females (red-shaded 95% CI if it was more/less present than expected from a random distribution of the local feature within the home range (dashed black line representing this reference value) when 95% CI did not include 1.

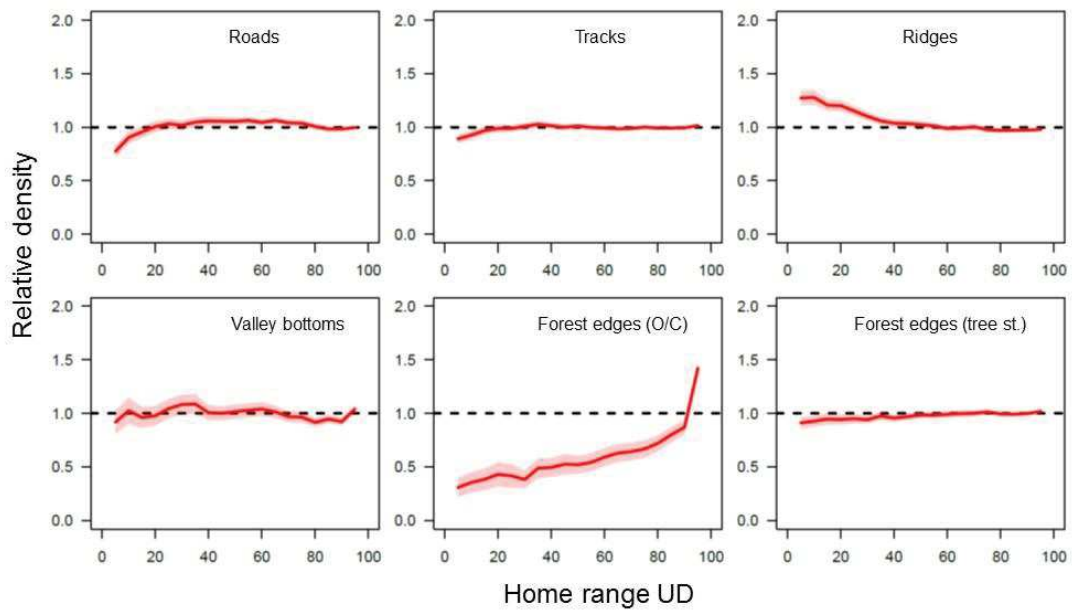
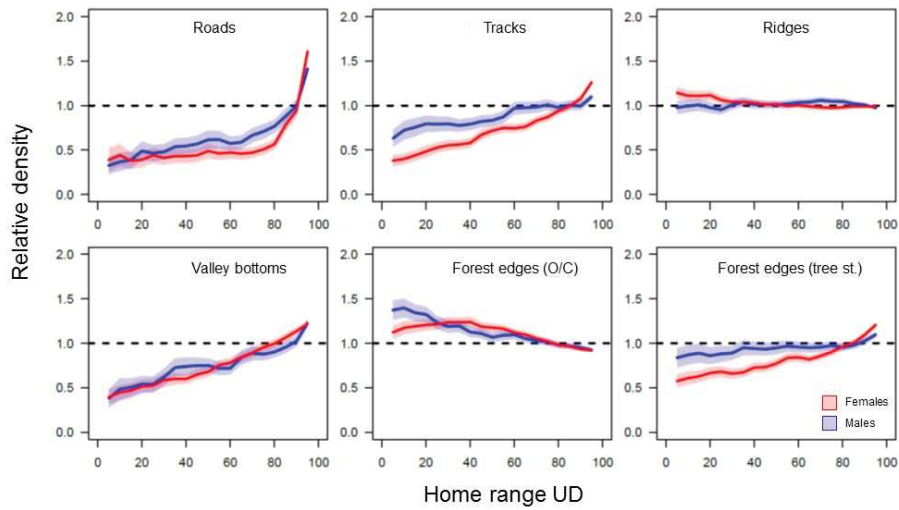


Figure S18: Variation in the relative densities (density ratio) of linear landscape features in sections of space differentially used by Red deer from La Petite Pierre. Coloured polygons indicate 95% interval (95% CI). A focal linear landscape feature was considered included/rejected in the corresponded home range section of females (red-shaded 95% CI) if it was more/less present than expected from a random distribution of the local feature within the home range (dashed black line representing this reference value) when 95% CI did not include 1.

Mouflon (Caroux)

With KDE:



With aKDE:

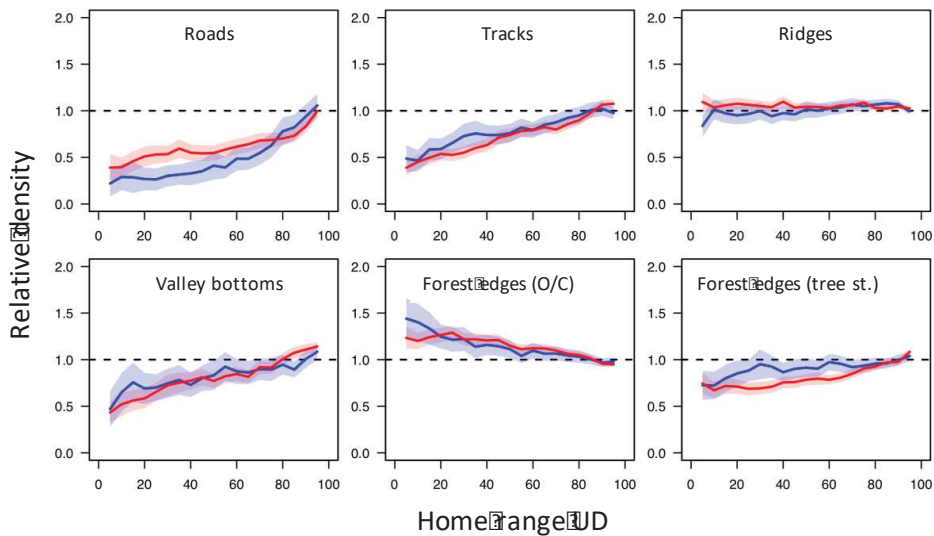
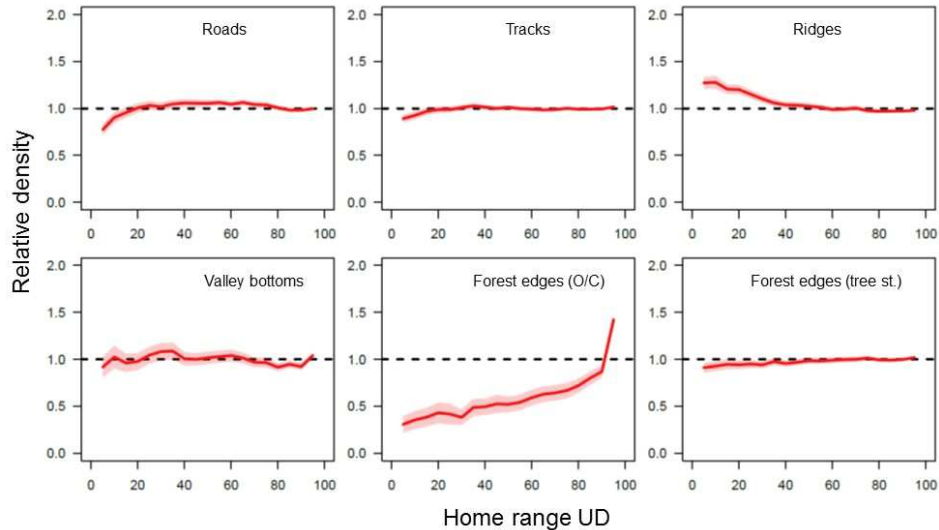


Figure S19: Variation in the relative densities (density ratio) of linear landscape features in sections of space differentially used by Mouflon in Caroux-Espinouse massif. Coloured polygons indicate 95% confidence interval (95% CI). A focal linear landscape feature was considered to be selected/avoided in the corresponding home range section of females (red-shaded 95% CI) or males (blue-shaded 95% CI) if it was more/less present than expected from a random distribution of the feature within the home range (the dashed black line represents this reference value) when the 95% CI did not include the value of 1. To compare the two methods, the first panel presents results from the KDE method while the second presents results from the aKDE method.

Red deer (La Petite Pierre)

With KDE:



With aKDE:

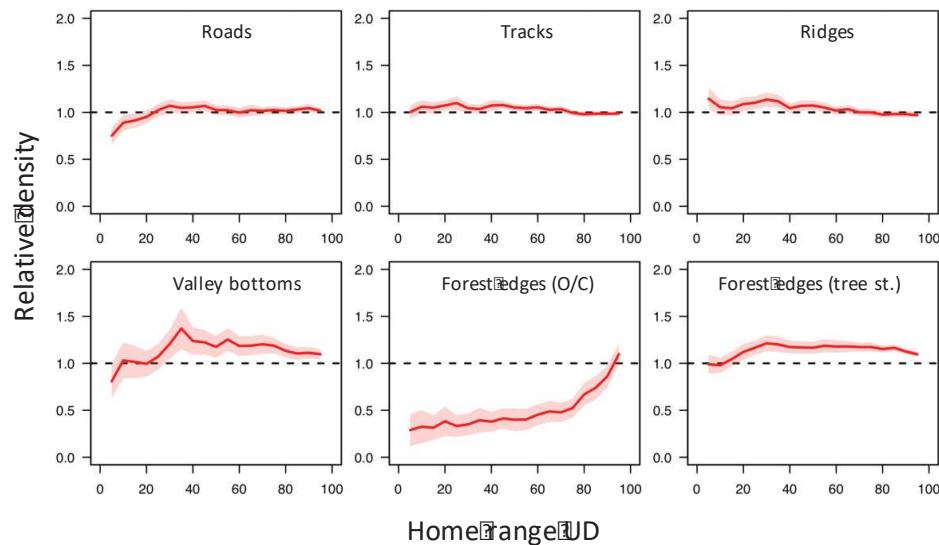
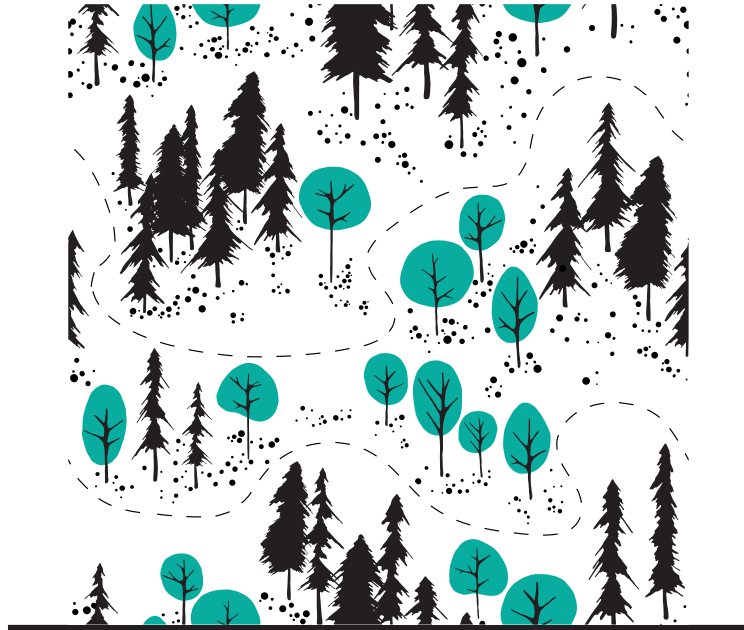


Figure S20: Variation in the relative densities (density ratio) of linear landscape features in sections of space differentially used by female red deer in La Petite Pierre. Coloured polygons indicate 95% confidence intervals (95% CI). A focal linear landscape feature was considered to be selected/avoided in the corresponding home range section (red-shaded 95% CI) if it was more/less present than expected from a random distribution of the feature within the home range (the dashed black line represents this reference value) when the 95% CI did not include the value of 1. To compare the two methods, the first panel presents results from the KDE method while the second presents results from the aKDE method.



CHAPITRE 5

*Qui ose traverser les grands fleuves
ne craint pas les petites rivières.*

Proverbe Chinois

Look both ways: propensity to cross linear landscape features depends on perceived risk in a large herbivore

J. Seigle-Ferrand¹, M. Garel^{2*}, P. Marchand³, A.J.M. Hewison^{4,5}, N. Morellet^{4,5}, C. Itty³, G. Yannic^{1*}, A. Loison^{1*}

Article en préparation

¹ Univ. Grenoble Alpes, Univ. Savoie Mont Blanc, CNRS, LECA, Grenoble, France

² Off. Français de la Biodiversité, Unité Ongulés Sauvages, 5 Allée Bethleem, Gières, France

³ Off. Français de la Biodiversité, Unité Ongulés Sauvages, Les Portes du Soleil, Juvignac, France

⁴ Univ. Toulouse, INRAE, CEFS, Castanet Tolosan, France

⁵ LTSER ZA Pyrénées Garonne, Auzeville Tolosane, France

* share senior authorship of this article

Corresponding author: Juliette Seigle-Ferrand, Université Savoie Mont Blanc, UMR 5553 LECA, Laboratoire d'Ecologie Alpine, Bâtiment Belledonne, 73376 Le Bourget-du-Lac Cedex, juliette.seigle-ferrand@univ-smb.fr

ABSTRACT

In human-dominated landscapes, anthropogenic linear features (ALF) generate a landscape of fear to which animals may respond by shifting their activity patterns or by altering their habitat use. Here, we investigated variation in the propensity for animals, with the Mediterranean mouflon as case study, to cross linear features in relation to the likelihood that doing so constituted a perceived risk. First, we found that mouflon crossed ALF more often during night than during the dawn or dusk periods, and this was related to the intensity of use of sections by humans. Thus, animals were more likely to cross sections which were less frequently used by humans, but to avoid crossing sections that were used more often. Finally, the number of crossings also appeared to increase as the proportion of habitat with high visibility in the immediate vicinity increased. Our work has important implications for identifying the mechanisms underlying human disturbance on animal movement, as well as for improving predictions about the consequences of ongoing landscape anthropization on animal populations.

Keywords: ungulates; linear features; road; track; human disturbance; cross; risk; habitat

INTRODUCTION

In a human dominated world (Johnson et al., 2017; Tucker et al., 2018; Venter et al., 2016), wild animals live in close contact with anthropogenic infrastructures (e.g., roads and tracks) (Ibisch et al., 2016; Tucker et al., 2018). They can have potential positive or negative consequences for species distribution (Fahrig & Rytwinski, 2009), community composition (Lee et al., 2012), competition and predator-prey relationships (Muhly et al., 2011). These infrastructures may influence the distribution and abundance of available resources (Forman & Alexander, 1998), impede movements (Beyer et al., 2016; Marchand et al., 2017; Seigle-Ferrand et al., Submitted) and increase wildlife mortality through collisions with vehicles (Mackinnon et al., 2005). For some species, roads and tracks can facilitate an individual's ability to move across the landscape (Dickie et al., 2019), allowing them to attain novel habitat faster or more distant locations. For others, they provide abundant and/or high-quality forage, shelter from natural predators when perceiving as risky to predators, or thermal refuges (Dorrance et al., 1975; James & Stuart-Smith, 2000).

The direction and the magnitude of the impacts posed by anthropogenic linear features (ALF) on animal behaviour should strongly depend on the perceived risks associated with such features (i.e. lethal or non-lethal, e.g. Saint-Andrieux et al., 2020). Indeed, the features can be perceived as risky even when human presence would have no lethal consequences. In this case, human disturbance can be considered analogous to the non-consumptive effects of predation (Ciuti et al., 2012; Frid & Dill, 2002; Larson et al., 2016; Lima & Bednekoff, 1999). Spatial variation in the intensity with which humans use ALF is a strong driver of the landscape of fear (Hernández & Laundré, 2005). This landscape may, in turn, drive variation in the propensity for animals to use or cross ALF (Graham et al., 2010; Ladle et al., 2019). Predictable temporal variation in human activities, e.g. at daily (i.e. day versus night), weekly (weekdays versus weekends) or seasonal scales may also influence the behavioural decision of animals as to when and where to cross ALF. The influence of local habitat characteristics surrounding ALF, such as the proximity of safe areas, should also affect how animals behave towards ALF (Carbillet et al., 2020; Mysterud & Østbye, 1999), as shown in several species (Chassagneux et al., 2020; Courbin et al., 2016; Stankowich & Blumstein, 2005; Stankowich & Coss, 2006). However, the consequences of animal decisions in relation to ALF and spatio-temporal variation in associated disturbance are often investigated at large spatio-temporal scales using coarse metrics of disturbance, such as linear feature density (Saint-Andrieux et al., 2020), or by contrasting different types of ALF (e.g. Ladle et al., 2017). Although studying spatio-temporal variation in human disturbance at fine spatial scales, requires data on human activity that is rarely available, this approach would provide a better grasp of the factors affecting fine scale animal movements, that ultimately influence biological processes at higher levels of organization (Nams, 2005).

Here, we investigated how the human-induced landscape of fear within a protected area influenced the propensity for a large herbivore (Mediterranean mouflon, *Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.) to cross ALF. Using a dual bio-logging approach, we linked fine-scale information on the intensity of use of ALF by humans with animal movement behaviour to test the following predictions. We expected mouflon to cross more frequently ALF that were least used by humans (H1). We also expected mouflon to cross ALF more frequently during the night, when human activity was almost absent, than during the day (H2). Third, we hypothesized that, within the areas that were most heavily used by humans during the day, mouflon should also avoid crossing ALF at night due to a persistent deterrent effect of human disturbance (H3). Finally, we investigated spatial variation in how mouflon perceive risk in relation to the characteristics of local refuge habitat. We hypothesized (H4) that mouflon would cross sections of ALF that occurred in open habitat more frequently than those in closed habitats because high visibility is a key requirement for the anti-predator strategy of mouflon (MacArthur et al., 1979, 1982).

MATERIALS AND METHODS

1. Sites

We studied the Mediterranean mouflon population inhabiting the National Game and Wildlife Reserve in the Caroux-Espinouse massif (NGWR, southern France; 43°38'N, 2°58'E; 1658 ha, 532-1124 m a.s.l.; Figure 1; 38). Hunting is forbidden within the NGWR but occurs beyond its borders from September to February. Recreational activities consist in hiking (>92% of tourists were hikers; (Martinetto et al., 1998) that is authorized on a few main trails only (Figure 1), and mostly occurs from May-September (Marchand, Garel, Bourgoin, Dubray, et al., 2014). The use of all other tracks is restricted to the monitoring of animals by wildlife biologists only.

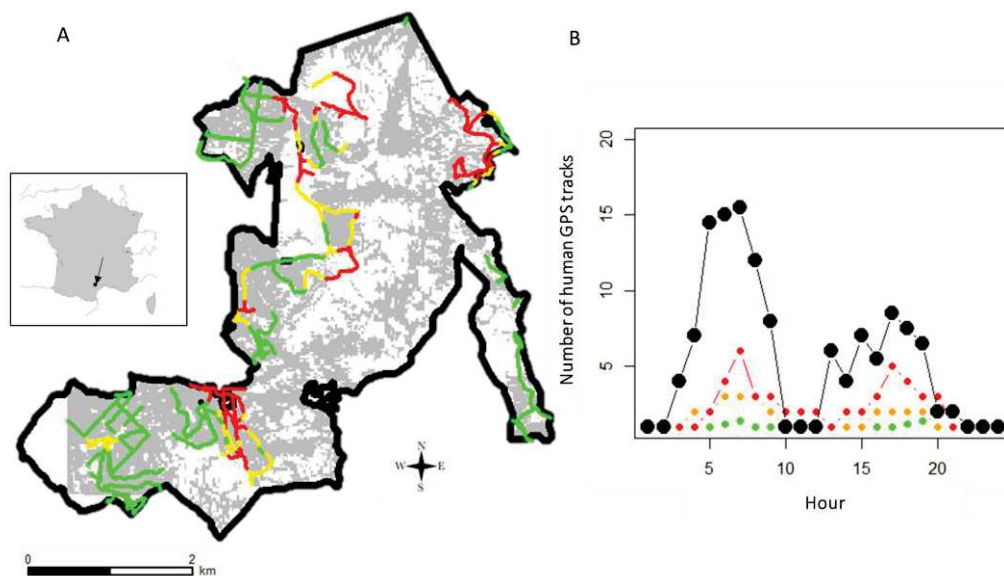


Figure 1: (A) NGWR map where GPS-collared mouflon were tracked between 2017 and 2019 in the Caroux-Espinouse massif. The grey shading corresponds to closed habitat, the white shading to open habitat. The solid lines represent ALFs used by wildlife biologists: in green, ALF that were rarely used, in yellow, those with a moderate intensity of use, and in red those were used most frequently (see Methods). The black line represents the NGWR borders within which hunting was forbidden and other human activities were restricted. **(B)** The number of GPS tracks of wildlife biologists per hour in the wildlife reserve (In black). The total number of GPS tracks of wildlife biologists per hour per segments according to their used is also depicted: segments that were used rarely (green), moderately (yellow) and frequently (red).

2. Anthropogenic linear features (ALF)

We focused our analyses on two types of ALF: trails and tracks, extracted from the BD CARTO© data set of the Institut Géographique National (<https://geoservices.ign.fr/documentation/diffusion/telechargement-donnees-libres>). To obtain fine-scaled information on variation in intensity of use by humans, we focused on 42.6 km of ALF that were almost exclusively used by wildlife biologists who systemically carried a GPS unit during their field activities over the three-year study period with vehicle (see below; Figure 1A, Figure S1). We divided each ALF into 100 m-long segments (i.e. 426 segments) and extracted the proportion of open habitat along a 200-m strip on either side of each segment. The proportion of open habitat is expected to influence the propensity for mouflon to cross ALF (H4) (see Supp. Mat S2).

3. Intensity of use of ALF by humans

Between 2017 and 2019, wildlife biologists were equipped with GPS Renkforce (GT-730FL-S RF-1121058) that were programmed to record one location every second during all fieldwork operations. We retrieved 87 GPS tracks with a mean daily duration of 3h58 (sd=1h16) during the May-June period when fieldwork activity was at its most intense (Figure S2), but when no other marked changes in environmental conditions occurred (Figure S4). This allowed assessing the effects of fine-scale variation in the intensity of human disturbance on mouflon behaviour (H1-H3) controlling for ecological factors (e.g. temperature or vegetation) also expected to influence mouflon movement (Marchand et al., 2015a, 2015b). For each month and year, we computed the number of times each 100m segment of ALF was used by wildlife biologists and derived three classes of intensity in disturbance based on the 1/3-quantiles: low ([0-4[uses/month), medium ([4-10] uses/month) and high (>10 uses/month) intensity.

4. Monitoring of spatial behaviour

In spring and autumn of the 2017-2019 period, we trapped 37 mouflon females and 27 males of ≥ 1 year-olds. We fitted all animals with Lotek 3300S GPS collars (revision 2; Lotek Engineering Inc., Carp, Ontario, Canada), programmed to record one location every 2h for nearly one year. We removed spatial outliers (0.9% of locations) from the full data set based on unlikely movement characteristics (Bjørneraas et al., 2010).

5. Statistical analyses

For each 100m segment, we computed the number of times it was crossed by the straight-line connecting two consecutive locations of all GPS-collared mouflon. For the analysis, we only considered the two most contrasting periods in terms of human activity (Figure 1B): night-time (local time; 21:00–05:00), when human presence was virtually zero, and the dawn/dusk period (6:00–9:00 and 18:00–21:00) during the peak of human activity. For each 100m segment, we then summed the number of crossings by period-month-year and used it as our response variable indexing spatio-temporal variation in the propensity for mouflon to cross ALFs. We then used a generalized linear mixed model (“glmer” function (Bates et al., 2014) in R.3.6.3 to investigate how the number of crossing events (Figure S5) varied in relation to period of the day (night-time vs dawn/dusk), the intensity of human activity (three classes), the proportion of open habitat and the two-way interactions between period of the day and human activity or the proportion of open habitat, respectively. To account for over-dispersion in the response variable (Figure S5), we used a negative binomial distribution (Coly et al., 2016). To control for factors that could influence mouflon behaviour but that were not of interest with respect to our hypotheses, we also included the following factors in all models (for more details see Supp. Mat S5): (1) variation in period length over the study period (offset, log-transformed); (2) temporal and spatial variation in sampling effort (offset, log-transformed); (3) the density of ALF within a given 200m buffer; and (4) the coordinates interaction term (x:y) of each segment barycentre to account spatial autocorrelation (Wood, 2017). We also included month nested in year as a random effect on the intercept to account for repeated measurements. We then used an Information Theoretic approach (Anderson & Burnham, 2002) to identify the best model using Akaike’s Information Criterion with second order adjustment (AICc) to correct for small-sample bias (Anderson & Burnham, 2002). Models with $\Delta\text{AICc} < 2$ were considered to be equally supported by the data. We computed the conditional R^2 of each model according to (Nakagawa & Schielzeth, 2013).

RESULTS

The best ranked models (AICc weights = 0.51; lowest AICc; $R^2=0.64$) explaining variation in the number of crossings of ALF by mouflon included the additive effects of the human activity index, the period of the day, the proportion of open habitat and the two-way interaction between period of the day and human activity index (Table 1). As expected, mouflon had a higher propensity to cross ALF along those segments that were least used by humans (H1) and during night-time (H2; Figures 1B;2A, Table 2). There was no relationship between how often a segment was crossed by mouflon during night-time and the intensity with which that segment was used by humans during the day (H3, Figure 1B). Finally, as expected, mouflon were 1.7 times more likely to cross a segment of ALF when it was located in completely open habitat than when it was located in dense forest (H4, Figure 2B, Table 2).

Table 1: Model selection for the number of ALF crossings by mouflon in the Caroux-Espinouse. The variables considered were the period of the day (“Period”; night-time or dawn/dusk), the human activity index (“Freq”; low, medium or high) and the proportion of open habitat (“Habitat”), as well as the two-way interactions between Period and Freq and Habitat, respectively. “df” is the degrees of freedom of each model, “ $\Delta AICc$ ” is the difference in AICc between the focal model and the model with the lowest AICc, and “weight” is the relative likelihood of each model. Bold type highlights the retained model ($\Delta AICc < 2$).

	Freq	Period	Habitat	Freq*period	Habitat*period	df	$\Delta AICc$	Weight
Model 1	+	+	+	+		12	0	0.512
Model 2	+	+	+			10	2.05	0.265
Model 3	+	+				9	3.07	0.091
Model 4	+	+	+		+	11	3.20	0.026
Model 5		+	+			8	98.83	0.000
Model 6		+				7	103.68	0.000
Model 7	+					8	122.67	0.000
Model 8	+		+			8	124.54	0.000
Model 9			+			7	186.44	0.000
<i>Model null</i>						6	242.61	0.000

Table 2: Estimated coefficients with their standard errors for the retained model explaining the effects of the human use intensity and the local habitat on the number of ALF crossings. (see Table 1).

Predictor	Estimate	Standard error	p-value
Intercept [Night:Low]	1.142	0.066	<0.001
Period [Dawn_Dusk]	-0.264	0.093	0.004
Freq [Medium]	-0.299	0.088	<0.001
Freq [High]	-0.409	0.086	<0.001
Habitat	0.504	0.045	<0.001
Period [Dawn_Dusk]: Freq [Medium]	-0.521	0.124	<0.001
Period [Dawn_Dusk]: Freq [Hight]	-0.235	0.119	0.047

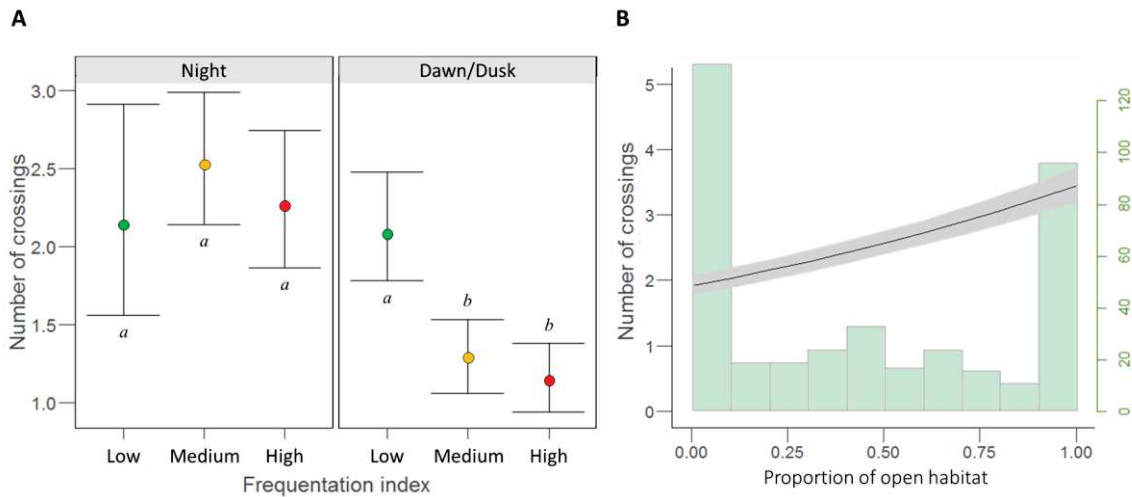


Figure 2: (A) Effect of the period of the day and the index of human activity on the propensity for mouflon to cross ALF per hour; the plot represents the predicted values for the average proportion of open habitats in the data set, i.e. 45%. The letters below or above the 95% CIs indicate significant differences in the number of crossings in relation to the human activity index and the period of the day. (B) Effect of the proportion of open habitat on the propensity for mouflon to cross ALF; the plot represents the predicted values for a low value of human activity and during night-time). The histogram corresponds to the distribution of the proportion of open habitat in the segments included in our dataset. Effect sizes were adjusted for differences in period length, for the density of ALF in a 200m buffer around the given segment, for the interaction between the coordinates of sections and for the number of observed movement steps within that given buffer (see “Methods”).

DISCUSSION

Our study offers new insights into the complexity of wildlife responses to infrastructure within protected areas, providing complementary comprehension of the road play as barrier rather than landmark (Marchand et al., 2017; Seigle-Ferrand et al., Submitted). In particular, the willingness of mouflon to cross linear infrastructure at a particular point depended on how intensively that point was used by humans, the period of the day and the local habitat characteristics. Using a simultaneous bio-logging approach on both humans and wildlife, we were able to infer how perceived risk for mouflon varied in time and space.

The mouflon in our study expressed an avoidance behaviour towards human activity (Rytwinski & Fahrig, 2012). Indeed, in response to human presence, animals exhibit behavioural responses (Berger, 2007; Blumstein, 2010), modulated by anthropogenic, intrinsic and context-dependent factors, such as habitat characteristics or diel cycles (Tablado & Jenni, 2017), and depending on the degree to which human presence is perceived as a threat. Biologists may behave in a way which can be perceived as riskier for wildlife, as they often attempt to approach animals for observation, for example (Bateman & Fleming, 2011, 2014; Stankowich & Blumstein, 2005; Stankowich &

Coss, 2006; Weston et al., 2012). Despite the fact that human activity in this protected area was predictable for the animals that resided there because this perturbation was seasonal and circadian (Figure 1B; S2), we nevertheless detected a behavioural response to the intensity of human presence (Boissy, 1995; Désiré et al., 2002; Taylor & Knight, 2003). Previous studies revealed behavioural consequences of both hunting and tourism outside the NGWR, but limited impacts within the NGWR (Benoist et al., 2013; Marchand, Garel, Bourgoïn, Dubray, et al., 2014). Indeed, some studies have shown that prior exposure to human activities or natural predation might accentuate the stress response in subsequent encounters, i.e. sensitization of individuals that have previously been exposed to hunting, noxious anthropogenic stimuli or natural predation (Bateman & Fleming, 2014; Bejder et al., 1998). This response seems to be nonlinear, with a threshold, as shown in moose (Beyer et al., 2013). Accordingly, mouflon were less inclined to cross tracks and roads at points that were used by humans with medium to high intensity. Similarly, authors previously showed that mouflon were able to shift foraging activities from daytime to nocturnal hours as a strategy to avoid intense and temporally predictable human activities (Marchand, Garel, Bourgoïn, Dubray, et al., 2014). Since mouflon crossed segments of ALF during night-time, irrespective of the level of use by humans during the day (Makin et al., 2017), the intensity of frequentation influences the probability of crossing on the scale of the whole day and therefore the habitat use.

Behavioural responses to risk are generally context-specific (Périquet et al., 2010). In support of this, we identified an impact of local habitat characteristics on the mouflon's perception of risk as the number of crossing events increased with an increase in the proportion of open habitats in the local area. Indeed, habitats that provide good visibility may decrease the level of stress for certain species that rely on early detection of predation threat compared to closed habitats (Garel et al., 2007; MacArthur et al., 1979; Wheatley et al., 2020). In France, mouflon are prey for cursorial predator, as grey wolf, they used collective vigilance as anti-predator tactic (Mooring et al., 2004). In addition, MacArthur et al., (MacArthur et al., 1979) showed that mountain sheep moving in closed habitat had a higher heart rate than during comparable movement across open fields. Consequently, we suggest that, to minimise risk and/or stress, mouflon prefer to cross anthropogenic features in open habitats (Grignolio et al., 2011).

Responding to human presence results in an ensemble of behavioral modifications which are all potentially costly, such as modifications of time budget allocation (Bonnot et al., 2020), e.g. less time spent eating in favor of more time spent in vigilance (Creel & Christianson, 2008), and lost opportunities when habitats are not used as they would in absence of disturbances. In the context of increasing recreational activities in the last decades (Wheaton, 2010) and of ongoing fragmentation of habitats, the effects of ALF for individual fitness (French et al., 2011; Rettie & Messier, 2000) needs to be studied accounting not only for where they are located, but also how intensively and when they are used.

ACKNOWLEDGEMENTS

The study was funded in part by the ANR grant Mov-It coordinated by A.L. (ANR-16-CE02-0010). We thank all the professionals and numerous trainees for their technical support in trapping, tagging and monitoring GPS-collared animals. We also thank all the Mov-It team for fruitful discussions on this project.

SUPPLEMENTARY MATERIAL

1. S1: supplementary information on intensity of use of ALF by humans

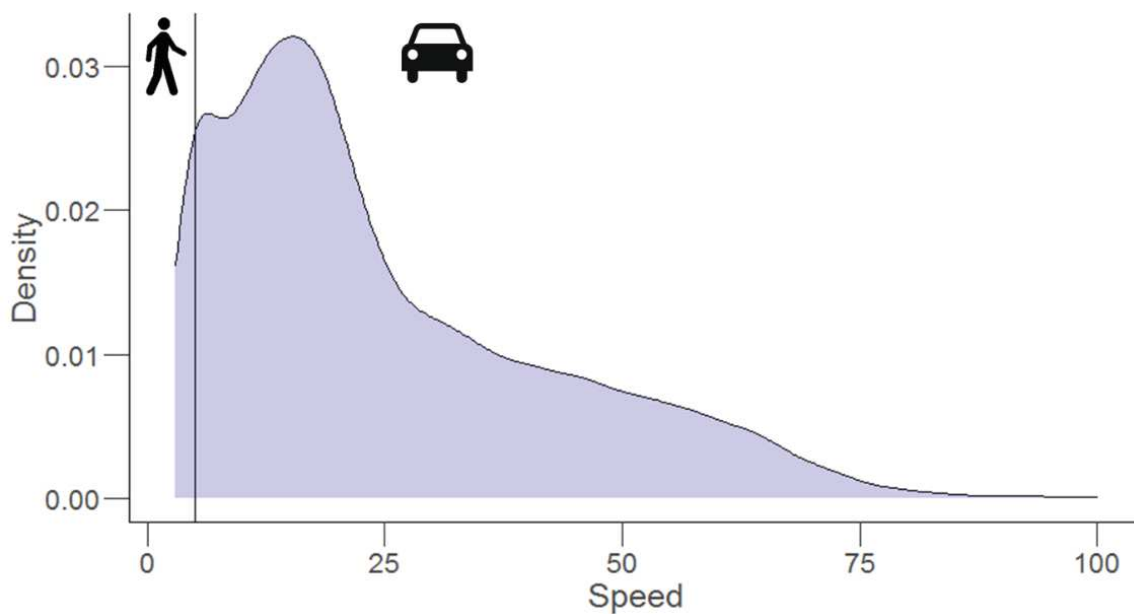


Figure S1: Density histogram of the wildlife biologist speed (km/h) for each step in the wildlife reserve. Segments on the left of the vertical line (5km/h), were travelled on foot, and, on the right, by motor vehicle. We removed speeds corresponding to wildlife biologist stops, i.e. when the speed is lower than 3 km/h.

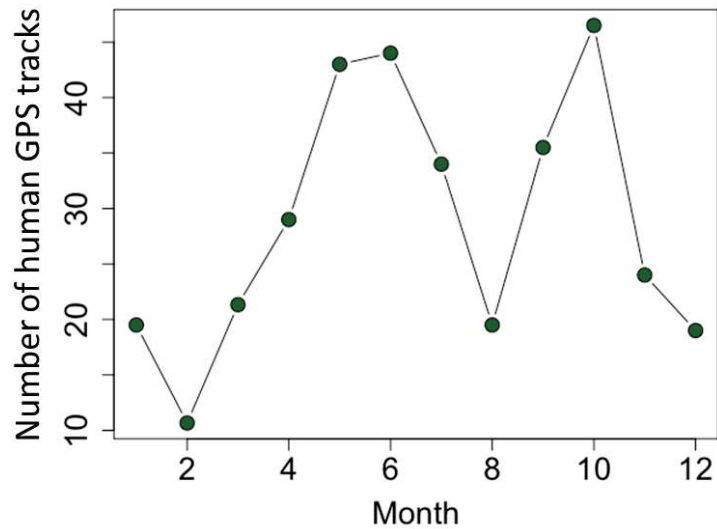


Figure S2: Number of GPS tracks performed by wildlife biologists per month in the Caroux-Espinouse National Game and Wildlife Reserve.

2. S2: supplementary information on habitat

Open habitats provide high visibility (Figure S3) and favourable conditions for large group formation, both of which increase the probability that a potential predator is detected early enough to out run it (MacArthur et al., 1979; 1982).

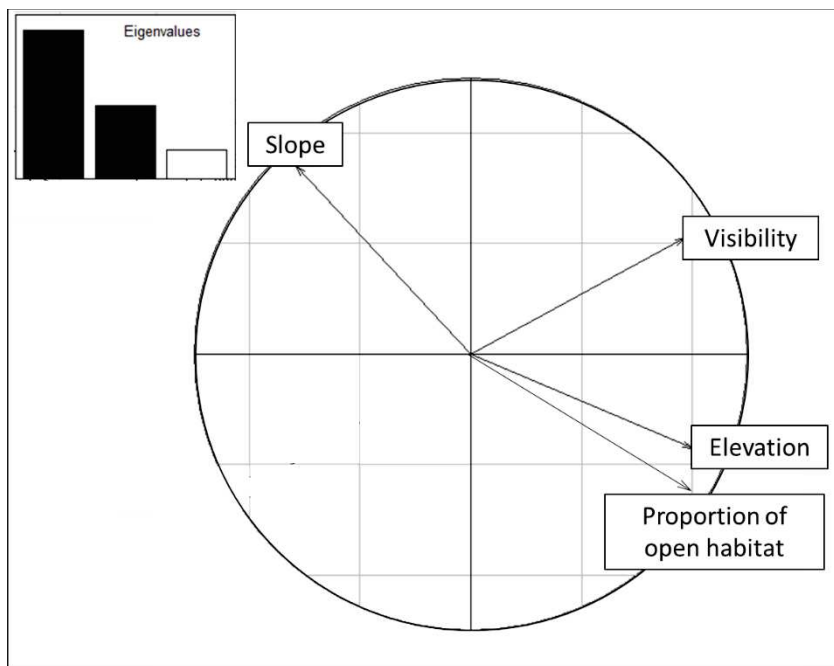


Figure S3: Projection of local habitat variables around segments of anthropogenic linear features in the correlation circle derived from a normed Principal Component Analysis (PCA). Axes 1 and 2 explain 93% of the total variance (first x-axis: 60%, second y-axis: 29%). Slope, visibility, elevation and proportion of open habitats were calculated in a 200-m strip on either side of the focal segment.

3. S3: supplementary information on climate

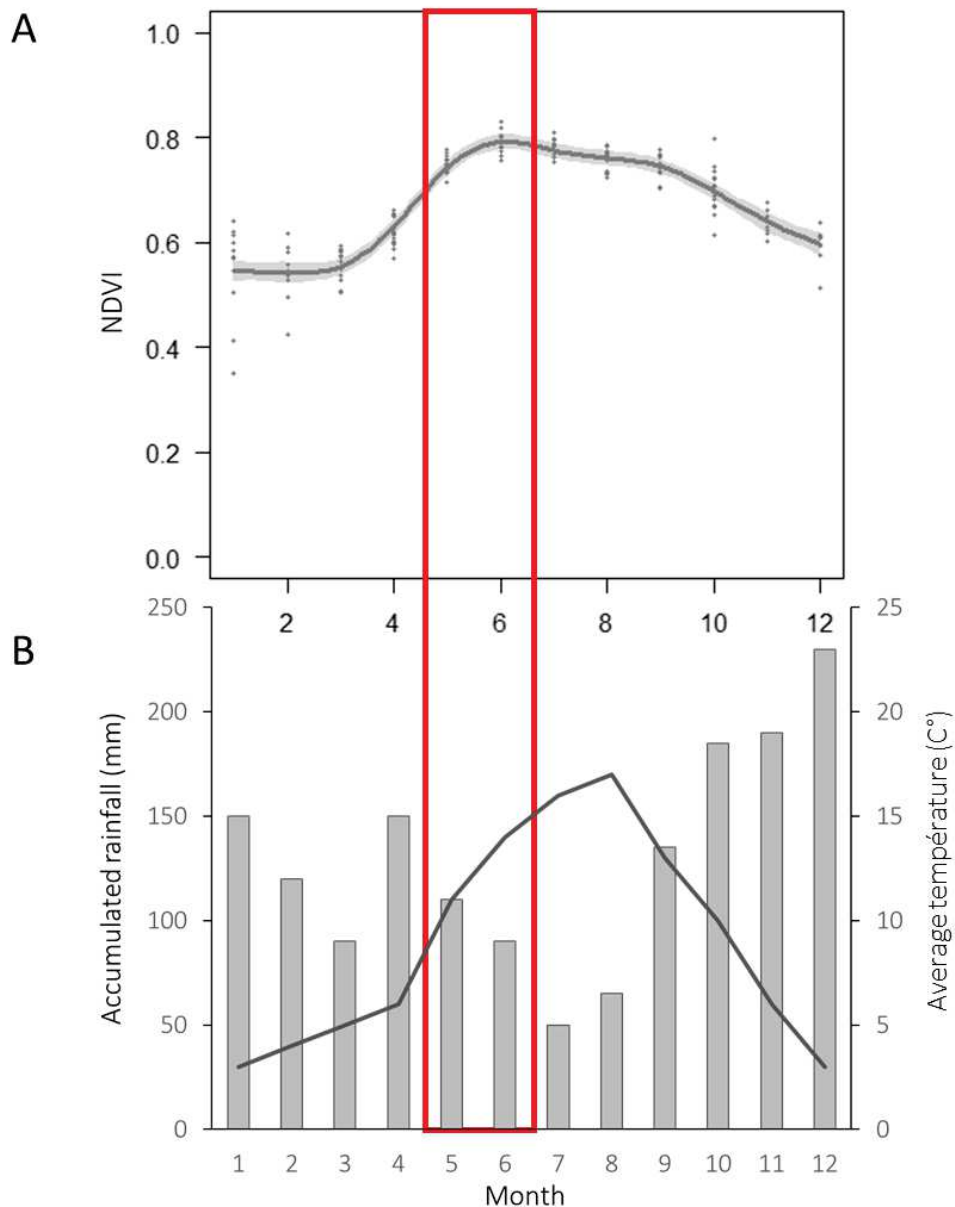


Figure S4: (A) Intra-annual variation in NDVI (Normalized Difference Vegetation index, Reed et al., 1994, Pettorelli et al., 2005) in the Caroux-Espinouse massif (period 2000-2017), extracted from MODIS MOD13Q1 - MODIS/Terra Vegetation Indices 16-Day L3 Global 250m SIN Grid (Didan, 2015). (B) Ombrothermal diagrams of Météo France stations in Aires, Cambon-et-Salvergues, Fraise-Murat and Fraise-sur-Agout (period 1990-2018) located on the Caroux-Espinouse massif. The red polygon corresponds to the focal study period.

4. S4: supplementary information on number of crossings by mouflon

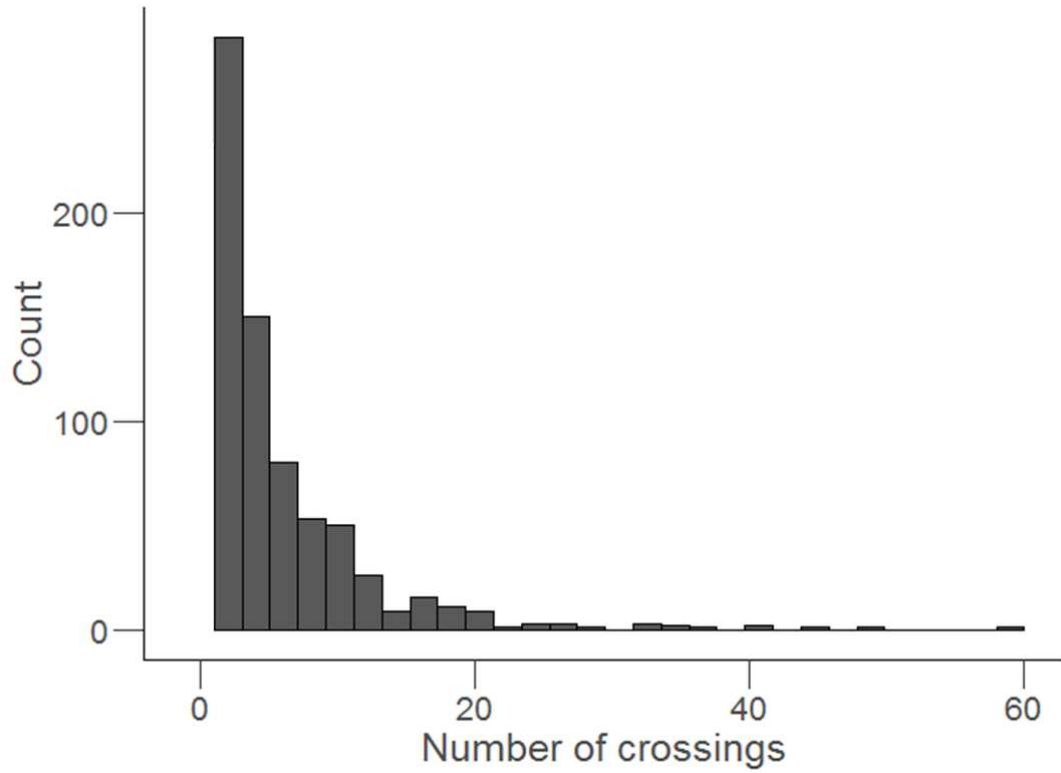


Figure S5: Distribution of the number of crossing events per ALF ($n = 939$, mean=5.18, $sd=26.2$, min=1, max=60) by Mediterranean mouflon in the Caroux-Espinouse National Game and Wildlife Reserve.

5. S5: supplementary information on statistical analyses

We used several correction variables in our models that we described here in detail.

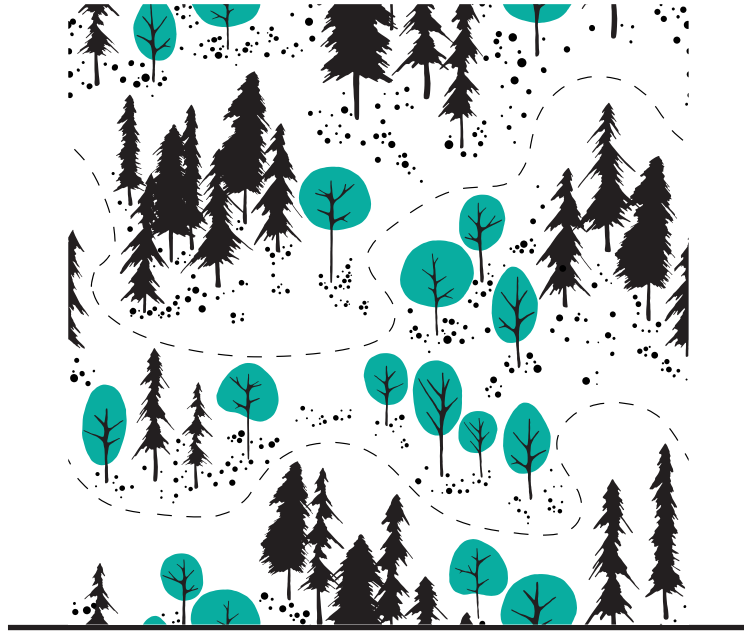
First, we used the variation in period length over the study period (offset, log-transformed). As our periods of the day have different lengths, it was necessary to take into account the different observation periods (ti). The offset is particularly useful using log offset (ti) because the model can be interpreted as modelling the cross rate per unit unit of ti (Coxe et al., 2009; Hutchinson and Holtman, 2005).

Second, we used temporal and spatial variation in sampling effort (offset, log-transformed) indexed as the number of recorded movement steps per month within a buffer of 200m around the target segment. In this population, mouflon showed a marked bimodal activity pattern, with activity peaks occurring after dawn and before dusk (Bourgoin et al., 2008). It is so more likely that mouflon cross anthropogenic features during this period, because there is the most animal movement during these periods.

To take into account heterogeneity in sampling effort (i.e. number of possible step for animal), we corrected the models with the offset log-transformed of number of possible step (Kery, 2010; p189).

Third, we used the density of ALF within a given 200m buffer to account for the anthropogenic features' availability in the landscape. Indeed, we showed in that animals included roads and tracks in their home ranges into a certain density threshold in the landscape, crossing them.

Finally, we corrected the spatial autocorrelation among adjacent ALF segments indexed by the interaction term of the barycentre xy coordinates of each segment because an anthropogenic features segment next to a heavily crossed segment is more likely to be crossed itself.



CHAPITRE 6

*Ce qui empêche les gens de vivre ensemble,
c'est leur connerie,
pas leurs différences...*

Anna Gavalda

**Formation des dyades de mouflons et sélection d'habitat : quel lien ?
Etude préliminaire chez le mouflon méditerranéen (*Ovis gmelini musimon* x *Ovis* sp.)**

RESUME

Vivre en groupe présente des avantages (e.g. la diminution du risque de prédation), mais aussi des inconvénients (e.g. l'augmentation de la compétition pour les ressources). Selon le contexte environnemental dans lesquels ils évoluent, ainsi que leurs besoins ou contraintes propres, les animaux auront donc un bénéfice à s'associer ou à se séparer, ce qui se traduit par une dynamique spatiale et temporelle de fission et de fusion des groupes d'individus. Pour autant, il existe encore peu d'études empiriques sur cette question, probablement du fait de la difficulté à caractériser spatialement et temporellement les événements de fusion et de fission. Dans cette étude, nous avons utilisé des données GPS d'une population de grands herbivores, le mouflon méditerranéen, *Ovis gmelini musimon* x *Ovis* sp., dans le massif du Caroux-Espinouse, pour déterminer les facteurs qui motivent les événements de fusion entre d'individus, et caractériser leur distribution temporelle et spatiale. Dans un premier temps, nous avons déterminé le nombre d'événements de fusion, leur durée, la proportion de temps que les dyades passent ensemble. Nous avons également testé l'effet du chevauchement saisonnier du domaine vital sur la fréquence de ces événements. Nous avons identifié un nombre 2 à 3 fois plus important d'événements de fusion dans les habitats ressources que dans les autres habitats et un nombre d'événements de fusion près de 2 fois plus important pendant la période la plus risquée, i.e. le jour, par rapport à la période la plus sûre, i.e., la nuit. Dans un second temps, nous avons cherché à déterminer si des habitats contrastés en termes de fonctionnalité (e.g. « refuge » ou « ressources ») sont sélectionnés lors des événements de fusion. Nous avons ainsi montré une sélection des milieux ouverts lors des événements de fusion, notamment des milieux « ressources », plus forte que les habitats « refuges », et quand le niveau de risque est fort. Nos résultats montrent que les caractéristiques des habitats et leurs réparations spatiales sont des drivers importants de la dynamique sociale du mouflon, comme cela a déjà été suggéré pour d'autres espèces d'ongulés. Il reste cependant à évaluer comment cette dynamique de fission-fusion se traduit en termes de coûts et de bénéfices à la vie en groupe.

Mots clés : socialité ; dynamique fission-fusion ; sélection de l'habitat ; herbivores

INTRODUCTION

L'émergence et l'évolution de la vie en groupe sont un sujet central en écologie évolutive (Clutton-Brock, 2016; Smith & Szathmary, 1997). Les animaux forment des groupes lorsque les bénéfices de vivre ensemble dépassent les coûts liés au fait de vivre à proximité de congénères. Les bénéfices peuvent inclure le partage d'informations sur la disponibilité et la localisation des ressources (Aureli et al., 2008), la diminution du risque de prédation grâce à la mise en place de stratégie anti-prédatrices (Foster & Treherne, 1981; Kelley et al., 2011; Pipia et al., 2009) comme le partage du temps de vigilance (Kie, 1999). Par exemple, les herbivores vivent le plus souvent en groupes larges dans les habitats ouverts avec une forte visibilité (Jarman, 1974), facilitant à la fois la détection de potentiels prédateurs et les interactions intraspécifiques. Cependant, les associations avec d'autres individus imposent également des coûts comme la compétition pour la reproduction et l'accès aux ressources (Clutton-Brock, 2016) ou une probabilité accrue de transmission de pathogènes (Côté & Poulin, 1995). Ces coûts sont bien souvent dépendants de la densité d'individus et de la disponibilité des ressources (Silk, 2007). La taille de groupe optimale (Giraldeau & Gillis, 1985; Sibly, 1983) est par conséquent un compromis entre ces bénéfices et ces coûts. Ce compromis peut varier temporellement selon les changements saisonniers des conditions environnementales (Clark & Mangel, 1986), mais également spatialement selon les différences structurelles des habitats (Couzin & Laidre, 2009). La composition des groupes peut également varier dans le temps et dans l'espace selon les caractéristiques intrinsèques de chaque individu, par exemple son âge et son sexe, entraînant une ségrégation sexuelle de l'utilisation de l'habitat et du comportement d'alimentation chez de nombreuses espèces d'ongulés (Bonenfant et al., 2007; Clutton-Brock et al., 1987; Thaker et al., 2010; Winnie & Creel, 2007). Les facteurs internes propres aux individus vont ainsi faire varier le compromis bénéfices/coûts de la vie en groupe.

La variabilité spatiale et temporelle des avantages et des coûts associés à la vie en groupe entraîne donc une variation de la taille de groupe, à travers des événements de fission-fusion (Kerth et al., 2006; Merkle et al., 2015; Sueur et al., 2011). Les facteurs conduisant aux événements de fusion ou de fission intègrent généralement la pression de prédation, les opportunités de reproduction, l'abondance des ressources et l'attraction sociale (Bennitt et al., 2018). Ainsi, la fission peut se produire lorsque : i) les coûts de la compétition pour les ressources ou pour la reproduction deviennent trop élevés (Couzin & Laidre, 2009), ii) la connaissance des patches profitables diffère entre les individus expérimentés qui se séparent et sont alors suivis par d'autres membres du groupe (Jolles et al., 2020), ou iii) la probabilité de détection par les prédateurs augmente avec la taille du groupe (Fortin et al., 2009). D'autres facteurs, comme la perte de vue des conspécifiques dans les habitats fermés malgré la proximité (Conradt & Roper, 2000) ou les conflits d'intérêts entre individus de même groupe (Ginelli et al., 2015), peuvent également provoquer la fission. La dynamique de fission-fusion peut accroître la vulnérabilité de certains groupes au risque de prédation, mais peut aussi permettre aux

individus de s'adapter aux variations de conditions environnementales en modifiant la taille de groupe (Holmes et al., 2016). Ainsi, des proies peuvent réduire la probabilité d'être détectées par des prédateurs en constituant des groupes de petite taille (par fission du groupe) dans des habitats fermés et ainsi se soustraire à la vue du prédateur. À l'inverse, ces mêmes proies auront une probabilité plus élevée d'être détectées par des prédateurs dans des environnements ouverts sans possibilité de se cacher, ce qui devrait favoriser les événements de fusion et la formation de groupes plus grands dans ces habitats afin de partager la vigilance et d'augmenter les effets de dilution (Hamilton, 1971; Jarman, 1974; Pays et al., 2007; Pulliam, 1973).

L'hétérogénéité spatiale et temporelle des conditions environnementales peut donc conduire à une instabilité des groupes et à une dynamique de fission-fusion. En étudiant les caractéristiques de l'habitat lors des événements de fusions et de fissions, il est donc possible d'évaluer les déterminants de la vie en groupe. Deux des principaux moteurs de la dynamique de fission-fusion, à savoir la pression de prédation et l'abondance et la qualité de la nourriture, peuvent fortement varier dans le temps et dans l'espace (Benoist et al., 2013). Les besoins et contraintes multiples auxquels sont soumis les individus guident leurs décisions comportementales quant au choix d'utiliser un habitat par rapport à un autre (Boyce, 2006; Boyce & McDonald, 1999). Les besoins alimentaires et de protection sont par exemple rarement maximisés dans le même type d'habitat (Brown, 1999; Houston et al., 1993; Lima & Dill, 1990). Cependant, si les choix d'habitat sont reconnus comme étant un processus complexe (Fryxell et al., 2005; Jonzén et al., 2004; McLoughlin et al., 2006), les études tenant compte de la réponse des animaux à de multiples attributs d'habitat négligent bien souvent les effets potentiels de la socialité (Webber & Vander Wal, 2018), même lorsqu'ils traitent d'animaux grégaires (mais voir Johnson, Macdonald, Newman, & Morecroft, 2001 chez le blaireau européen *Meles meles*).

L'étude de la dynamique de fission-fusion s'est aussi longtemps limitée à l'étude de la variation de taille de groupe d'animaux observés visuellement, sans intégrer les caractéristiques de l'habitat du fait des difficultés à observer les animaux en milieu fermé, ou encore la nuit (Bukombe et al., 2016). L'innovation technologique que constitue l'arrivée des dispositifs GPS permet d'éviter cette contrainte pratique, même si elle nécessite de marquer un nombre suffisant d'individus dans une population pour pouvoir détecter la formation de groupes. Pour contrer cette limitation, l'étude du processus de fission-fusion de dyades, i.e. des paires d'individus, équipées de GPS, représente une alternative prometteuse. Cette approche relativement nouvelle permet ainsi d'identifier des fusions comme étant le point auquel des groupes contenant des animaux équipés de GPS se sont joints, et les fissions lorsque des groupes contenant des animaux équipés se sont séparés (Bennitt et al., 2018; Lesmerises et al., 2018; Wielgus et al., 2020).

Dans cette étude, nous avons utilisé des données de suivi GPS d'une population de grands herbivores, le mouflon méditerranéen, *Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp., dans le massif du Caroux-Espinouse, pour étudier les événements de fusion parmi les dyades, ainsi que leur distribution temporelle et spatiale. Dans un premier temps, nous avons

déterminé le nombre d'événements de fusion, leur durée, la proportion de temps que les dyades passent ensemble et testé l'effet du chevauchement saisonnier du domaine vital sur la fréquence de ces événements. Les compromis bénéfiques/coûts de la vie en groupe varient potentiellement au cours du temps en fonction du contexte environnemental et des facteurs internes propres aux individus (e.g. le sexe). Nous nous attendons donc à un nombre plus élevé d'événements de fusion pendant les périodes de risque, i.e. la période de chasse, et dans les zones ouvertes, où les coûts du risque peuvent dépasser les coûts associés à la compétition pour les ressources. Nous nous attendons également à un nombre d'événements de fusion plus élevé pour les dyades Femelle-Mâle au moment de la reproduction. Au printemps, nous prédisons un nombre d'événements de fusion plus élevé pour les dyades Femelle-Femelle, correspondant à la période pendant laquelle les femelles suitées se regroupent (Bon et al., 1993; Pipia et al., 2009) et pour les dyades Mâle-Mâle du fait de la diminution de l'agressivité entre mâles après le rut (Pipia et al., 2009). Nous avons également testé si le nombre d'événements de fusion augmente à mesure que le chevauchement des domaines vitaux entre la paire de mouflons qui constitue la dyade augmente, afin de tester si ce chevauchement est un bon prédicteur de la fréquence d'association. Enfin, nous faisons l'hypothèse que l'agrégation est une tactique anti-prédatrice chez le mouflon, et nous nous attendons donc à ce que, les dyades fusionnent plus fréquemment, durant la journée, i.e. lorsque le risque de dérangement ou de prédation par l'homme est le plus élevé.

Dans un second temps, nous avons cherché à déterminer si des habitats selon leur caractéristiques (e.g. refuge ou risqué ; Table 1) ont une influence sur les événements de fusion entre dyades. Pour les événements de fusion, nous nous attendons à une variation spatiale et temporelle de la sélection d'habitat, parce que la pression de chasse et l'abondance et la qualité de la nourriture varient fortement dans ce site (Benoist et al., 2013). Ainsi, nous prédisons que les événements de fusion ont majoritairement lieu dans les zones ouvertes correspondant aux ressources et perçues comme risqué, permettant la vigilance collective pendant les phases d'alimentation et un effet de dilution (Espuno, 2004; Hamilton, 1971; Isvaran, 2007; Kie, 1999), contrairement aux milieux refuges nécessitant une vigilance moindre ou aux milieux fermés sans visibilité. En effet, les milieux forestiers à faible visibilité sont considérés comme stressant par les animaux, dans lesquelles ils présentent une élévation significative du rythme cardiaque (MacArthur et al., 1989; Stemp, 1983). Le risque perçu par les mouflons en forêt est fortement due à la diminution de la probabilité de détection du prédateur dans ce milieu fermé, et à l'impossibilité physique de constituer de grand groupe d'animaux en forêt, entraînant une baisse du niveau de vigilance collective et une diminution de l'effet de dilution (Jarman, 1974; Molvar & Bowyer, 1994). Chez les ongulés, il a été montré que la taille des groupes était plus grande dans les zones ouvertes que dans les zones forestières (e.g. chez le bison *Bison bison*, Fortin et al., 2009; et le chevreuil *Capreolus capreolus*, Pays et al., 2007). Dans les habitats refuges (e.g. des zones rocheuses pentues supérieures à 30° ; Marchand et al., 2015a), les animaux n'ont pas besoin de partage de vigilance (Bon & Campan, 1989). Au printemps, les ressources sont plus importantes, nous nous attendons donc à ce que les fusions y soient plus fréquentes puisque les mouflons

sélectionnent ces zones (Marchand et al., 2015b). La sélection d'habitats ouverts lors des évènements de fusion devrait être plus marquée lorsque le risque perçu est élevé dans l'espace et/ou dans le temps, c'est-à-dire en dehors de la Réserve Nationale de la Chasse et de la Faune Sauvage située au centre de notre aire d'étude (Benoist et al., 2013; Marchand, Garel, Bourgoïn, Dubray, et al., 2014) et d'autant plus pendant la période de chasse (septembre-février ; Marchand et al. 2014).

MATERIEL ET METHODES

1. Sites

Les données ont été collectées dans la Réserve Nationale de la Chasse et de la Faune Sauvage (1,658 ha, 532-1,124 m) du massif du Caroux-Espinouse (43°38'N, 2°58'E, 17,000 ha, 130-1,124 m). Ce massif de moyenne montagne est caractérisé par des vallées profondes découpant des plateaux et créant une mosaïque d'arêtes, de talwegs (altitude supérieure à 900 m au-dessus du niveau de la mer et pente inférieure à 10°) et de pentes raides (Figure 1). Les plateaux sont composés principalement de landes de bruyères (*Erica cinerea* et *Calluna vulgaris*) et d'autres zones herbeuses (pâturages, prairies, myrtilles *Vaccinium myrtillus* et cultures artificielles consacrées à la faune), mais surtout en grande majorité de forêts de conifères exploitées (*Pinus sylvestris*, *Pinus nigra*, *Picea abies*). Les zones riches en herbe fournissent une nourriture abondante pour le mouflon (Marchand et al., 2013, 2015b). À mesure que l'altitude diminue et que la pente augmente, les landes de bruyères sont remplacées par des landes constituées de genêts envahissants (*Cytisus oromediterraneus*, *Cytisus scoparius*) et de fougères (*Pteridium aquilinum*), offrant des conditions d'alimentation moins favorables (Baudière, 1970; Cazau et al., 2011). Les fonds de vallées sont largement couverts de feuillus (principalement hêtres, *Fagus sylvatica*, châtaigniers, *Castanea sativa* et chênes verts, *Quercus ilex*), tandis que les dernières pentes découvertes sont composées de zones rocheuses (Tableau 1).

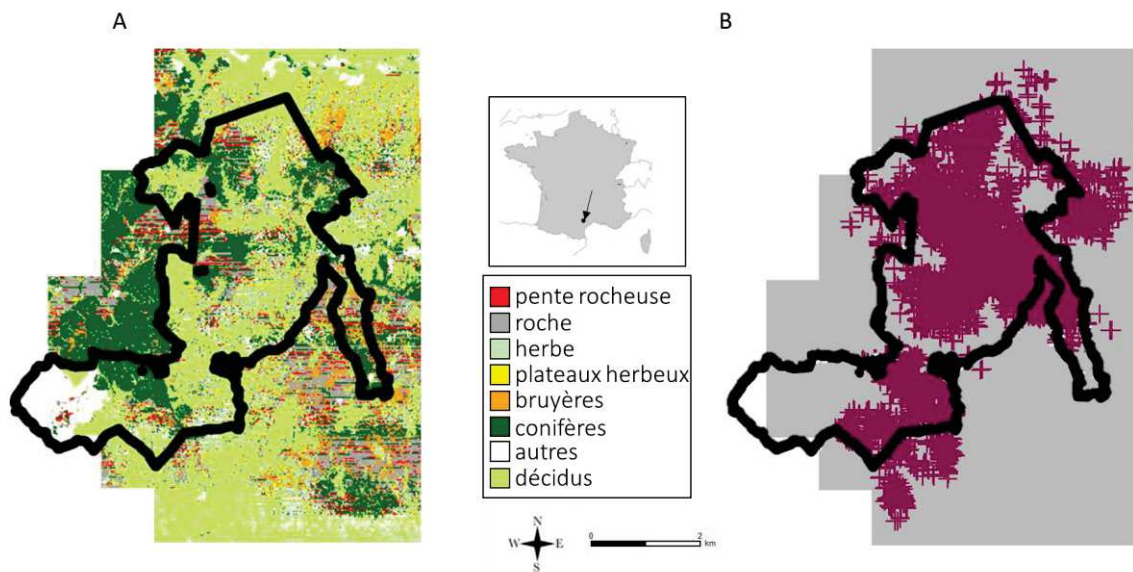


Figure 1 : (A) Description du massif du Caroux-Espinouse (carte en médaillon au centre), où les évènements de fusion du mouflon méditerranéen ont été étudiés entre 2010 et 2019. Les types d'habitat sont détaillés dans la légende au centre de la figure. Les villages et hameaux, regroupés dans la catégorie « autres », ont été exclus des analyses car ils représentaient un pourcentage infime des superficies disponibles (en moyenne 0.2%, intervalle de 0.01 à 0.8%). Pour plus d'informations sur la fonctionnalité des classes d'habitat utilisées dans cette étude, voir Tableau 1. (B) Localisations de tous les points de fusion entre dyades d'individus équipés de colliers GPS considérés dans l'analyse. Seulement 12% des points sont à l'extérieur de la réserve, et parmi eux, seulement 18% sont en période de chasse. Dans les deux cartes, le polygone noir correspond aux limites de la RNCFS.

Les activités humaines sont strictement réglementées au sein de la réserve : la chasse est interdite et la pratique de la randonnée est limitée à quelques sentiers (Marchand, Garel, Bourgoïn, Michel, et al., 2014). En revanche, en dehors de la réserve, la chasse est autorisée du 1er septembre à fin février au cours de la période 2010-2019. Des études précédentes ont mis en évidence les conséquences comportementales de la chasse et du tourisme sur les mouflons en dehors de la réserve, et un impact limité de cette perturbation sur les mouflons au sein de la RNCFS (Benoist et al., 2013; Marchand, Garel, Bourgoïn, Dubray, et al., 2014). En moyenne, 378 animaux (ET = 109) ont été prélevés par la chasse par an, à parts similaires entre sexes, dans une population stable composée d'environ 2 500 individus (Marchand et al., 2015; Marchand, Garel, Bourgoïn, Dubray, et al., 2014). Des chasses avec chiens sont menées les mercredis, samedis, dimanches et jours fériés. Les espèces ciblées sont le sanglier (*Sus scrofa*), la femelle mouflon et occasionnellement le chevreuil (*Capreolus capreolus*). Les autres jours de la semaine, les mâles mouflons sont la principale cible des chasseurs à l'approche.

Tableau 1 : Caractéristiques des trois types d'habitat utilisés dans l'analyse des habitats sélectionnés par les mouflons lors des événements de fusion. La colonne « Risque » inclut le risque par la prédation par la chasse et le dérangement. La colonne « Codes » correspond au nom utilisé dans les résultats, et notamment dans la Figure 2.

Codes	Descriptions	Références	Ressources	Visibilité	Risque
Fermé	Forêt de conifères entrecoupée de routes et pistes.	MacArthur et al., 1979, 1982; Stemp, 1983 ; Chapitre 5	+	--	+++
Ressources	Zones herbeuses des plateaux : landes de bruyères et de myrtilles, pâturages, prairies et cultures artificielles consacrées à la faune avec pente <10 ° et altitude> 900 m au-dessus du niveau de la mer	MacArthur et al., 1979; Marchand et al., 2015b; Risenhoover & Bailey, 1985	+++	+++	++
Refuge	Zones rocheuses avec pente ≥30 °	Benoist et al., 2013; Marchand et al., 2015b	-	+++	---

2. Suivi des mouflons

Les animaux ont été capturés au printemps entre 2009 et 2019 et équipés de colliers GPS Lotek 3300S (révision 2 ; Lotek Engineering Inc., Carp, Ontario, Canada) programmés pour enregistrer une localisation toutes les 2 heures. Au total 183 mouflons méditerranéens adultes ont été équipés, dont 108 femelles et 75 mâles (Figure S1). Tous les animaux ont été manipulés selon les conditions éthiques détaillées dans les accréditations spécifiques délivrées à l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage par la Préfecture de Paris (arrêté préfectoral n°2009-014) en accord avec le code de l'environnement (Art. R421-15 à 421-31 et R422-92 à 422-94-1). Pour nos analyses, nous n'avons considéré que les individus adultes, c'est-à-dire les individus âgés de 1 an et plus. Nous avons supprimé les localisations aberrantes (0,9% de l'ensemble complet de données) sur la base des caractéristiques de mouvements improbables (Bjørneraas et al., 2010).

La saison de mise-bas s'étalant de fin mars à début juin, la plupart des naissances se produisent de début avril à mi-mai. Les agneaux sont fortement dépendants de leurs mères jusqu'au sevrage, fin juin (Bon et al., 1993). Un pourcentage élevé de femelles se reproduit chaque année : 81% des yearlings et 91% des adultes (Garel et al., 2005). La

période de gestation est de 5 mois, ce qui implique que la plupart des femelles ont été fécondées entre le début novembre et la mi-décembre (Garel et al., 2005). Les mâles reproducteurs manifestent un comportement de rut de début octobre à début janvier (Bon, Gonzalez, Bosch, & Cugnasse, 1992).

3. Établissement des dyades

Nous avons calculé, pour chaque mouflon, sa distribution d'utilisation (UD) mensuelle selon la méthode « Movement-Based Kernel Density Estimation » (MKDE ; Benhamou, 2011), en utilisant le package « adehabitatHR » (Calenge, 2006). Pour chaque mois, nous avons estimé le chevauchement d'UD en utilisant l'indice UDOI (*Utilization distribution overlap index*) entre chaque paire d'individus. Cet indice permet de quantifier le chevauchement de l'utilisation de l'espace partagé (Bennitt et al., 2018; Fieberg & Kochanny, 2005). Nous avons utilisé la méthode « data cloud geometry-tree » (DCG-tree) pour identifier les modèles d'association inhérents aux dyades de mouflons, basée sur l'UDOI (Fushing et al., 2013). Nous avons construit une matrice de similarité basée sur l'UDOI en utilisant le package « DCG ». Cette matrice nous a permis d'obtenir des dendrogrammes illustrant les réseaux sociaux de mouflons (Fushing et al. 2013). Nous avons ensuite utilisé ces dendrogrammes pour identifier les dyades, i.e. les paires d'individus qui partagent un espace en commun et sont donc susceptibles d'avoir des interactions sociales. Les dyades sont ensuite classées selon les sexes impliqués : Femelle-Femelle (F_F), Femelle-Male (F_M) et Male-Male (M_M).

4. Évènements de fusion

Pour chacune des dyades précédemment identifiées, nous avons calculé la distance euclidienne entre toutes leurs localisations respectives obtenues toutes les deux heures. Nous avons déterminé les évènements de fusion lorsque la distance entre les localisations était inférieure à 50 mètres à une même heure (Lesmerises et al., 2018). Un tel niveau de proximité (i.e. distance inférieures 50 mètres) pourrait ne pas être lié à une proximité sociale. Nous avons donc considéré que les dyades étaient dans un état de fusion lorsque les individus sont restés à une distance inférieure à 50 mètres durant au moins 2 heures. Les dyades ne sont donc plus en fusion lorsque la distance devient supérieure à 50 mètres entre les deux individus. Ensuite, nous avons relevé pour chaque évènement de fusion : le mois, l'année, le lieu (au sein de la réserve ou en dehors) et le sexe des individus de la dyade. Nous avons considéré trois variables dépendantes, à l'échelle du mois : i) le nombre total d'évènements de fusion par mois de chaque dyade, ii) la durée de chaque évènement de fusion par mois (i.e. le nombre de pas de temps consécutifs où les dyades sont ensemble) et iii) le pourcentage mensuel du temps de fusion de chaque dyade. Premièrement, nous avons respectivement utilisé un modèle linéaire généralisé mixte (distribution de Poisson, une fonction log-link) et un modèle linéaire mixte afin de déterminer si le mois, l'habitat et le type de la dyade affectent le nombre d'évènements et la durée de fusion (log-transformé), avec le package « lme4 » (Bates et al., 2014). Deuxièmement, nous avons utilisé un modèle linéaire généralisé mixte (avec une distribution binomiale) pour déterminer si la durée de fusion totale était affectée par le mois, l'habitat et le sexe des individus de la dyade. Puis, nous avons

également utilisé un modèle linéaire généralisé avec une distribution de Poisson pour déterminer si l'UDOI avait un impact sur le nombre d'événements de fusion. Finalement, nous avons utilisé un modèle linéaire généralisé mixte avec une distribution de Poisson et une fonction log-link afin de vérifier si la temporalité (jour vs nuit) avait un impact sur le nombre de fusion. Pour tous les modèles, nous avons inclus l'identité des individus de la dyade (IDx-IDy) et l'année comme effets aléatoires afin de tenir compte de la dépendance entre les mesures répétées sur les mêmes individus ou au cours d'une même année.

5. Sélection d'habitat pendant les évènements de fusion

Pour déterminer les critères de variations de sélection de l'habitat lors des évènements de fusion, nous avons calculé les ratios de sélection de Manly-Chesson pour chaque évènement de fusion (Manly et al., 2007). Nous avons divisé la proportion de chaque type d'habitat dans l'aire de fusion par la proportion de ce type d'habitat à l'intersection des domaines vitaux mensuels des deux individus, zone considérée comme disponible lors des évènements de fusion (Manly et al., 2007). L'aire de fusion correspond à la zone définie par la distance entre les localisations des deux individus composant la dyade au moment de la fusion assorti d'un buffer de 25 mètres.

Nous avons modélisé les variations des ratios de sélection pour chaque type d'habitat et pour chaque type de dyade selon le mois de l'année en utilisant des modèles mixtes additifs généraux (GAMMs) avec le package gamm4 (Wood, 2017). Les GAMMs sont bien adaptés pour modéliser les relations linéaires et non linéaires dans les études de sélection d'habitats (Aarts et al., 2008). Nous avons ajouté l'identité de la dyade (i.e. l'identité des deux individus) et l'année en facteurs aléatoires afin de tenir compte de la dépendance entre les mesures répétées sur les mêmes individus ou au cours d'une même année.

Pour un type de dyade donné, nous avons considéré un type d'habitat focal comme sélectionné ou évité lorsque l'intervalle de confiance à 95% (IC ; Wood, 2017) ne chevauchait pas 1, soit la valeur de référence indiquant une utilisation des différents types d'habitat dans les mêmes proportions que leurs disponibilités au sein de la zone chevauchante de leurs domaines vitaux mensuels (Manly et al., 2007).

RESULTAT

1. Evènements de fusion

Sur l'ensemble de la période considérée, et malgré le chevauchement de nombreux domaines vitaux, nous avons détecté peu d'évènements de fusion entre individus suivis simultanément. Le chevauchement des domaines vitaux n'aboutit à des évènements de fusion que dans 10.8% des cas, pour un total de 308 dyades identifiées (102 dyades F_F, 139 dyades F_M et 67 dyades M_M). Le nombre moyen d'évènements de fusion par dyade est de 20.79 (ET=17.40), et la durée médiane des évènements de fusion est de 5.11 (ET=1.79) heures (min=2h, max=336h). Notre approche basée sur des modèles mixtes révèle que ni le mois ou le type de la dyade n'ont d'effets sur le nombre d'évènements de fusion ($X^2=665.37$, $p=0.26$, $df=13$), leur durée ($X^2=5.16$, $p=0.18$, $df=13$), ou le pourcentage de temps par mois passé en groupe ($X^2=423.57$, $p=0.34$, $df=13$). Nous avons cependant identifié un plus grand nombre d'évènements de fusion dans les habitats ressources ($\beta_{\text{fermé/ressource}} = -1.14 \pm 0.10$, $\beta_{\text{refuge/ressource}} = -1.53 \pm 0.12$, $p<0.001$), indépendamment du type de la dyade. En effet, il y a deux fois plus d'évènements de fusion en habitat ressource qu'en habitat risqué, et trois fois plus qu'en habitat refuge. Le nombre d'évènements de fusion n'est pas non plus affecté par l'UDOI, indice mesurant le chevauchement de domaines vitaux mensuels ($X^2=15.65$, $p=0.11$). Finalement, nous avons identifié un effet de la temporalité (jour vs nuit) sur le nombre d'évènements de fusion ($\beta_{\text{nuit/jour}} = -1.62 \pm 0.14$, $p<0.001$), avec 1.8 fois plus d'évènements de fusion le jour que la nuit.

2. Sélection d'habitat lors des évènements de fusion

Les ratios de sélection ont montré une variation mensuelle non linéaire marquée pour les trois types d'habitats et de dyades (Figure 2). Conformément à nos hypothèses, les évènements de fusion ont majoritairement lieu dans les zones ouvertes correspondant aux habitats ressources mais surtout hors réserve, contrairement aux habitats fermés et de refuge qui sont eux évités. Nous pouvons observer une plus forte sélection des milieux ressources au printemps. A l'extérieur de la réserve, cette sélection des habitats ressources est plus forte, nous pouvons notamment observer ici deux pics de sélection : aux mois de mai et de septembre. Les trois types de dyades affichent des niveaux similaires de sélection d'habitat lors des évènements de fusion, tout au long de l'année (Figure 2).

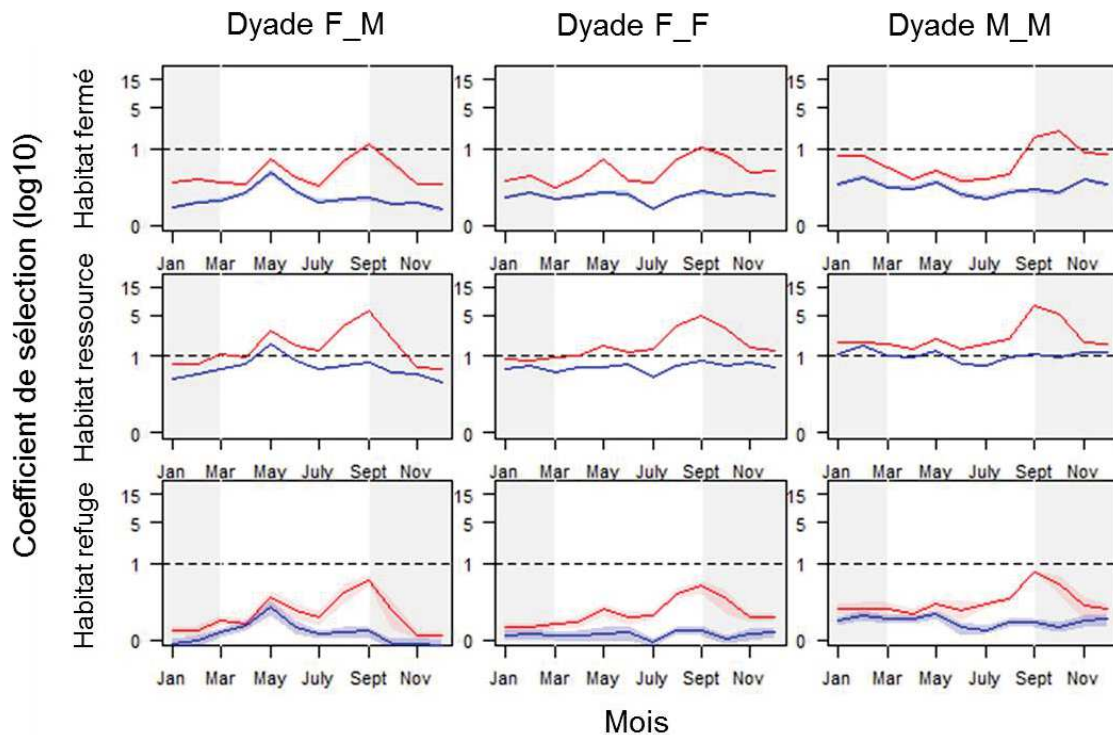


Figure 2 : Variation saisonnière dans la sélection de l'habitat pendant les évènements de fusion selon le type de dyade (Femelle-Mâle, Femelle-Femelle, Mâle-Mâle) de mouflon méditerranéen ($n=201$ individus suivis) du Caroux-Espinouse. En rouge, les évènements de fusion hors réserve, en bleu au sein de la réserve. « Habitat fermé » correspond aux habitats de type conifères, « habitat ressource » aux plateaux herbeux et « habitat refuge » aux pentes rocheuses supérieures à 30° (voir Tableau 1). Les bandes rouges et bleues autour des courbes correspondent aux intervalles de confiance à 95%, cet intervalle est dans certains cas imperceptible du fait de la taille de la figure. Les bandes grises correspondent à la période de chasse. Les relations sont modélisées pour chaque type d'habitat et pour les trois types de dyade à l'aide de modèles mixtes additifs généralisés comprenant l'identité de la dyade comme facteur aléatoire.

DISCUSSION

Cette étude permet de documenter la durée, la fréquence et la répartition spatiale des formations de groupes dans une population des mouflons méditerranéens du sud de la France. Nos résultats montrent que le nombre d'évènements de fusion, la durée des évènements de fusion et le pourcentage de temps passé en fusion ne varient pas selon le mois ou le type de dyades. L'importance du chevauchement des domaines vitaux entre individus composant les dyades n'explique pas non plus le nombre d'évènements de fusion. En revanche, les évènements de fusion semblent plus nombreux dans les habitats ouverts et durant la journée, période où le risque perçu est le plus élevé. De plus, nous avons montré une sélection préférentielle des habitats ouverts lors des évènements de

fusion, particulièrement en dehors de la réserve nationale de chasse, et surtout aux mois de mai et septembre.

Nous avons prédit une augmentation du nombre d'évènements de fusion des dyades Femelle-Femelle et Femelle-Mâle pendant le printemps, et des dyades Femelle-Mâle pendant le rut. Nous n'avons pas identifié de variation du nombre d'évènements de fusion, de leur durée et du pourcentage de temps passé en groupe selon le mois ou le type de dyade, contrairement à nos hypothèses. Plusieurs raisons peuvent expliquer cela : (i) certains événements de fusion auraient pu se produire sans être enregistrés, en impliquant des animaux non-suivis, (ii) la pression de capture est faible au sein de la population de mouflons où moins de 5% des individus portent simultanément un collier GPS. Les individus suivis sont donc tout à fait susceptibles de s'associer avec des individus non marqués, sans que cela soit enregistré, même si 80% des groupes observés visuellement contiennent au moins un individu équipé de GPS. Nous avons également fixé un seuil de distance entre dyades à 50 mètres. Certains événements de fusion peuvent donc ne pas avoir été détectés sur la base de ce critère, peut-être des animaux équipés de collier auraient pu être distants de plus de 50 mètres s'ils appartenaient à un grand groupe ; la taille de groupe moyenne étant de 12 individus et au maximum de 54 dans le Massif du Caroux-Espinouse (Seigle-Ferrand, 2017). Augmenter le seuil de distance pour définir la fusion aurait pu conduire à l'inclusion de faux événements de fusion lorsque des individus munis d'un collier étaient proches les uns des autres sans être dans le même groupe. Nous n'avons pas non plus mis en évidence de lien entre le nombre d'évènements de fusion et le chevauchement des domaines vitaux, ce qui suggère que l'UDOI est un mauvais prédicteur du nombre d'évènements de fusion entre dyades, potentiellement parce qu'il ne reflète pas l'intensité d'utilisation de la surface commune. Nous avons mis en évidence que des facteurs autres que l'UDOI, tel que le risque ou le dérangement, la répartition des ressources et la taille du groupe, peuvent conduire à la formation de dyades.

Concernant la distribution temporelle des événements de fusion à travers le cycle journalier, nous avons constaté que le nombre d'évènements de fusion est plus élevé le jour que la nuit. Cela suggère que les dyades semblent s'associer lorsque le risque perçu est élevé, ce qui confirme notre prédiction. Des études précédentes ont également montré que la taille des groupes a tendance à augmenter lorsque le risque de prédation augmente chez d'autres espèces d'ongulés (Creel et al., 2014; Thaker et al., 2010; Valeix et al., 2009 mais voir Creel & Winnie, 2005; Stears et al., 2020). Notre étude démontre ainsi l'importance du compromis coûts/bénéfices associé au risque perçu dans la dynamique de fission-fusion des populations d'ongulés.

Nous avons fait l'hypothèse d'une sélection plus forte des habitats ressources lors des événements de fusion. Notre étude confirme donc que, seulement hors réserve, les événements de fusion ont lieu préférentiellement dans les habitats ouverts (pâturages, prairies, cultures et myrtilles) fournissant une nourriture abondante (Baudière, 1970; Cransac, Valet, Cugnasse, & Rech, 1997; Marchand et al., 2015, 2013). Les animaux sont en effet moins stressés dans les milieux ouverts et dans des grands groupes (Stemp, 1983).

Fortin et al. (2009) avaient également démontré une sélection des zones ouvertes par les grands groupes et un risque de fission accru dans les milieux fermés chez les bisons (*Bison bison*). La fusion de dyades de mouflons est plus probable dans les habitats ouverts où les conspécifiques peuvent se voir à des distances relativement importantes, ce qui favorise la formation de groupes chez les herbivores grégaires à dynamique de groupe instable (Pays et al., 2007). Une fois qu'un groupe s'est formé, sa cohésion implique que les membres synchronisent leurs activités en gardant un contact visuel et en conservant un même rythme dans les mouvements (Conradt & Roper, 2000; Fortin et al., 2009), ce qui est possible uniquement dans des habitats ouverts, et donc à forte visibilité.

La sélection d'habitats ouverts lors des événements de fusion est plus forte durant le mois de mai au sein et en dehors de la réserve, et au mois de septembre en dehors de la réserve. Le mois de mai, pour cette population, correspond au pic de disponibilité des ressources alimentaires (Marchand et al., 2015b). La synchronie spatiale des activités présente un moindre coût pour les individus qui se regroupent sur les mêmes patches de nourriture (Conradt & Roper, 2000). Ce mois correspond également aux besoins accrus d'énergie des femelles suite à la mise-bas (Cazau et al., 2011). Le mois de septembre correspond à l'ouverture de la période de chasse en dehors de la réserve, expliquant le pic de sélection à cette période en dehors de la réserve. Se mettre en groupe fournit des avantages bien moindres dans les habitats fermés par rapport aux zones ouvertes puisqu'en forêt, le risque de prédation est plus étroitement lié à la probabilité de détection (Isvaran, 2007). Les bénéfices de la socialité dans les milieux ouverts apparaissent plus forts à l'extérieur de la réserve, confirmant ainsi l'effet réserve mis en évidence dans cette population. En effet, Benoist et al. (2013) ont montré que la perception du risque, et donc des effets associés du risque, était plus faible au sein de la réserve qu'en dehors, montrant que cette aire protégée sert de refuge pour les animaux.

Cependant, la sélection plus forte des habitats ressources lors des événements de fusion n'a pas été identifiée au sein de la réserve, mais seulement hors réserve. La population au sein de la réserve est à forte densité (Garel et al., 2005), et les bénéfices de la vie en groupe ne sont peut-être pas supérieurs aux coûts de la compétition pour les ressources. En effet, la densité de population est plus forte au sein de la réserve, du fait de l'absence de chasse, et l'effet réserve a déjà été montré dans ce site (Benoist et al., 2013). De plus, l'absence de sélection des habitats ouverts pour la fusion au sein de la réserve peut aussi être expliquée par le fait que les animaux se mettent en groupe dans la perspective d'entrer dans un habitat ouvert. En effet, Fortin et al., (2009) ont évoqué que la transition entre habitats ouverts et fermés devrait favoriser la dynamique de fission-fusion.

Pour conclure, nous avons donc constaté que la distribution spatiale du mouflon est connectée avec la dynamique de fission-fusion, comme cela a déjà été suggéré pour d'autres espèces d'ongulés (Bennitt et al., 2018; Fortin et al., 2009; Haydon et al., 2008; Wielgus et al., 2020). Il serait donc instructif d'évaluer l'influence relative des forces bottom-up (disponibilité des ressources) et top-down (la prédation) sur la socialité. En effet, les changements globaux ont affecté les écosystèmes, notamment avec le retour

des grands prédateurs, comme le loup. Nous avons, dans cette étude, considéré le risque anthropique mais il serait intéressant de prendre en compte le risque de prédation naturelle (voir Annexe 2 de la thèse).

FIGURE SUPPLEMENTAIRE

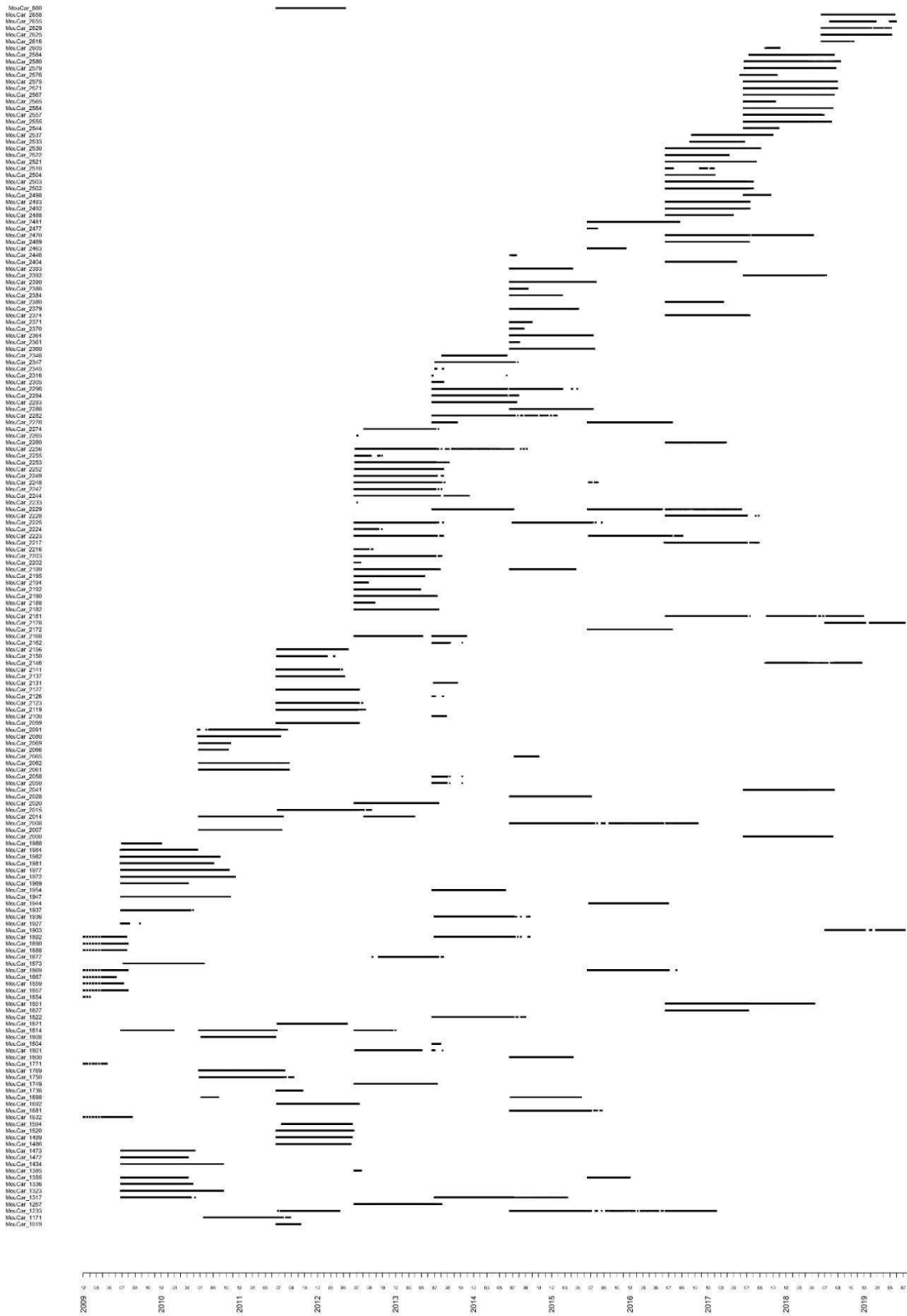
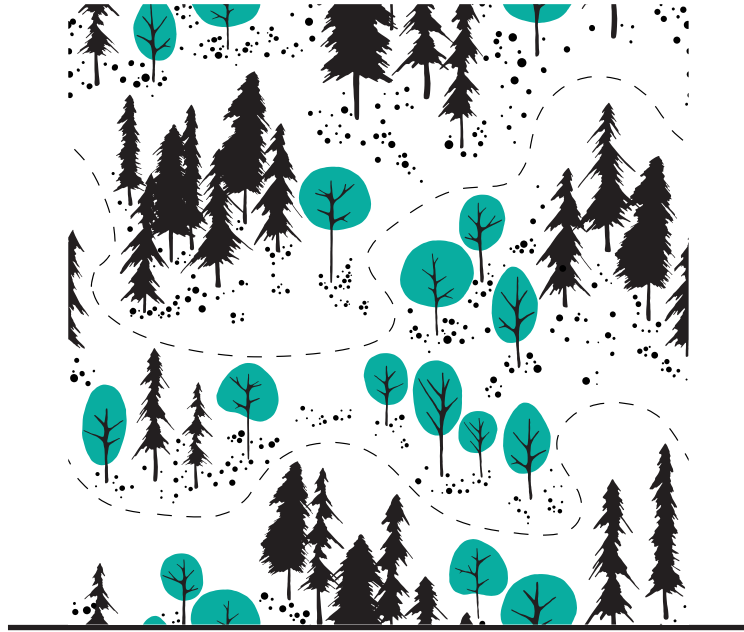


Figure S1 : Période de suivi des 183 mouflons du Caroux-Espinouse.



CHAPITRE 7

*Tout ce qui a un début a une fin,
mais chaque fin est le début d'un nouveau départ.*

Serge Zeller

DISCUSSION

Confrontés aux effets des changements globaux sur leurs habitats naturels, et soumis à leurs propres besoins et contraintes, les animaux doivent prendre des décisions afin d'assurer leur survie et leur reproduction dans des conditions optimales. Ces décisions reposent sur des changements comportementaux, dont le mouvement, et impactent la répartition et la distribution des espèces. Nous nous sommes donc concentrés dans ce travail de thèse sur l'identification du rôle de l'hétérogénéité du milieu, de la structure du paysage et de la socialité sur la distribution spatiale des organismes. Dans ce chapitre, nous proposons de faire une synthèse des principaux résultats détaillés précédemment (Chapitre 3 à 6) et de les discuter à travers le croisement des informations apportées par chacun. Enfin, nous proposerons quelques perspectives de recherche qui émanent de ce travail.

PARTIE 1 : SYNTHÈSE ET DISCUSSION DES RESULTATS PRINCIPAUX

1. Synthèse des résultats principaux

Dans un premier volet de cette thèse, nous nous sommes intéressés à l'influence de facteurs environnementaux, que sont la disponibilité des ressources, l'hétérogénéité du paysage et le risque, sur la taille des domaines vitaux individuels saisonniers au sein de populations d'ongulés (Chapitre 3). Pour cela, nous avons réalisé une revue de la littérature sur les ongulés dans le monde. Nous avons également évalué si certaines caractéristiques propres aux espèces considérées (i.e. masse corporelle, régime alimentaire et structure sociale) pouvaient expliquer la variation observée des relations entre la taille des domaines vitaux individuels et facteurs environnementaux locaux. Les résultats montrent (i) que 75% des articles disponibles prouvent que les domaines vitaux diminuent avec l'augmentation des ressources, (ii) que l'influence de l'hétérogénéité du paysage est moins démontrée dans les études, (iii) que la réponse des animaux « cattle-type » à la variation de la disponibilité des ressources est plus forte que la réponse des « moose-type ». Enfin, cette revue a révélé qu'une très faible proportion (1%) des articles traitant des domaines vitaux chez les ongulés avait cherché à expliquer les différences inter-individuelles de ce paramètre en fonction de facteurs écologiques.

Dans un second temps (Chapitre 4), nous avons étudié le rôle des structures linéaires anthropiques (i.e. routes et chemins) et naturelles (i.e. crêtes, fonds de vallées et lisières de forêts) sur l'établissement du domaine vital mensuel de cinq espèces de grands herbivores, réparties en 9 populations faisant face à des densités de structures linéaires contrastées. Les résultats montrent que les structures linéaires étudiées, qu'elles soient naturelles ou d'origines anthropiques, se trouvent préférentiellement à la périphérie du domaine vital mensuel. Ces résultats suggèrent que les grands herbivores peuvent utiliser

les structures linéaires comme repères pour délimiter ce dernier. Cependant, pour les espèces de montagne (chamois, mouflon, et bouquetin), certaines structures linéaires, comme les crêtes, sont souvent placées au centre des domaines vitaux. Ce résultat est probablement en lien avec les rôles importants joués par ces structures en montagne en termes de ressources et de refuge. En revanche, nous avons démontré que lorsque la densité des structures linéaires devenait trop élevée pour certaines populations, elles ne se retrouvent plus principalement à la périphérie du domaine vital, mais peuvent se retrouver au cœur même du domaine vital. Nous observons ainsi une réponse fonctionnelle dans la répartition de ces structures au sein du domaine vital mensuel. Le positionnement de ces structures plus ou moins en périphérie du domaine vital dépend aussi de la densité de ces structures dans l'environnement disponible. Ceci pourrait donc suggérer que dans les paysages très fragmentés, les grands herbivores pourraient être limités par les coûts de mémorisation de l'emplacement spatial des éléments clés qui délimitent leurs domaines vitaux et par l'exigence d'une superficie de domaine vital minimale pour satisfaire leurs besoins vitaux, les contraignant alors à inclure dans leur domaine vital des structures linéaires qu'ils repoussent en périphérie quand ils le peuvent.

Dans un troisième volet de cette thèse (Chapitre 5), bénéficiant d'une situation quasi expérimentale pour une des populations incluses dans les analyses synthétisées dans le paragraphe précédent, à savoir le mouflon méditerranéen où le risque posé par les activités humaines sur certaines structures linéaires est contrôlé et mesuré, nous avons étudié la propension des individus à traverser ces structures linéaires anthropiques en fonction du risque perçu. Premièrement, nous avons constaté que les mouflons traversaient préférentiellement les structures linéaires anthropiques pendant la nuit plutôt qu'à l'aube ou au crépuscule. En revanche, cette variation dépend de l'intensité d'utilisation des structures par l'Homme, cette différence temporelle de l'intensité des traversées n'étant observée que pour les segments très utilisés. Les mouflons sont en effet plus susceptibles de traverser des portions de structures linéaires anthropiques moins fréquemment utilisées et, à l'inverse, d'éviter de traverser des portions plus souvent utilisées. Le nombre de traversées semble également augmenter à mesure que la proportion d'habitats sûrs dans le voisinage immédiat augmente.

Enfin, une analyse préliminaire menée sur cette même population de mouflons (Chapitre 6) a permis de documenter la dynamique des formations (i.e. événements de fusion) des dyades (i.e. des paires de mouflons) et de renseigner le rôle de l'habitat dans cette dynamique des relations sociales. Nous avons constaté que l'occurrence de fusion de groupes de mouflons était connectée avec la distribution spatiale d'habitats aux caractéristiques contrastées et dépendait de l'avantage ou non d'être en groupe. Nous avons ainsi identifié un nombre deux à trois fois plus important d'événements de fusion dans les habitats ressources que dans les habitats risqués ou refuges, et 1.8 fois plus important pendant la période risquée, i.e. le jour. Enfin, les dyades semblent s'associer préférentiellement dans les habitats ouverts et d'autant plus lorsque le risque lié à l'activité humaine (e.g. chasse) est élevé.

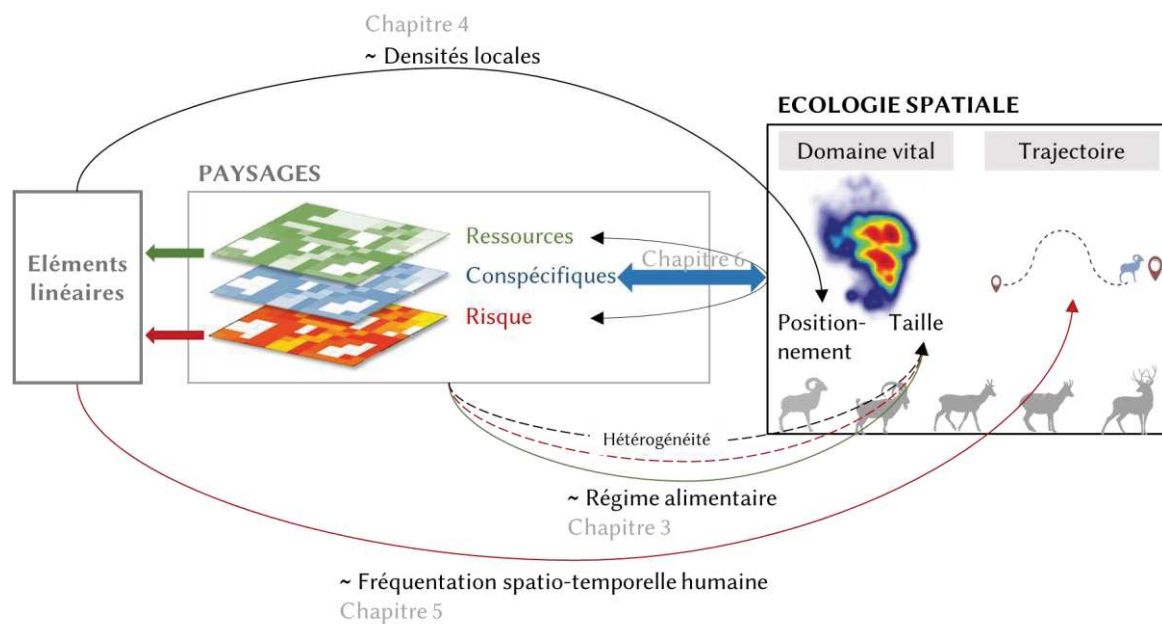


Figure 1 : Schéma des principaux résultats des différents chapitres de la thèse et leurs articulations entre eux. Nous avons évalué dans la littérature un impact du paysage alimentaire, modulé par le régime alimentaire de l'espèce considérée, sur la taille de domaines vitaux d'ongulés dans le monde. Nous n'avons pas identifié d'effet(s) du paysage de la peur ni de l'hétérogénéité du paysage. Un effet des éléments linéaires du paysage sur l'établissement des domaines vitaux, selon leur densité locale dans le paysage, a été mis en lumière. Concernant les éléments linéaires anthropiques, un effet sur les trajectoires des individus a été étudié, modulé par la fréquentation humaine. Pour finir, l'ajout du paysage des interactions sociales à celui du paysage alimentaire et de la peur dans l'étude de l'écologie spatiale a révélé que la formation de groupe avait lieu préférentiellement dans les habitats ressources.

2. Discussion des résultats

a. La taille du domaine vital dépend du paysage et des traits d'histoire de vie

Dans le Chapitre 3, nous avons réalisé une revue de la littérature afin d'identifier les variables environnementales (i.e. disponibilité des ressources et hétérogénéité de l'habitat) qui influencent la variation intra-populationnelle de la taille du domaine vital individuel, en considérant plusieurs traits d'histoire de vie espèce-spécifique. Si un certain consensus existe dans la littérature sur le rôle de ces facteurs sur la taille des domaines vitaux au niveau interspécifique (voir par exemple Grant et al., 1992; Mysterud et al., 2001; Ofstad et al., 2016), des analyses manquent encore pour décrire les principaux facteurs de variation de la taille du domaine vital entre individus au sein d'une même population. Cette lacune dans la littérature est d'autant plus étonnante que le domaine vital individuel est le deuxième des niveaux hiérarchiques de sélection de l'habitat de Johnson, (1980), c'est-à-dire celui qui devrait relier les variables environnementales à la

performance individuelle (Gaillard et al., 2010). Les choix individuels sur le positionnement du domaine vital déterminent in fine des processus au niveau de la population, comme la répartition spatiale des populations (Büntgen et al., 2017), la condition physique des individus (e.g. la masse corporelle ; Nilsen et al., 2004) et leur performance (Froy et al., 2018), et donc la dynamique des populations (Fahrig & Paloheimo, 1988; Johnson et al., 1992). C'est pourquoi, il est essentiel de comprendre comment les individus diffèrent dans la manière dont ils interagissent avec les différentes composantes d'un paysage, à quelle(s) échelle(s) spatio-temporelle(s) (Murwira, 2003), et comment cela conduit à des différences de taille dans les domaines vitaux (Börger et al., 2006). Pour cela, il est crucial d'appréhender le rôle des ressources, ainsi que celui du risque et de l'hétérogénéité du paysage, tout en tenant compte des contraintes physiologiques et des caractéristiques sociales spécifiques à l'espèce (Mcloughlin et al., 2000; Prox & Farine, 2020) chez les ongulés, mais également chez d'autres taxons. Il serait par exemple, intéressant d'étudier la taille de domaine vital chez les carnivores selon les variables environnementales (e.g. la densité des proies, densité des routes), en prenant en compte si le domaine vital est défendu ou non (Grant et al., 1992) ainsi que la tactique de chasse. Cela est d'autant plus important que les grands carnivores sont parmi les espèces les plus vulnérables à l'activité humaine, et les milieux modifiés par les humains posent une menace pour la conservation des carnivores (Mancinelli et al., 2018).

Le domaine vital est lié à la sélection de l'habitat par les mouvements (Van Moorter et al., 2016). Ainsi, il est nécessaire de se concentrer sur ces deux paramètres si nous souhaitons comprendre comment les variables environnementales affectent la distribution animale (Moorcroft & Lewis, 2006). Les améliorations techniques de suivi (e.g. le développement des colliers GPS) ont permis d'obtenir un plus grand nombre de localisations et avec plus de précision. Ces progrès ont ainsi rendu possible l'étude du mouvement des individus et de lier explicitement les déplacements aux contraintes du paysage, et non plus inférer uniquement les trajectoires à partir de localisations spatiales statiques des individus via les analyses de points (Cagnacci et al., 2010). L'augmentation du nombre d'articles traitant de l'écologie du mouvement, depuis Nathan et al. (2008) et suivi par le lancement de la revue « Movement Ecology » en 2013, a confirmé cette tendance et supplante aujourd'hui les articles publiés sur la taille du domaine vital. Cependant, les déterminants du domaine vital ne sont pas encore complètement compris. Par exemple, il est encore important d'inclure la taille des groupes des individus dans les relations entre taille des domaines vitaux et disponibilité des ressources. En effet, les espèces à régime alimentaire mixte (e.g. le chamois) ou les brouteurs (e.g. le mouflon), qui se regroupent en troupeaux plus grands dans les prairies ouvertes du fait de leur stratégie anti-prédatrice, sont probablement en forte concurrence intraspécifique, avec un déclin plus rapide des ressources locales (Tablado et al., 2016). Par conséquent, les individus qui partagent des zones d'alimentation avec d'autres individus auraient un domaine vital plus grand que les individus solitaires. La taille de groupe peut donc être un des moteurs de la variation intraspécifique de la taille du domaine vital, et reste à être prise en compte dans les études. Cette compétition intraspécifique impactant la relation entre taille de domaine vital et disponibilité des ressources, peut également être étendue

à la compétition interspécifique, et reste à être intégrée dans les études sur les déterminants des domaines vitaux. Ainsi, les 50 dernières années d'études de télémétrie ne sont en fait que les premières étapes indispensables et nécessaires dans la découverte des liens entre les contraintes des traits d'histoire de vie, l'utilisation individuelle de l'espace et les facteurs environnementaux.

b. Les domaines vitaux sont bordés par des structures linéaires du paysage ...

Parmi les facteurs environnementaux qui définissent les domaines vitaux, nous nous sommes intéressés plus particulièrement à l'influence des structures linéaires anthropiques et naturelles du paysage sur l'utilisation individuelle de l'espace. Ainsi, nous avons mis en évidence l'importance du rôle fonctionnel de ces structures du paysage sur la délimitation des domaines vitaux : celles ayant un rôle de ressources (i.e. les éléments linéaires associés à des habitats refuges ou à des ressources alimentaires) sont retrouvées au centre du domaine vital. Cependant, les structures ayant un rôle plus neutre (e.g. des repères visuels ; Beyer et al., 2016) ou perçues comme risquées sont retrouvées à la périphérie des domaines vitaux. L'apport combiné de ces deux chapitres (Chapitre 4 et 5), complémentaires l'un de l'autre, fournit une avancée dans la compréhension du mécanisme par lequel les structures linéaires se retrouvent en périphérie des domaines vitaux. En effet, nous avons montré un évitement du risque par les animaux conduisant à une fréquence de traversée de ces structures qui diminue avec l'augmentation de la fréquentation humaine. Cet évitement conduit ces structures à se retrouver en périphérie des domaines vitaux lorsque cela est possible. Cependant, nous avons également constaté que l'importance relative de ces éléments linéaires dans la périphérie du domaine vital diminuait à mesure que leur densité dans le paysage local augmentait. À forte densité, le positionnement préférentiel de ces éléments du paysage à la périphérie du domaine vital diminue. Cette réponse fonctionnelle (sensu Holbrook et al., 2019) était similaire chez les mâles et les femelles, malgré une variation marquée dans l'intensité de la ségrégation sexuelle selon l'espèce (Bonenfant et al., 2007; Conradt, 1999; Ruckstuhl & Neuhaus, 2005) et pour les espèces caractérisées par des exigences écologiques contrastées (Hofmann, 1989; Redjadj et al., 2014). Nous suggérons que les structures linéaires du paysage ont une influence marquée sur la façon dont les grands herbivores perçoivent et utilisent le paysage pour établir leur domaine vital. Alors qu'il avait déjà été démontré que les structures linéaires du paysage influençaient les trajectoires des animaux au sein de leurs domaines vitaux (Beyer et al., 2016; Coulon et al., 2008), nous montrons qu'elles peuvent également jouer un rôle clé à des échelles spatiales plus larges dans l'établissement de ces derniers. Ce résultat confirme ce qui avait été précédemment illustré par Marchand et al. (2017) sur le mouflon méditerranéen, tout en l'élargissant à plusieurs espèces, et en montrant l'importance du rôle des structures linéaires (e.g. ressources, refuges, neutres) et de leur densité. Il serait intéressant d'étudier la délimitation des domaines vitaux d'autres espèces d'ongulés dans d'autres écosystèmes, différents de ceux pris en compte dans cette étude, par exemple dans les écosystèmes de savane africaine où la variation temporelle et spatiale de la quantité et de la qualité des ressources diffère fortement entre saison sèche et saison des pluies (Mandinyenya et al., 2020). De plus, les ongulés

africains, e.g. les zèbres ou les buffles, vivant en plus larges groupes, les délimitations de leurs domaines vitaux sont potentiellement impactées majoritairement par leurs interactions sociales plutôt que les structures linéaires. De grandes variations dans l'utilisation des domaines vitaux ont été identifiées parmi certains ongulés africains (Owen-Smith et al., 2020), rendant l'étude de la délimitation des domaines vitaux chez ses espèces particulièrement pertinente.

c. ... mais modulés par le risque...

La prise en compte des différents types de risque (i.e. prédation naturelle ou anthropique) et de dérangement (Chapitres 3, 5 et 6), en plus des ressources (Chapitre 3) et de la structure du paysage (Chapitres 3 et 4), est également déterminante dans la mobilité animale (Chapitres 5) et la socialité (Chapitre 6). Nous montrons que le risque et le dérangement influencent l'utilisation de l'habitat et définissent ainsi le « paysage du risque » (Creel & Christianson, 2008; Frid & Dill, 2002; Laundre et al., 2010; Laundré et al., 2001). De plus, les niveaux de risque et de perturbation, ainsi que leur distribution spatio-temporelle et leur prévisibilité, limitent l'allocation individuelle de temps dans les parcelles d'alimentation (Marchand et al., 2015). Ce risque peut donc conduire les individus à augmenter l'étendue de leur domaine vital à la fois pour inclure plus de parcelles de ressources alimentaires mais également des zones de refuge (e.g. Walter et al., 2009). Cependant, la prise en compte du niveau de risque sur la taille du domaine vital est très peu étudiée (Chapitre 3 : Seigle-Ferrand et al., 2020). La complexité de l'évaluation des mesures de risque au niveau individuel rend les études empiriques de l'effet possible du risque légal et non légal sur la taille des domaines vitaux individuels particulièrement difficiles. Il est possible de passer outre cette difficulté en quantifiant précisément le paysage de la peur, à l'aide d'équipements GPS sur les prédateurs naturels, les chasseurs et les utilisateurs de la nature (e.g. randonneurs).

Dans le Chapitre 4, nous avons montré que les domaines vitaux étaient bordés par des structures linéaires lorsqu'elles représentent un risque ou un repère visuel. Dans le Chapitre 5, nous avons pu mettre en évidence un impact de l'activité humaine sur le comportement de traversées des structures linéaires anthropiques (i.e. routes et chemins) des mouflons méditerranéens à de fines échelles spatio-temporelles. Ces résultats nous offrent ainsi un aperçu des réponses de la faune aux infrastructures hétérogènes en termes de risque, i.e. une variation spatiale et temporelle de leurs fréquentations. En particulier, nous avons pu montrer les effets spatio-temporels de l'intensité des perturbations sur le nombre de traversées de structures anthropiques par les mouflons du Caroux-Espinouse. Ce comportement d'évitement de la perturbation humaine a également été démontré chez d'autres espèces d'ongulés, comme le bison ou l'élan (voir Larson et al., 2016 pour une revue). Par exemple, le chevreuil, ainsi que le cerf élaphe, peuvent exploiter les habitats forestiers afin d'éviter les perturbations humaines pendant la journée tout en utilisant l'habitat ouvert la nuit (Bonnot et al., 2013; Richter et al., 2020). De plus, il a été démontré que la chasse influence généralement différents aspects de la physiologie et du comportement des grands herbivores, y compris l'utilisation de l'espace (Cromsigt et al., 2013). Par exemple, le cerf élaphe modifie son utilisation de

l'espace en se déplaçant vers un habitat avec un couvert plus dense pendant la période de chasse (Fattebert et al., 2019; Lone et al., 2015). Pour aller plus loin, il serait ainsi intéressant de différencier la perception par les animaux des structures linéaires anthropiques en identifiant si ces structures sont seulement perçues comme risquées ou comme des repères visuels. Pour cela, le défi majeur est de séparer la réponse aux structures des effets confondants de la préférence d'habitat et de la capacité de mouvement intrinsèque. Beyer et al. (2016) propose pour cela de quantifier simultanément les effets de proximité et de perméabilité des structures linéaires sur les animaux. Un repère visuel devrait seulement impacter la perméabilité, tandis qu'une structure risquée influencerait à la fois la perméabilité et les effets de proximité.

d. ... et par les conspécifiques.

Lorsque les domaines vitaux de plusieurs individus d'une même espèce grégaire se superposent, les conspécifiques interagissent et peuvent alors former des groupes. C'est le cas chez le mouflon méditerranéen auquel nous nous sommes intéressés dans le Chapitre 6. Les résultats suggèrent que les individus se rassemblent et fusionnent dans des zones clés, i.e. dans les habitats riches en ressources et ouverts. Les raisons potentielles avancées pour expliquer ces résultats sont (i) la possibilité pour les conspécifiques de se voir à des distances relativement importantes, ce qui favorise la formation de groupes chez les herbivores grégaires à dynamique de groupe instable (McDougall & Ruckstuhl, 2018; Pays et al., 2007; Vitet et al., 2020), (ii) l'augmentation du risque de prédation par la chasse dans les habitats ouverts par la chasse, qui tend à augmenter également les bénéfices de se rassembler malgré l'augmentation de la détection (Fortin et al., 2009). Si les différents types d'habitats occupés par les individus influencent le processus de fusion ou même la fission des groupes (Bennitt et al., 2018; Fortin et al., 2009; Lesmerises et al., 2018; Wielgus et al., 2020), le changement d'environnement, c'est à dire la transition d'un habitat à l'autre, peut également provoquer des changements de niveau de socialité chez les espèces grégaires (Haydon et al., 2008) via des effets sur les mouvements des individus. Le mouvement d'individus d'espèces grégaires dépendra donc probablement du contexte social de cet individu (Haydon et al., 2008). Par exemple, certains individus pourraient suivre des conspécifiques plus centraux dans le réseau social et ne plus répondre de manière optimale à ses besoins propres (Habib et al., 2011) ou la suppression de corridors pourrait réduire les taux de rencontre parmi les conspécifiques (Webber & Vander Wal, 2018). Cela met en évidence la manière dont les environnements écologiques et sociaux sont le reflet l'un de l'autre, et comment les changements dans l'un peuvent affecter l'autre.

PARTIE 2 : COMPORTEMENT SPATIAL ET DEMOGRAPHIE

Nous avons mis en évidence l'impact des structures linéaires sur le comportement spatial des animaux (Chapitre 4). En revanche, l'impact des structures linéaires sur les performances individuelles doit encore être évalué. Il serait en effet nécessaire de mieux comprendre les conséquences au niveau de la population de l'exposition des animaux à des structures linéaires anthropiques qui représentent un risque réel ou perçu (Chapitre 5). Dans un contexte d'anthropisation des habitats, due à l'augmentation des activités humaines au cours des dernières décennies (Wheaton, 2010) et de la fragmentation continue des paysages, ayant un impact sur les mouvements des animaux (Tucker et al., 2018), nos résultats appellent à davantage de travaux sur les effets omniprésents des structures linéaires du paysage sur les performances individuelles (French et al., 2011). Comme le mouvement et la sélection de l'habitat sont intrinsèquement liés à l'apport énergétique net individuel (Planckaert & Desrochers, 2012) et donc à la valeur adaptative (Gaillard et al., 2010), ces comportements devraient être soumis à la sélection naturelle (Nathan et al., 2008). En effet, les différences individuelles de phénotype, de génotype, d'expérience, d'hétérogénéité du paysage et de contraintes environnementales devraient générer des différences individuelles marquées dans le comportement spatial. Ces différences individuelles dans le comportement de mouvement, qui sont de plus en plus documentées à la fois au sein et entre les espèces, sont un élément clé des processus adaptatifs induits par la sélection naturelle (Nathan et al., 2008). En fin de compte, l'évolution de la sélection de l'habitat et des comportements spatiaux devrait dépendre de la relation entre ces comportements et la valeur adaptative individuelle (Gaillard et al., 2010). L'étude du lien entre le mouvement et la valeur adaptative des individus a été entravée par des problèmes technologiques de suivi des animaux dans la nature (e.g. durée de suivi, précision des localisations) et par la nécessité d'obtenir simultanément des estimations sur le terrain de la performance individuelle (i.e. la survie et la reproduction; Gaillard et al., 2010). Il est important de décrire les trajectoires démographiques individuelles (i.e. l'évolution avec l'âge de la survie et reproduction des individus) et de générer des indicateurs fiables des performances démographiques. En effet, cela permettrait de combler le manque identifié de connaissances sur le lien entre les comportements et la démographie (Gaillard et al., 2010), et de relier les comportements à la répartition de la population dans un contexte environnemental spatialement hétérogène et changeant. Un large éventail d'approches permettant de prédire les trajectoires individuelles existent, allant de modèles mécanistes qui tentent de passer des changements physiologiques aux conséquences écologiques, aux modèles écologiques qui se concentrent uniquement sur les comportements des animaux (Gilman, 2017; Menge, 2002; Menge & Olson, 1990). Il est par exemple possible de lier les comportements spatiaux avec la performance (survie, reproduction, masse corporelle) et de les incorporer dans les modèles de dynamique des populations. Cela permet alors de quantifier la contribution des réponses comportementales individuelles, induites par le changement global, aux changements du taux de croissance démographique à l'aide de modèles de projection intégrale (IPM, Easterling et al., 2000; Plard et al., 2019).

Néanmoins, les conséquences des changements comportementaux sur la démographie sont rarement démontrées (Morales et al., 2010) et les liens théoriques avancés dans la littérature ne sont pas empiriquement vérifiés. Nous pouvons retrouver cette lacune entre concepts et études empiriques dans d'autres domaines de l'Ecologie. Par exemple, Say-Sallaz et al. (2019) l'ont illustré au sein de l'étude de l'impact du risque de prédation sur la dynamique des populations de proies (Figure 2). Cette figure illustre les liens théoriques présents dans la littérature (Figure 2a) en comparaison avec les liens réellement démontrés empiriquement (Figure 2b). Ainsi, beaucoup de relations, que ce soit l'impact du risque de prédation ou du comportement spatial sur la dynamique des populations de proies, sont avancés dans la littérature par des liens théoriques et logiques, sans être néanmoins vérifiés empiriquement.

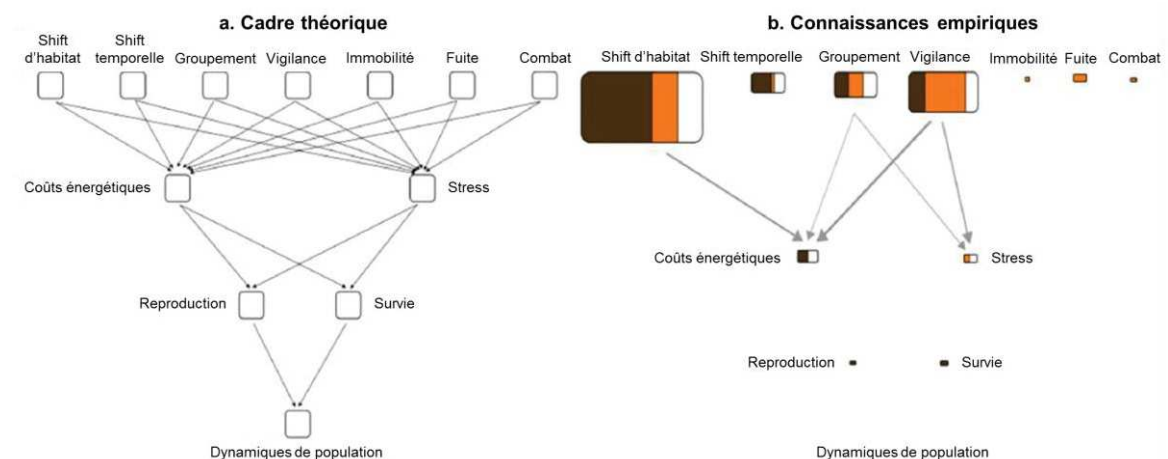


Figure 2 : Tirée de Say-Sallaz et al. 2019. a) Schéma conceptuel des composants de la prédation et des liens entre les différents composants et la dynamique de population. b) Représentation des connaissances empiriques dans la littérature. La taille du rectangle et la largeur du lien sont proportionnelles au nombre d'études portant sur les différents composants de la prédation et sur les liens entre les différents composants. Les couleurs brune, orange et blanche représentent respectivement la proportion d'études qui ont trouvé un effet proactif du risque de prédation, un effet réactif du risque de prédation et celles qui n'ont pas trouvé d'effet.

Les études à long terme sont cruciales pour évaluer l'effet des comportements sur la dynamique d'une population et la difficulté de ces études explique le manque de connaissances sur l'effet des comportements sur la reproduction et la survie des animaux (mais voir Festa-Bianchet et al., 2017; Matthiopoulos et al., 2019). En effet, il est plus facile de démêler le rôle du comportement sur la dynamique des populations chez les invertébrés ou les petits vertébrés, qui sont des espèces à courte durée de vie et souvent plus faciles à capturer/manipuler (Say-Sallaz et al., 2019) que dans les systèmes de grands mammifères, où les espèces vivent longtemps et sont difficiles à capturer/manipuler. En effet, les études sur les ongulés qui ont estimé les coûts énergétiques du mouvement ont fait l'hypothèse implicite que la survie et la reproduction des animaux seraient affectées et que ces effets influenceraient *in fine* la dynamique des populations (Benoit et al., 2020). Néanmoins, nous trouvons plusieurs articles qui lient les différences de comportements de migration sur les performances de reproduction et de survie (Rolandsen et al., 2017 ;

Sawyer et al., 2019). Grâce à notre base de données, nous pouvons apporter de nouvelles connaissances en exploitant les données GPS ainsi que les structures linéaires. Il est possible de construire un modèle de projection intégrale, en utilisant notre estimation de la densité de structures linéaires au sein du domaine vital individuel. Les quatre fonctions requises pour réaliser un IPM peuvent être ensuite évaluées, i.e. la relation entre la survie et le trait, le recrutement et le trait, les changements d'année en année du trait et la relation entre le trait de la progéniture et le trait maternel. Cette dernière relation n'est disponible qu'à partir des données empiriques sur les chevreuils à Chizé et Trois Fontaines et les mouflons du Caroux, pour lesquels les couples mère-fille connus sont actuellement suivis. Nous nous appuyerons sur des simulations pour évaluer son influence potentielle sur les résultats démographiques. L'exécution de ces IPM permet d'obtenir la distribution attendue des traits analysés, qui sera comparée à la distribution observée. Ensuite, l'évaluation des coûts d'inclure des structures linéaires au sein des domaines vitaux fournit en mesurant de manière fiable la sensibilité du taux de croissance asymptotique de la population (Fisher, 1930). Il est alors possible d'identifier la voie par laquelle l'augmentation de la densité de structures linéaires au sein du domaine vital influence la valeur adaptative individuelle en décomposant les effets globaux mesurés en termes de survie, de recrutement, de changements annuels du trait ou de l'héritage du trait. L'étude empirique de l'effet des comportements sur la démographie dans différents contextes est donc un des principaux défis qui nous attend pour comprendre pleinement le lien entre mouvement et dynamique de population chez les grands herbivores (Bro-Jørgensen et al., 2019).

PARTIE 3 : PERSPECTIVES

1. Prises en compte d'autres variabilités inter-individuelles

a. Effets des facteurs internes

Durant cette thèse, nous n'avons pris en compte que le sexe des individus comme facteur interne individuel explicatif, et seulement lorsque nous avons étudié le rôle des structures linéaires sur l'établissement des domaines vitaux ainsi que les événements de fusion. Or, des individus de même sexe, âge, statut de reproduction ou condition corporelle, partagent souvent des besoins similaires et des liens sociaux plus forts (Bercovitch & Berry, 2013; Carter et al., 2013; Djaković et al., 2012). Le paradigme d'écologie du mouvement proposé par Nathan et al., (2008) indique que le processus de mouvement résulte d'interactions entre les composants inhérents aux individus et à leur environnement (facteurs internes et externes, voir Figure 8 dans l'introduction ; Martin et al., 2013). Il serait donc possible d'affiner le Chapitre 6 en considérant les compositions des dyades, ainsi que le Chapitre 5 en considérant les caractéristiques individuelles des traversées des structures anthropiques. En effet, des différences individuelles et constantes de comportement (Réale et al., 2010) modifient les interactions entre les individus et leur environnement, notamment leurs réponses aux changements environnementaux rapides induits par l'Homme (Sih et al., 2015). L'existence d'une variation interindividuelle structurée du comportement au sein d'une population peut favoriser l'adaptation à un large éventail de changements environnementaux (Boon et al., 2007; Dingemanse et al., 2004; Fogarty et al., 2011; Monestier et al., 2015). Les facteurs internes susceptibles d'affecter les mouvements sont les suivants : l'état de reproduction, qui peut conduire les individus à rechercher activement des partenaires reproducteurs ou des habitats refuges par les femelles pour protéger leurs progénitures, les besoins physiologiques (faim, satiété, besoins de repos, etc.) et l'âge (sénescence liée à l'âge, proxy potentiel des connaissances de l'environnement ; Froy et al., 2018; Malagnino et al., 2021). Des facteurs internes peuvent également être confondus avec d'autres facteurs, par exemple il existe un lien entre l'âge et la reproduction, les jeunes ne se reproduisant pas. Par exemple, les femelles de grands herbivores ajustent leurs mouvements à la mise bas pendant l'élevage des jeunes pour optimiser l'acquisition de ressources liée à un investissement dans les soins maternels accrus (Atmeh et al., *in prep*).

b. Personnalité

La personnalité animale (également appelée tempérament ou type de comportement) décrit les différences de comportements individuelles cohérentes et répétables à travers le temps et quel que soit le contexte (Spiegel et al., 2016). Les traits de personnalité des individus couramment étudiés en écologie incluent l'audace, l'agressivité ou la socialité (Andrew Sih et al., 2004; Andrew Sih & Del Giudice, 2012). Ces traits sont souvent corrélés entre eux, ce qui entraîne des syndromes comportementaux, par exemple, les individus plus audacieux en présence de prédateurs étant aussi plus agressifs envers les conspécifiques. Par ailleurs, des liens forts entre personnalité et

mouvements ont été établis (Bonnot et al., 2015; Robert Found & St. Clair, 2019), soulignant l'importance de considérer la personnalité des individus comme facteur interne dans l'étude du mouvement. Par exemple, il existe un lien entre personnalité et comportements de recherche de nourriture (e.g. in seabird, Patrick & Weimerskirch, 2014), de préférence d'habitats (e.g. chez l'ours, Leclerc et al., 2016) ou de réponses aux changements environnementaux induits par l'Homme (Chapple & Simmonds, 2012; Cote et al., 2010; A Sih et al., 2011). Ces différences inter-individuelles sont également illustrées au sein des populations d'ongulés sauvages (Ciuti et al., 2012; Debeffe et al., 2013; Réale et al., 2000). Les individus peuvent donc montrer des réponses comportementales inter-individuelles très différentes en termes de déplacements lorsqu'ils sont confrontés au risque (e.g. Bonnot et al., 2015), mais aussi en termes de réactions aux autres facteurs du paysage (e.g. les modes récurrents d'utilisation de l'habitat ou la propension à traverser des barrières anthropiques, Wolf & Weissing, 2012). Ceci suggère qu'il existe des variations considérables dans la façon dont les individus perçoivent le paysage. Ces traits de personnalité sont des déterminants clés des tactiques individuelles pour faire face à la variation spatio-temporelle du risque perçu, lié par exemple à la présence de structures linéaires anthropiques (Claudepierre, 2020).

Les données fournies par les colliers GPS peuvent être utilisées pour tester si de telles personnalités existent dans un échantillon d'individus suivis. Par exemple, le niveau d'activité diurne (c'est-à-dire la période à fort risque pour nos populations) ou l'utilisation des habitats particulièrement dangereux (Ciuti et al., 2012) peuvent être un ensemble de comportements mesurables à l'aide de colliers GPS que nous avons à disposition. De plus, lors de la capture, de la manipulation et de la mise en liberté des mouflons méditerranéens dans le Caroux-Espinouse, 17 variables comportementales sont évaluées et certains individus ont été capturés plusieurs fois permettant d'évaluer la répétabilité. Les comportements des animaux à la capture, lors de la manipulation et pendant le relâché (e.g. la vitesse de fuite et la linéarité de la trajectoire) sont évalués avec une note allant de 0 à 2. Nous pourrions ainsi caractériser le comportement de chaque individu sur un continuum de traits de personnalité (Found, 2019; Found & Clair, 2018), i.e. les placer sur un gradient proactif-réactif en mesurant divers comportements. Les individus proactifs sont très agressifs, prennent des risques et adoptent une réponse de « fuite ou combat » face à un danger potentiel (Groothuis et al., 2005; Koolhaas et al., 1999), alors que les individus réactifs ont tendance à être généralement plus passifs (Koolhaas et al., 1999, 2010). Cela permet donc une mesure de traits de personnalité chez le mouflon méditerranéen. Il serait ensuite possible d'intégrer ces traits de personnalité dans un complément d'analyse du Chapitre 5, i.e. étudier si la personnalité influe également sur le nombre de traversées des structures anthropiques. Le but serait de regarder si les caractéristiques internes des individus influencent également le nombre de traversées, en étudiant si les individus varient dans leur tactique de traversées en fonction de leur sensibilité individuelle au risque perçu. Nous pouvons faire la prédiction que les individus proactifs seraient moins sensibles à la fréquentation humaine que les individus réactifs qui s'ajusteraient encore plus à la variation spatio-temporelle du risque. Une relation entre personnalité et distance aux structures anthropiques existe d'ailleurs, montrant

que les individus réactifs sont en moyenne plus proches de ces structures que les proactifs (Claudepierre, 2020).

c. Familiarité

Nous nous sommes intéressés au cours du Chapitre 4 aux éléments du paysage pouvant jouer un rôle dans la carte cognitive des animaux et donc dans l'établissement des domaines vitaux. D'autres études sur l'établissement ou le maintien de territoires, de domaines vitaux et de sites de naissance ont abordé les effets de processus plus cognitifs tels que la mémoire spatiale (Linnell & Andersen, 1995; Stamps & Krishnan, 1999; Switzer, 1993). En effet, les capacités des animaux à recueillir et à mémoriser des informations spatialement explicites dans leurs cartes cognitives, sur lesquelles repose la navigation, ont été reconnues (Benhamou, 1997; Fagan et al., 2013). Une grande partie de ces recherches s'est concentrée sur le phénomène de « fidélité au site » ou la tendance à retourner sur un site précédemment occupé (voir Switzer, 1993 pour un examen détaillé). Ces études à grandes échelles (à la fois temporelles et spatiales) suggèrent qu'une meilleure connaissance d'une zone peut réduire le risque de prédation ou augmenter l'efficacité de la recherche de nourriture (Hinde, 1956; Pärt, 1994; Pusenius & Ostfeld, 2000; Stamps, 1995). Un éventail d'études à plus petites échelles, principalement limitées aux petits animaux et / ou aux installations expérimentales qui garantissent la prédictibilité de l'environnement, a démontré que les animaux sont capables de se souvenir de la qualité relative d'un site, montrant que la familiarité spatiale est importante pour déterminer s'il faut ou non revenir à un site (Benhamou, 1994). De plus, la position relative de chaque pas du mouvement par rapport aux zones familières apparaît modifier la sélection d'habitat (Marchand et al., 2017). Cependant, aucune tendance claire n'a été observée concernant l'influence du niveau de familiarité sur la probabilité de franchir les structures du paysage (Marchand et al., 2017).

Enfin, des processus internes qui ne sont pas directement liés à la qualité de l'habitat peuvent déterminer l'utilisation de l'espace, par exemple, la « néophobie spatiale ». Elle désigne la crainte de certains individus à explorer de nouveaux habitats et de se limiter aux endroits familiers, quelle que soit leur qualité. Il ne s'agit donc pas ici d'une mesure objective de la qualité de l'habitat (Greenberg, 1984). Cette familiarité peut conduire à des pièges écologiques où les individus demeurent dans des habitats potentiellement sub-optimaux, potentiellement au détriment de leur propre survie (Battin, 2004). Cependant, la familiarité devrait être bénéfique face à la prédation lorsque les indices directs du risque de prédation ne sont pas clairs et ne permettent pas aux proies d'identifier des refuges spatiaux bien définis. En effet, le risque spatialement et temporellement explicite (e.g. la chasse aux chevreuils confinés à des milieux ouverts à forte visibilité et pendant le jour) sera plus facilement évité sans connaissance spécifique sur une localisation donnée, en comparaison avec une prédation par le lynx qui se produit dans un large éventail d'habitats et potentiellement à tout moment de la journée (Gehr et al., 2020). Néanmoins, des recherches supplémentaires sont nécessaires pour comprendre comment une carte cognitive des informations spatiales individuelles est bénéfique pour éviter la prédation (Gehr et al., 2020; Piper, 2011). L'analyse des

mouvements récurrents et du temps de retour sur les sites de rencontres avec les prédateurs devrait fournir des informations supplémentaires sur la manière dont les proies utilisent les informations spatiales pour leurs comportements anti-prédateurs (Basille et al., 2015). Dans ce contexte, notre système d'étude dans lequel le dérangement humain et les mouflons sont suivis simultanément (Chapitre 5) peut aider à mieux comprendre la course aux armements cognitifs qui anime les interactions Homme-animal (Mitchell & Lima, 2002). Il serait ainsi envisageable d'analyser les mouvements récurrents et le temps de retour sur les sites de rencontres avec le dérangement humain. De plus, il serait possible d'équiper les chasseurs, qui chassent à l'approche sur ce site en périphérie de la RNCFS, et ainsi de les inclure également dans le paysage de la peur. Cela permettrait de fournir des informations supplémentaires sur la manière dont les animaux utilisent les informations spatiales pour ajuster leur comportement anti-prédateur et sur la vitesse à laquelle ces connaissances se dégradent avec le temps.

2. Effet de la prédation sur la formation des groupes

Dans le Chapitre 6, nous nous sommes intéressés aux préférences de sélection d'habitat des dyades de mouflons méditerranéens, i.e. des paires d'individus, lors de leurs événements de fusion. Pour cela, nous avons étudié comme moteurs de la dynamique de fission-fusion de cette population, l'abondance/qualité de la nourriture et la pression de chasse, qui varient fortement dans le temps et l'espace. L'arrivée du loup en 2014 sur le site d'étude nous a également offert l'opportunité d'étudier l'impact de la prédation naturelle sur la dynamique de formation des groupes. En effet, le risque de prédation est considéré comme un facteur écologique clé à l'origine de l'évolution de la formation des groupes (Hamilton, 1964). Malgré une longue histoire d'études démontrant que le risque de prédation est généralement associé à des groupes de proies de plus grande taille (Caraco & Wolf, 1975; Hill & Lee, 1998; Wrona, 1991), nous en savons peu sur la manière dont ce risque façonne l'organisation sociale et la dynamique des sociétés animales. Certaines sont caractérisées par une dynamique en fission-fusion de groupes d'individus (Connor, Heithaus, & Barre, 2001; Croft, Krause, & James, 2004) et fournissent un système idéal pour examiner les relations entre la socialité et des variables écologiques. En effet, ces systèmes montrent des réponses rapides aux conditions environnementales changeantes comme le risque de prédation (Kelley et al., 2011). Néanmoins, les études reliant le risque de prédation à l'organisation spatiale et temporelle des groupes d'individus font défaut. En dépit des progrès des techniques analytiques utilisées pour quantifier l'organisation sociale des animaux (Croft, James, & Krause, 2008; Whitehead, 1997), peu d'études l'ont prise en compte pour examiner les effets dynamiques du risque de prédation sur cette organisation des populations de proies (mais voir Hasenjager & Dugatkin, 2017 et Muller, Cuthill, & Harris, 2019). En effet, les études se concentrent généralement sur la taille des groupes d'individus, qui est le plus souvent corrélée au risque de prédation (Brashares & Arcese, 2002; Shi, Li, Lu, Zhuge, & Dong, 2019), et non à la formation et dissociation des groupes. Il est donc intéressant d'étudier la manière dont la variation temporelle du risque de prédation naturelle affecte les décisions de fission-fusion des groupes. Pour cela, une perspective serait d'étudier si la sélection d'habitats contrastés en termes de fonctionnalités lors des événements de fusion de

mouflons méditerranéens (Chapitre 6) diffère entre ces deux périodes, i.e. avant et après le retour de la prédation naturelle dans le site d'étude. Nous pouvons nous attendre à une sélection plus forte des milieux ouverts lors des événements de fusion après l'arrivée du prédateur dans le site d'étude (voir Annexe 2).

3. Quantifier l'impact humain sur la faune sauvage avec l'« anthropause »

Nous avons mis en évidence dans le Chapitre 5 l'impact du dérangement humain, et plus particulièrement l'utilisation des routes et chemins par les hommes, sur le comportement spatial des mouflons méditerranéens. Or cette année 2020 a été marquée par une pandémie mondiale liée à la COVID-19 qui a entraîné au printemps dernier une diminution prolongée des activités humaines à l'échelle du globe. Celle-ci a provoqué une baisse des potentielles perturbations d'origine anthropique et a donc entraîné des changements de comportements de la faune. En effet, les réseaux sociaux sur internet regorgent de publications partageant des rencontres avec la faune pendant le confinement. Des observations de pumas dans le centre-ville de Santiago au Chili, de dauphins dans des eaux inhabituellement calmes dans le port de Trieste en Italie ou de chacals en plein jour dans des parcs urbains de Tel Aviv en Israël ont été rapportées (Rutz et al., 2020). À l'abri du regard des humains, les animaux peuvent également commencer à errer plus librement dans les océans du monde, suite à la réduction du trafic maritime et des niveaux de pollution sonore (Corlett et al., 2020; Jones, 2019). Ces anecdotes ne sont qu'un exemple de la façon dont la faune a réagi à ce que les scientifiques appellent « l'anthropause » - le ralentissement drastique de l'activité humaine causé par la pandémie (Manenti et al., 2020; Stokstad, 2020). La réduction de la mobilité humaine sur terre et en mer pendant cette période est sans précédent dans notre histoire récente. Les effets du confinement ont été drastiques, soudains et généralisés. Les pays ont également réagi de manière globalement similaire dans de grandes parties du monde, présentant des répliques de ce changement dans la perturbation humaine. Les aspects de la biologie des animaux peuvent être comparés entre les sites qui varient dans les restrictions liées à la COVID-19 et les changements qui en résultent dans la mobilité humaine, et à travers différentes périodes de temps, e.g. avant et après que les changements se soient produits.

Dans un premier temps, une des perspectives offertes par cet événement sans précédent serait d'utiliser les approches spatiales et temporelles décrites dans le Chapitre 5 (l'étude de la variation de la propension du mouflon méditerranéen à traverser des structures linéaires anthropiques en fonction du risque perçu par les individus). Dans les jeux de données utilisées dans cette thèse, nous avons accès à des sites dont la fréquentation humaine a fortement diminué pendant le confinement comme dans Les Bauges, et d'autres sites « contrôle » moins affectés, telles que des zones dont la fréquentation a peu bougé comme La Petite Pierre. Il serait donc possible d'examiner si et comment les animaux ont réagi aux réductions de l'activité humaine. Il serait ainsi possible d'identifier si les changements comportementaux liés aux risques de rencontre avec l'Homme que nous avons identifié dans le Chapitre 5 (i) diminuent après un arrêt de la fréquentation humaine, (ii) au bout de combien de temps ces réponses comportementales diminuent et

(iii) si les animaux ont retrouvé le même niveau de réponses comportementales aux dérangements au retour de la fréquentation humaine. Je fais l'hypothèse que la différence de réponses entre la période avant, pendant et après le confinement est plus forte dans un site où la différence de fréquentation a été la plus forte.

PARTIE 4 : CONCLUSION

L'ensemble des résultats présentés dans ce travail de thèse a permis d'améliorer notre compréhension des effets de la structure du paysage et de la socialité sur la sélection d'habitat et le mouvement chez différentes espèces d'ongulés. Les nouvelles connaissances apportées par ce travail peuvent également éclairer certaines décisions liées à la gestion des ongulés sauvages. En effet, la prise en compte des structures linéaires paraît importante pour la gestion des habitats, en les intégrant dans une échelle de conservation. Dans un contexte de fragmentation accrue de ces derniers et de définition des trames vertes et bleues, la prise en compte de ces structures linéaires, de leur perméabilité et du réseau qu'elles constituent, devraient donc permettre de mieux définir (et conserver) les habitats favorables et la connectivité entre ceux-ci. Marc Augé disait « La science a la chance et la modestie de savoir qu'elle est dans le provisoire, de déplacer les frontières de l'inconnu et d'avancer. ». En gardant cela à l'esprit ainsi que les perspectives présentées dans le chapitre précédent, il reste encore beaucoup d'études passionnantes pour mieux comprendre les relations entre le mouvement des organismes et leur environnement, et pour évaluer la réponse des populations naturelles aux changements globaux.



REFERENCES

- Aarts, G., MacKenzie, M., McConnell, B., Fedak, M., & Matthiopoulos, J. (2008). Estimating space-use and habitat preference from wildlife telemetry data. *Ecography*, *31*(1), 140–160. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0906-7590.05236.x>
- Ables, E. (1974). The Axis deer in Texas. The Caeser Kleberg Research Programme. The Texas Agricultural Experiment Station. *A & M University System. Texas*.
- Abrahams, M. V. (1986). Patch choice under perceptual constraints: A cause for departures from an ideal free distribution. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *19*(6), 409–415. <https://doi.org/10.1007/BF00300543>
- Acevedo, P., & Cassinello, J. (2009). Biology, ecology and status of Iberian ibex *Capra pyrenaica*: A critical review and research prospectus. *Mammal Review*, *39*(1), 17–32. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2008.00138.x>
- Aebischer, N. J., Robertson, P. A., & Kenward, R. E. (1993). Compositional Analysis of Habitat Use From Animal Radio-Tracking Data. *Ecology*, *74*(5), 1313–1325. <https://doi.org/10.2307/1940062>
- Ahlen, I. (1975). Winter habitats of moose and deer in relation to land use in scandinavia. *Winter Habitats of Moose and Deer in Relation to Land Use in Scandinavia*.
- Alados, C. L. (1986). Aggressive behaviour, sexual strategies and their relation to age in male Spanish ibex (*Capra pyrenaica*). *Behavioural Processes*, *12*(2), 145–158. [https://doi.org/10.1016/0376-6357\(86\)90053-7](https://doi.org/10.1016/0376-6357(86)90053-7)
- Alexander, R. D. (1974). The Evolution of Social Behavior. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *5*, 325–383.
- Andersen, R., Lund, E., Solberg, E. J., & Saether, B.-E. (2010). Ungulates and their management in Norway. In *European ungulates and their management in the 21st century* (pp. 14–36).
- Anderson, A. E., Medin, D. E., & Bowden, D. C. (1974). Growth and Morphometry of the Carcass, Selected Bones, Organs, and Glands of Mule Deer. *Wildlife Monographs*, *39*, 3–122. JSTOR.
- Anderson, A. E., & Wallmo, O. C. (1984). *Odocoileus hemionus*. *Mammalian Species*, *219*, 1–9. JSTOR. <https://doi.org/10.2307/3504024>
- Anderson, D. P., Forester, J. D., Turner, M. G., Frair, J. L., Merrill, E. H., Fortin, D., Mao, J. S., & Boyce, M. S. (2005). Factors influencing female home range sizes in elk (*Cervus elaphus*) in North American landscapes. *Landscape Ecology*, *20*(3), 257–271. <https://doi.org/10.1007/s10980-005-0062-8>

- Anderson, D. R., & Burnham, K. P. (2002). Avoiding pitfalls when using information-theoretic methods. *Journal of Wildlife Management*, 66(3), 912–918. <https://doi.org/10.2307/3803155>
- Andrén, H. (1994). Effects of Habitat Fragmentation on Birds and Mammals in Landscapes with Different Proportions of Suitable Habitat: A Review. *Oikos*, 71(3), 355–366. <https://doi.org/10.2307/3545823>
- Antrop, M. (2004). Landscape change and the urbanization process in Europe. *Landscape and Urban Planning*, 67(1), 9–26. [https://doi.org/10.1016/S0169-2046\(03\)00026-4](https://doi.org/10.1016/S0169-2046(03)00026-4)
- Apollonio, M., Andersen, R., & Putman, R. (2010). *European ungulates and their management in the 21st century*. Cambridge University Press. <https://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=US201300146398>
- Archie, E. A., Moss, C. J., & Alberts, S. C. (2006). The ties that bind: Genetic relatedness predicts the fission and fusion of social groups in wild African elephants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1586), 513–522. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3361>
- Armansin, N. C., Stow, A. J., Cantor, M., Leu, S. T., Klarevas-Irby, J. A., Chariton, A. A., & Farine, D. R. (2020). Social Barriers in Ecological Landscapes: The Social Resistance Hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution*, 35(2), 137–148. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.10.001>
- Arthur, S. M., Manly, B. F. J., McDonald, L. L., & Garner, G. W. (1996). Assessing Habitat Selection when Availability Changes. *Ecology*, 77(1), 215–227. <https://doi.org/10.2307/2265671>
- Arts, B., Buizer, M., Horlings, L., Ingram, V., van Oosten, C., & Opdam, P. (2017). Landscape Approaches: A State-of-the-Art Review. *Annual Review of Environment and Resources*, 42(1), 439–463. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-102016-060932>
- Asensio, N., Korstjens, A. H., & Aureli, F. (2009). Fissioning minimizes ranging costs in spider monkeys: A multiple-level approach. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63(5), 649–659. <https://doi.org/10.1007/s00265-008-0699-9>
- Atmeh, K., Bonenfant, C., Gaillard, J. M., Garel, M., Hewison, A. J. M., Marchand, P., Morellet, N., Saïd, S., Chaval, Y., Santacreu, H., Anderwald, P., Bayarbaatar, B., ..., St-Laurent, M. H., Taillon, J., Veiberg, V., Walter, W. D., White, K., Péron, G., & Loison, A. (In prep.). *Spatial constraints of raising offspring drive movement tactics of female large herbivores around parturition*.
- Aulagnier, S. (2008). *Capra ibex*. IUCN red list of threatened species.

- Aureli, F., Schaffner, C. M., Asensio, N., & Lusseau, D. (2012). What is a subgroup? How socioecological factors influence interindividual distance. *Behavioral Ecology*, 23(6), 1308–1315. <https://doi.org/10.1093/beheco/ars122>
- Aureli, F., Schaffner, C. M., Boesch, C., Bearder, S. K., Call, J., Chapman, C. A., Connor, R., Fiore, A. D., Dunbar, R. I. M., Henzi, S. P., Holekamp, K., Korstjens, A. H., Layton, R., Lee, P., Lehmann, J., Manson, J. H., Ramos-Fernandez, G., Strier, K. B., & Schaik, C. P. van. (2008). Fission-Fusion Dynamics: New Research Frameworks. *Current Anthropology*, 49(4), 627–654. <https://doi.org/10.1086/586708>
- Austrheim, G., Solberg, E. J., & Myrnes, A. (2011). Spatio-temporal variation in large herbivore pressure in Norway during 1949-1999: Has decreased grazing by livestock been countered by increased browsing by cervids? *Wildlife Biology*, 17(3), 286–298. <https://doi.org/10.2981/10-038>
- Azad, M., Hossain, M., & Bhuiyan, A. (2005). Feeding and management of spotted deer at Dhaka zoo. *International Journal of Zoological Research*, 1(1), 48–52.
- Bailey, D. W., Gross, J. E., Laca, E. A., Rittenhouse, L. R., Coughenour, M. B., Swift, D. M., & Sims, P. L. (1996). Mechanisms that result in large herbivore grazing distribution patterns. *Rangeland Ecology & Management / Journal of Range Management Archives*, 49(5), 386–400.
- Baldock, D. (1996). *Farming at the margins*. IEEP and LEI-DLO. <https://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=US201300093669>
- Banks, S. C., Piggott, M. P., Stow, A. J., & Taylor, A. C. (2007). Sex and sociality in a disconnected world: A review of the impacts of habitat fragmentation on animal social interactions This review is one of a series dealing with some aspects of the impact of habitat fragmentation on animals and plants. This series is one of several virtual symposia focussing on ecological topics that will be published in the Journal from time to time. *Canadian Journal of Zoology*, 85(10), 1065–1079. <https://doi.org/10.1139/Z07-094>
- Barrette, C. (2009a). Antler eating and antler growth in wild Axis deer. *Mammalia*, 49(4), 491–500. <https://doi.org/10.1515/mamm.1985.49.4.491>
- Barrette, C. (2009b). The size of Axis deer fluid groups in Wilpattu national park, Sri Lanka. *Mammalia*, 55(2), 207–220. <https://doi.org/10.1515/mamm.1991.55.2.207>
- Bartlam-Brooks, H. L. A., Bonyongo, M. C., & Harris, S. (2013). How landscape scale changes affect ecological processes in conservation areas: External factors influence land use

- by zebra (*Equus burchelli*) in the Okavango Delta. *Ecology and Evolution*, 3(9), 2795–2805. <https://doi.org/10.1002/ece3.676>
- Bartzke, G. S., May, R., Solberg, E. J., Rolandsen, C. M., & Røskaft, E. (2015). Differential barrier and corridor effects of power lines, roads and rivers on moose (*Alces alces*) movements. *Ecosphere*, 6(4), art67. <https://doi.org/10.1890/ES14-00278.1>
- Bartzke, Gundula S., May, R., Bevanger, K., Stokke, S., & Roskaft, E. (2014). The effects of power lines on ungulates and implications for power line routing and rights-of-way management. *International Journal of Biodiversity and Conservation*, 6(9), 647–662. <https://doi.org/10.5897/IJBC2014.0716>
- Baskin, L., & Danell, K. (2003). *Ecology of ungulates: A handbook of species in Eastern Europe and Northern and Central Asia*. Springer Science & Business Media.
- Bateman, P. W., & Fleming, P. A. (2011). Who are you looking at? Hadedda ibises use direction of gaze, head orientation and approach speed in their risk assessment of a potential predator. *Journal of Zoology*, 285(4), 316–323. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2011.00846.x>
- Bateman, P. W., & Fleming, P. A. (2014). Does human pedestrian behaviour influence risk assessment in a successful mammal urban adapter? *Journal of Zoology*, 294(2), 93–98. <https://doi.org/10.1111/jzo.12156>
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2014). Fitting Linear Mixed-Effects Models using lme4. *ArXiv:1406.5823 [Stat]*. <http://arxiv.org/abs/1406.5823>
- Bates, L. A., Sayialel, K. N., Njiraini, N. W., Poole, J. H., Moss, C. J., & Byrne, R. W. (2008). African elephants have expectations about the locations of out-of-sight family members. *Biology Letters*, 4(1), 34–36. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0529>
- Battin, J. (2004). When Good Animals Love Bad Habitats: Ecological Traps and the Conservation of Animal Populations. *Conservation Biology*, 18(6), 1482–1491. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00417.x>
- Baudière, A. (1970). *Recherches phytogéographiques sur la bordure méridionale du massif central français:(Les Monts de l'Espinouze)*. Université Faculté des sciences.
- Beauchesne, D., Jaeger, J. A., & St-Laurent, M.-H. (2013). Disentangling Woodland Caribou Movements in Response to Clearcuts and Roads across Temporal Scales. *PLOS ONE*, 8(11), e77514. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0077514>
- Bebi, P., Seidl, R., Motta, R., Fuhr, M., Firm, D., Krumm, F., Conedera, M., Ginzler, C., Wohlgemuth, T., & Kulakowski, D. (2017). Changes of forest cover and disturbance

- regimes in the mountain forests of the Alps. *Forest Ecology and Management*, 388, 43–56. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.10.028>
- Beekman, J. H., & Prins, H. H. T. (1989). Feeding strategies of sedentary large herbivores in East Africa, with emphasis on the African buffalo, *Syncerus coffer*. *African Journal of Ecology*, 27(2), 129–147. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.1989.tb00937.x>
- Begon, M. (1990). Ecology. *Individuals, Populations and Communities*. <https://ci.nii.ac.jp/naid/10010337389/>
- Bejder, L., Fletcher, D., & Bräger, S. (1998). A method for testing association patterns of social animals. *Animal Behaviour*, 56(3), 719–725. <https://doi.org/10.1006/anbe.1998.0802>
- Bejder, L., Samuels, A., Whitehead, H., Finn, H., & Allen, S. (2009). Impact assessment research: Use and misuse of habituation, sensitisation and tolerance in describing wildlife responses to anthropogenic stimuli. *Marine Ecology Progress Series*, 395, 177–185. <https://doi.org/10.3354/meps07979>
- Belant, J. L., Seamans, T. W., Gabrey, S. W., & Ickes, S. K. (1993). Importance of Landfills to Nesting Herring Gulls. *The Condor*, 95(4), 817–830. <https://doi.org/10.2307/1369420>
- Bender, L. C., Lomas, L. A., & Kamienski, T. (2007). Habitat Effects on Condition of Doe Mule Deer in Arid Mixed Woodland-grassland. *Rangeland Ecology & Management*, 60(3), 277–284. [https://doi.org/10.2111/1551-5028\(2007\)60\[277:HEOCOD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2111/1551-5028(2007)60[277:HEOCOD]2.0.CO;2)
- Benhaiem, S., Delon, M., Lourtet, B., Cargnelutti, B., Aulagnier, S., Hewison, A. J. M., Morellet, N., & Verheyden, H. (2008). Hunting increases vigilance levels in roe deer and modifies feeding site selection. *Animal Behaviour*, 76(3), 611–618. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.03.012>
- Benhamou, S. (1997). On systems of reference involved in spatial memory. *Behavioural Processes*, 40(2), 149–163. [https://doi.org/10.1016/S0376-6357\(97\)00775-4](https://doi.org/10.1016/S0376-6357(97)00775-4)
- Benhamou, S. (2011). Dynamic Approach to Space and Habitat Use Based on Biased Random Bridges. *PLOS ONE*, 6(1), e14592. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0014592>
- Bennitt, E., Bonyongo, M. C., & Harris, S. (2018). Cape buffalo (*Syncerus caffer caffer*) social dynamics in a flood-pulsed environment. *Behavioral Ecology*, 29(1), 93–105. <https://doi.org/10.1093/beheco/arx138>
- Benoist, S., Garel, M., Cugnasse, J.-M., & Blanchard, P. (2013). Human Disturbances, Habitat Characteristics and Social Environment Generate Sex-Specific Responses in Vigilance of Mediterranean Mouflon. *PLOS ONE*, 8(12), e82960. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0082960>

- Benoit, L., Hewison, A. J. M., Coulon, A., Debeffe, L., Grémillet, D., Ducros, D., Cargnelutti, B., Chaval, Y., & Morellet, N. (2020). Accelerating across the landscape: The energetic costs of natal dispersal in a large herbivore. *Journal of Animal Ecology*, *89*(1), 173–185. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13098>
- Bercovitch, F. B., & Berry, P. S. M. (2013). Herd composition, kinship and fission–fusion social dynamics among wild giraffe. *African Journal of Ecology*, *51*(2), 206–216. <https://doi.org/10.1111/aje.12024>
- Berg, M. P., Kiers, E. T., Driessen, G., Heijden, M. V. D., Kooi, B. W., Kuenen, F., Liefjing, M., Verhoef, H. A., & Ellers, J. (2010). Adapt or disperse: Understanding species persistence in a changing world. *Global Change Biology*, *16*(2), 587–598. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02014.x>
- Berger, J. (2007). Fear, human shields and the redistribution of prey and predators in protected areas. *Biology Letters*, *3*(6), 620–623. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0415>
- Best, E. C., Dwyer, R. G., Seddon, J. M., & Goldizen, A. W. (2014). Associations are more strongly correlated with space use than kinship in female eastern grey kangaroos. *Animal Behaviour*, *89*, 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.12.011>
- Bevanda, M., Fronhofer, E. A., Heurich, M., Müller, J., & Reineking, B. (2015). Landscape configuration is a major determinant of home range size variation. *Ecosphere*, *6*(10), 1–12. <https://doi.org/10.1890/ES15-00154.1>
- Beyer, H. L., Gurarie, E., Börger, L., Panzacchi, M., Basille, M., Herfindal, I., Moorter, B. V., Lele, S. R., & Matthiopoulos, J. (2016). ‘You shall not pass!’: Quantifying barrier permeability and proximity avoidance by animals. *Journal of Animal Ecology*, *85*(1), 43–53. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12275>
- Beyer, H. L., Ung, R., Murray, D. L., & Fortin, M.-J. (2013). Functional responses, seasonal variation and thresholds in behavioural responses of moose to road density. *Journal of Applied Ecology*, *50*(2), 286–294. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12042>
- Beyer, R. M., & Manica, A. (2020). Historical and projected future range sizes of the world’s mammals, birds, and amphibians. *Nature Communications*, *11*(1), 5633. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-19455-9>
- Bjørneraas, K., Herfindal, I., Solberg, E. J., Sæther, B.-E., van Moorter, B., & Rolandsen, C. M. (2012). Habitat quality influences population distribution, individual space use and functional responses in habitat selection by a large herbivore. *Oecologia*, *168*(1), 231–243. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-2072-3>

- Bjørneraas, K., Van Moorter, B., Rolandsen, C. M., & Herfindal, I. (2010). Screening Global Positioning System Location Data for Errors Using Animal Movement Characteristics. *The Journal of Wildlife Management*, *74*(6), 1361–1366. <https://doi.org/10.1111/j.1937-2817.2010.tb01258.x>
- Blanc, J. J. (2007). *African elephant status report 2007: An update from the African elephant database*. Iucn.
- Blanchard, P., Lauzeral, C., Chamaillé-Jammes, S., Brunet, C., Lec'hvien, A., Péron, G., & Pontier, D. (2018). Coping with change in predation risk across space and time through complementary behavioral responses. *BMC Ecology*, *18*(1), 60. <https://doi.org/10.1186/s12898-018-0215-7>
- Blancou, L. (1935). Buffles de l'Oubangui-Chari-Tchad. *La Terre et La Vie*.
- Blumstein, D. T. (2014). *Attention, habituation, and antipredator behaviour: Implications for urban birds* (Avian urban ecology).
- Blumstein, Daniel T. (2010). Flush early and avoid the rush: A general rule of antipredator behavior? *Behavioral Ecology*, *21*(3), 440–442. <https://doi.org/10.1093/beheco/arq030>
- Blumstein, Daniel T. (2016). Habituation and sensitization: New thoughts about old ideas. *Animal Behaviour*, *120*, 255–262. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.05.012>
- Boissy, A. (1995). Fear and Fearfulness in Animals. *The Quarterly Review of Biology*, *70*(2), 165–191. <https://doi.org/10.1086/418981>
- Boivin, N., Zeder, M., Fuller, D., Crowther, A., Larson, G., Erlandson, J., Denham, T., & Petraglia, M. (2016). Ecological consequences of human niche construction: Examining long-term anthropogenic shaping of global species distributions. *PNAS - Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. <https://doi.org/10.1073/pnas.1525200113>
- Bon, R., Badia, J., Maublanc, M. L., & Recarte, J. M. (1993). Social grouping dynamics of Mouflon (*Ovis ammon*) during rut. *Zeitschrift Für Säugetierkunde*, *58*(5), 294–301.
- Bon, R., & Campan, R. (1989). Social tendencies of the Corsican Mouflon *Ovis ammon musimon* in the caroux-épinouse massif. *Behavioural Processes*, *19*(1), 57–78. [https://doi.org/10.1016/0376-6357\(89\)90031-4](https://doi.org/10.1016/0376-6357(89)90031-4)
- Bon, R, Gonzalez, G., Bosch, M. D., & Cugnasse, J. M. (1992). Ram rut-involvement in a hunted population of mouflons. *Acta Theriologica*, *1–2*(37). <https://www.infona.pl//resource/bwmeta1.element.agro-article-a2e0e172-5304-403a-a7f5-f984c42f24b5>

- Bon, Richard, Dardaillon, M., & Estevez, I. (1993). Mating and Lambing Periods as Related to Age of Female Mouflon. *Journal of Mammalogy*, 74(3), 752–757. <https://doi.org/10.2307/1382298>
- Bonenfant, C., Gaillard, J., Coulson, T., Festa-Bianchet, M., Loison, A., Garel, M., Loe, L. E., Blanchard, P., Pettorelli, N., Owen-Smith, N., Du Toit, J., & Duncan, P. (2009). Chapter 5 Empirical Evidence of Density-Dependence in Populations of Large Herbivores. In *Advances in Ecological Research* (Vol. 41, pp. 313–357). Academic Press. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(09\)00405-X](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(09)00405-X)
- Bonenfant, C., Gaillard, J.-M., Dray, S., Loison, A., Royer, M., & Chessel, D. (2007). Testing Sexual Segregation and Aggregation: Old Ways Are Best. *Ecology*, 88(12), 3202–3208. <https://doi.org/10.1890/07-0129.1>
- Bonenfant, C., Loe, L. E., Mysterud, A., Langvatn, R., Stenseth, N. Chr., Gaillard, J.-M., & Klein, F. (2004). Multiple causes of sexual segregation in European red deer: Enlightenment from varying breeding phenology at high and low latitude. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(1542), 883–892. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2661>
- Bonnot, N. C., Couriot, O., Berger, A., Cagnacci, F., Ciuti, S., Groeve, J. E. D., Gehr, B., Heurich, M., Kjellander, P., Kröschel, M., Morellet, N., Sönnichsen, L., & Hewison, A. J. M. (2020). Fear of the dark? Contrasting impacts of humans versus lynx on diel activity of roe deer across Europe. *Journal of Animal Ecology*, 89(1), 132–145. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13161>
- Bonnot, N. C., Hewison, A. J. M., Morellet, N., Gaillard, J.-M., Debeffe, L., Couriot, O., Cargnelutti, B., Chaval, Y., Lourtet, B., Kjellander, P., & Vanpé, C. (2017). Stick or twist: Roe deer adjust their flight behaviour to the perceived trade-off between risk and reward. *Animal Behaviour*, 124, 35–46. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.11.031>
- Bonnot, N., Morellet, N., Verheyden, H., Cargnelutti, B., Lourtet, B., Klein, F., & Hewison, A. J. M. (2013). Habitat use under predation risk: Hunting, roads and human dwellings influence the spatial behaviour of roe deer. *European Journal of Wildlife Research*, 59(2), 185–193. <https://doi.org/10.1007/s10344-012-0665-8>
- Bonnot, N., Verheyden, H., Blanchard, P., Cote, J., Debeffe, L., Cargnelutti, B., Klein, F., Hewison, A. J. M., & Morellet, N. (2015). Interindividual variability in habitat use: Evidence for a risk management syndrome in roe deer? *Behavioral Ecology*, 26(1), 105–114. <https://doi.org/10.1093/beheco/aru169>

- Boon, A. K., Réale, D., & Boutin, S. (2007). *The interaction between personality, offspring fitness and food abundance in North American red squirrels*. <https://pubag.nal.usda.gov/catalog/3092860>
- Boratyński, Z., Szyrmer, M., & Koteja, P. (2020). The metabolic performance predicts home range size of bank voles: A support for the behavioral–bioenergetics theory. *Oecologia*, *193*(3), 547–556. <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04704-x>
- Börger, L., Dalziel, B. D., & Fryxell, J. M. (2008). Are there general mechanisms of animal home range behaviour? A review and prospects for future research: Home range modelling. *Ecology Letters*, *11*(6), 637–650. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01182.x>
- Bourgoin, G., Garel, M., Moorter, B. V., Dubray, D., Maillard, D., Marty, E., & Gaillard, J.-M. (2008). Determinants of seasonal variation in activity patterns of mouflon. *Canadian Journal of Zoology*, *86*(12), 1410–1418.
- Bourgoin G., Garel M., Blanchard P., Dubray D., Maillard D., and Gaillard J.-M. (2011). Daily responses of mouflon (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.) activity to summer climatic conditions. *Canadian Journal of Zoology*. **89**(9): 765-773. <https://doi.org/10.1139/z11-046>
- Bourgoin, Gilles, Marchand, P., Hewison, A. J. M., Ruckstuhl, K. E., & Garel, M. (2018). Social behaviour as a predominant driver of sexual, age-dependent and reproductive segregation in Mediterranean mouflon. *Animal Behaviour*, *136*, 87–100. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.11.027>
- Bowyer, R. T. (2004). Sexual Segregation in Ruminants: Definitions, Hypotheses, and Implications for Conservation and Management. *Journal of Mammalogy*, *85*(6), 1039–1052. <https://doi.org/10.1644/BBL-002.1>
- Bowyer, R. T., McCullough, D. R., Rachlow, J. L., Ciuti, S., & Whiting, J. C. (2020). Evolution of ungulate mating systems: Integrating social and environmental factors. *Ecology and Evolution*, *10*(11), 5160–5178. <https://doi.org/10.1002/ece3.6246>
- Boyce, M. S. (2006). Scale for resource selection functions. *Diversity and Distributions*, *12*(3), 269–276. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2006.00243.x>
- Boyce, M. S., Johnson, C. J., Merrill, E. H., Nielsen, S. E., Solberg, E. J., & Moorter, B. van. (2016). REVIEW: Can habitat selection predict abundance? *Journal of Animal Ecology*, *85*(1), 11–20. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12359>
- Boyce, M. S., & McDonald, L. L. (1999). Relating populations to habitats using resource selection functions. *Trends in Ecology & Evolution*, *14*(7), 268–272. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01593-1](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01593-1)

- Brambilla, A., Hardenberg, A. V., Nelli, L., & Bassano, B. (2020). Distribution, status, and recent population dynamics of Alpine ibex *Capra ibex* in Europe. *Mammal Review*, *50*(3), 267–277. <https://doi.org/10.1111/mam.12194>
- Brashares, J. S., & Arcese, P. (2002). Role of forage, habitat and predation in the behavioural plasticity of a small African antelope. *Journal of Animal Ecology*, *71*(4), 626–638. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2002.00633.x>
- Breitenmoser, U., Kavczensky, P., Dötterer, M., Breitenmoser-Würsten, C., Capt, S., Bernhart, F., & Liberek, M. (1993). Spatial organization and recruitment of lynx (*Lynx lynx*) in a re-introduced population in the Swiss Jura Mountains. *Journal of Zoology*, *231*(3), 449–464. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1993.tb01931.x>
- Brennan, A., Beytell, P., Aschenborn, O., Du Preez, P., Funston, P. J., Hanssen, L., Kilian, J. W., Stuart-Hill, G., Taylor, R. D., & Naidoo, R. (2020). Characterizing multispecies connectivity across a transfrontier conservation landscape. *Journal of Applied Ecology*. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13716>
- Bro-Jørgensen, J., Franks, D. W., & Meise, K. (2019). Linking behaviour to dynamics of populations and communities: Application of novel approaches in behavioural ecology to conservation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. <https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0008>
- Brooks, T. M., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Fonseca, G. A. B. D., Rylands, A. B., Konstant, W. R., Flick, P., Pilgrim, J., Oldfield, S., Magin, G., & Hilton-Taylor, C. (2002). Habitat Loss and Extinction in the Hotspots of Biodiversity. *Conservation Biology*, *16*(4), 909–923. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.00530.x>
- Brown, J. S. (1999). Vigilance, patch use and habitat selection: Foraging under predation risk. *Evolutionary Ecology Research*, *1*(1), 49–71.
- Bukombe, J., Senzota, R. B., Fryxell, J. M., Kittle, A., Kija, H., Hopcraft, J. G. C., Mduma, S., & Sinclair, A. R. E. (2016). Do animal size, seasons and vegetation type influence detection probability and density estimates of Serengeti ungulates? *African Journal of Ecology*, *54*(1), 29–38. <https://doi.org/10.1111/aje.12255>
- Büntgen, U., Greuter, L., Bollmann, K., Jenny, H., Liebhold, A., Galván, J. D., Stenseth, N. C., Andrew, C., & Mysterud, A. (2017). Elevational range shifts in four mountain ungulate species from the Swiss Alps. *Ecosphere*, *8*(4), e01761. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1761>
- Burel, F., & Baudry, J. (1999). *Écologie du paysage. Concepts, méthodes et applications* (No. 167–168; TEC&DOC). EHESS. <http://journals.openedition.org/etudesrurales/2968>

- Burt, W. H. (1943). Territoriality and Home Range Concepts as Applied to Mammals. *Journal of Mammalogy*, 24(3), 346–352. <https://doi.org/10.2307/1374834>
- Buskirk, S. W., & Millspaugh, J. J. (2003). *Defining availability and selecting currencies of use: Key steps in modeling resource selection*. 1–11.
- Byers, J. A. (1997). *American Pronghorn: Social Adaptations and the Ghosts of Predators Past*. University of Chicago Press.
- Caillon, G. (2019). *Caractérisation de la fréquentation humaine au sein de la Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage du Caroux-Espinouse (34)*. Université Franche-Comté - ONCFS.
- Calabrese, J. M., Fleming, C. H., Fagan, W. F., Rimmler, M., Kaczensky, P., Bewick, S., Leimgruber, P., & Mueller, T. (2018). Disentangling social interactions and environmental drivers in multi-individual wildlife tracking data. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 373(1746), 20170007. <https://doi.org/10.1098/rstb.2017.0007>
- 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(3), 516–519. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.03.017>
- Cameron, E. Z., Setsaas, T. H., & Linklater, W. L. (2009). Social bonds between unrelated females increase reproductive success in feral horses. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(33), 13850–13853. <https://doi.org/10.1073/pnas.0900639106>
- Caraco, T., & Pulliam, H. R. (1984). *Sociality and survivorship in animals exposed to predation*.
- Carbillet, J., Rey, B., Palme, R., Morellet, N., Bonnot, N., Chaval, Y., Cargnelutti, B., Hewison, A. J. M., Gilot-Fromont, E., & Verheyden, H. (2020). Under cover of the night: Context-dependency of anthropogenic disturbance on stress levels of wild roe deer *Capreolus capreolus*. *Conservation Physiology*, 8(coaa086). <https://doi.org/10.1093/conphys/coaa086>
- Carpio, A. J., Apollonio, M., & Acevedo, P. (2020). Wild ungulate overabundance in Europe: Contexts, causes, monitoring and management recommendations. *Mammal Review*. <https://doi.org/10.1111/mam.12221>
- Carricondo-Sanchez, D., Zimmermann, B., Wabakken, P., Eriksen, A., Milleret, C., Ordiz, A., Sanz-Pérez, A., & Wikenros, C. (2020). Wolves at the door? Factors influencing the individual behavior of wolves in relation to anthropogenic features. *Biological Conservation*, 244, 108514. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108514>

- Carter, K. D., Brand, R., Carter, J. K., Shorrocks, B., & Goldizen, A. W. (2013). Social networks, long-term associations and age-related sociability of wild giraffes. *Animal Behaviour*, *86*(5), 901–910. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.08.002>
- Carter, N. H., & Linnell, J. D. C. (2016). Co-Adaptation Is Key to Coexisting with Large Carnivores. *Trends in Ecology & Evolution*, *31*(8), 575–578. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.05.006>
- Cassar, S. (2007). *Organisation spatiale de la variabilité génétique et phénotypique à l'échelle du paysage: Le cas du chamois et du chevreuil, en milieu de montagne* [These de doctorat, Lyon 1]. <https://www.theses.fr/2007LYO10341>
- Castles, M., Heinsohn, R., Marshall, H. H., Lee, A. E. G., Cowlshaw, G., & Carter, A. J. (2014). Social networks created with different techniques are not comparable. *Animal Behaviour*, *96*, 59–67. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.07.023>
- Caughley, G. (1976). The elephant problem—an alternative hypothesis. *African Journal of Ecology*, *14*(4), 265–283. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.1976.tb00242.x>
- Causes and consequences of migration by large herbivores. (1988). *Trends in Ecology & Evolution*, *3*(9), 237–241. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(88\)90166-8](https://doi.org/10.1016/0169-5347(88)90166-8)
- Cazau, M., Garel, M., & Maillard, D. (2011). Responses of heather moorland and Mediterranean mouflon foraging to prescribed-burning and cutting. *The Journal of Wildlife Management*, *75*(4), 967–972. <https://doi.org/10.1002/jwmg.117>
- Cederlund, G. (1983). Home Range Dynamics and Habitat Selection by Roe Deer in a Boreal Area IN CENTRAL SWEDEN. *Acta Theriologica*, *28*(21–3), 443–460. <https://doi.org/10.4098/AT.arch.83-39>
- Cerling, T. E., Wittemyer, G., Ehleringer, J. R., Remien, C. H., & Douglas-Hamilton, I. (2009). History of Animals using Isotope Records (HAIR): A 6-year dietary history of one family of African elephants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *106*(20), 8093–8100. <https://doi.org/10.1073/pnas.0902192106>
- Chapple, D., & Simmonds, S. (2012). Can behavioral and personality traits influence the success of unintentional species introductions? *Trends in Ecology & Evolution*, *27*(1), 57–64. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.09.010>
- Chapple, R. S., English, A. W., & Mulley, R. C. (1993). Characteristics of the oestrous cycle and duration of gestation in chital hinds (*Axis axis*). *Reproduction*, *98*(1), 23–26. <https://doi.org/10.1530/jrf.0.0980023>
- Chapron, G., Kaczensky, P., Linnell, J. D. C., Arx, M. von, Huber, D., Andrén, H., López-Bao, J. V., Adamec, M., Álvares, F., Anders, O., Balčiauskas, L., Balys, V., Bedő, P., Bego, F.,

- Blanco, J. C., Breitenmoser, U., Brøseth, H., Bufka, L., Bunikyte, R., ... Boitani, L. (2014). Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. *Science*, *346*(6216), 1517–1519. <https://doi.org/10.1126/science.1257553>
- Charnov, E. L. (1976). Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, *9*(2), 129–136. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(76\)90040-x](https://doi.org/10.1016/0040-5809(76)90040-x)
- Chassagneux, A. (2020, June 18). *Vers une intégration du comportement spatial dans la gestion de la faune sauvage par la chasse: L'exemple du cerf et du sanglier*. [Http://Www.Theses.Fr](http://www.theses.fr). <http://www.theses.fr/s166109>
- Chassagneux, A., Calenge, C., Marchand, P., Richard, E., Guillaumat, E., Baubet, E., & Saïd, S. (2020). Should I stay or should I go? Determinants of immediate and delayed movement responses of female red deer (*Cervus elaphus*) to drive hunts. *PLOS ONE*, *15*(3), e0228865. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0228865>
- Chassagneux, A., Calenge, C., Siat, V., Mortz, P., Baubet, E., & Saïd, S. (2019). Proximity to the risk and landscape features modulate female red deer movement patterns over several days after drive hunts. *Wildlife Biology*, *2019*(1). <https://doi.org/10.2981/wlb.00545>
- Chaverri, G., Gamba-Rios, M., & Kunz, T. H. (2007). Range overlap and association patterns in the tent-making bat *Artibeus watsoni*. *Animal Behaviour*, *73*(1), 157–164. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.06.003>
- Cheney, D. L., & Seyfarth, R. M. (2009). Chapter 1 Stress and Coping Mechanisms in Female Primates. In *Advances in the Study of Behavior* (Vol. 39, pp. 1–44). Academic Press. [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(09\)39001-4](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(09)39001-4)
- Chevin, L.-M., Lande, R., & Mace, G. M. (2010). Adaptation, Plasticity, and Extinction in a Changing Environment: Towards a Predictive Theory. *Plos Biology*, *8*(4), e1000357. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1000357>
- Ciuti, S., & Apollonio, M. (2008). Ecological sexual segregation in fallow deer (*Dama dama*): A multispatial and multitemporal approach. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *62*(11), 1747–1759. <https://doi.org/10.1007/s00265-008-0603-7>
- Ciuti, S., Northrup, J. M., Muhly, T. B., Simi, S., Musiani, M., Pitt, J. A., & Boyce, M. S. (2012). Effects of Humans on Behaviour of Wildlife Exceed Those of Natural Predators in a Landscape of Fear. *PLOS ONE*, *7*(11), e50611. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0050611>
- Clark, C. W., & Mangel, M. (1986). The evolutionary advantages of group foraging. *Theoretical Population Biology*, *30*(1), 45–75. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(86\)90024-9](https://doi.org/10.1016/0040-5809(86)90024-9)

- Claudepierre, A. (2020). *Role of personality in the use of a “landscape of fear” by an ungulate species: The Mediterranean Mouflon (Ovis gmelini musimon × Ovis sp.)*.
- Clauss, M., Hume, I. D., & Hummel, J. (2010). Evolutionary adaptations of ruminants and their potential relevance for modern production systems. *Animal*, 4(7), 979–992. <https://doi.org/10.1017/S1751731110000388>
- Clauss, Marcus, Hofmann, R. R., Fickel, J., Streich, W. J., & Hummel, J. (2009). The intraruminal papillation gradient in wild ruminants of different feeding types: Implications for rumen physiology. *Journal of Morphology*, 270(8), 929–942. <https://doi.org/10.1002/jmor.10729>
- Clauss, Marcus, Lechner-Doll, M., & Streich, W. J. (2003). Ruminant diversification as an adaptation to the physicomechanical characteristics of forage. *Oikos*, 102(2), 253–262. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12406.x>
- Clutton-Brock, T. (2016). *Mammal Societies*. John Wiley & Sons.
- Clutton-Brock, T. H., Albon, S. D., & Guinness, F. E. (1989). Fitness costs of gestation and lactation in wild mammals. *Nature*, 337(6204), 260–262. <https://doi.org/10.1038/337260a0>
- Clutton-Brock, T. H., Guinness, F. E., & Albon, S. D. (1982). *Red Deer: Behavior and Ecology of Two Sexes*. University of Chicago Press.
- Clutton-Brock, T. H., Iason, G. R., & Guinness, F. E. (1987). Sexual segregation and density-related changes in habitat use in male and female Red deer (*Cervus elaphus*). *Journal of Zoology*, 211(2), 275–289. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1987.tb01534.x>
- Clutton-Brock, Tim H, Guinness, F. E., & Albon, S. D. (1982). *Red deer: Behavior and ecology of two sexes*. University of Chicago press.
- Cocca, G., Sturaro, E., Gallo, L., & Ramanzin, M. (2012). Is the abandonment of traditional livestock farming systems the main driver of mountain landscape change in Alpine areas? *Land Use Policy*, 29(4), 878–886. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2012.01.005>
- Codron, D., & Clauss, M. (2010). Rumen physiology constrains diet niche: Linking digestive physiology and food selection across wild ruminant species. *Canadian Journal of Zoology*, 88(11), 1129–1138. <https://doi.org/10.1139/Z10-077>
- Cole, L. E. S., Bhagwat, S. A., & Willis, K. J. (2015). Long-term disturbance dynamics and resilience of tropical peat swamp forests. *Journal of Ecology*, 103(1), 16–30. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12329>
- Coly, S., Yao, A.-F., Abrial, D., & Charras-Garrido, M. (2016). *Distributions to model overdispersed count data | Journal de la Société Française de Statistique*. 157(2), 39–63.

- Conover, D. O., & Munch, S. B. (2002). Sustaining Fisheries Yields Over Evolutionary Time Scales. *Science*, 297(5578), 94–96. <https://doi.org/10.1126/science.1074085>
- Conradt, L., & Roper, T. J. (2000). Activity synchrony and social cohesion: A fission-fusion model. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 267(1458), 2213–2218. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1271>
- Cooper, A. H., Brown, T. J., Price, S. J., Ford, J. R., & Waters, C. N. (2018). Humans are the most significant global geomorphological driving force of the 21st Century. *Anthropocene Review*, 5(3), 222–229. <https://doi.org/10.1177/2053019618800234>
- Corlett, R. T., Primack, R. B., Devictor, V., Maas, B., Goswami, V. R., Bates, A. E., Koh, L. P., Regan, T. J., Loyola, R., Pakeman, R. J., Cumming, G. S., Pidgeon, A., Johns, D., & Roth, R. (2020). Impacts of the coronavirus pandemic on biodiversity conservation. *Biological Conservation*, 246, 108571. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108571>
- Côté, I. M., & Poulin, R. (1995). Parasitism and group size in social animals: A meta-analysis. *Behavioral Ecology*, 6(2), 159–165. <https://doi.org/10.1093/beheco/6.2.159>
- Cote, J., Clobert, J., Brodin, T., Fogarty, S., & Sih, A. (2010). Personality-dependent dispersal: Characterization, ontogeny and consequences for spatially structured populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1560), 4065–4076. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0176>
- Côté, S. D., Rooney, T. P., Tremblay, J.-P., Dussault, C., & Waller, D. M. (2004). Ecological Impacts of Deer Overabundance. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35(1), 113–147. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.021103.105725>
- Coulon, A., Guillot, G., Cosson, J.-F., Angibault, J. M. A., Aulagnier, S., Cargnelutti, B., Galan, M., & Hewison, A. J. M. (2006). Genetic structure is influenced by landscape features: Empirical evidence from a roe deer population: LANDSCAPE AFFECTS ROE DEER GENETIC STRUCTURE. *Molecular Ecology*, 15(6), 1669–1679. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.02861.x>
- Coulon, Aurélie, Morellet, N., Goulard, M., Cargnelutti, B., Angibault, J.-M., & Hewison, A. J. M. (2008). Inferring the effects of landscape structure on roe deer (*Capreolus capreolus*) movements using a step selection function. *Landscape Ecology*, 23(5), 603–614. <https://doi.org/10.1007/s10980-008-9220-0>
- Courbin, N., Loveridge, A. J., Fritz, H., Macdonald, D. W., Patin, R., Valeix, M., & Chamaillé-Jammes, S. (2019). Zebra diel migrations reduce encounter risk with lions at night. *Journal of Animal Ecology*, 88(1), 92–101. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12910>

- Courbin, N., Loveridge, A. J., Macdonald, D. W., Fritz, H., Valeix, M., Makuwe, E. T., & Chamailé-Jammes, S. (2016). Reactive responses of zebras to lion encounters shape their predator–prey space game at large scale. *Oikos*, *125*(6), 829–838. <https://doi.org/10.1111/oik.02555>
- Couzin, I. D. (2006). Behavioral Ecology: Social Organization in Fission–Fusion Societies. *Current Biology*, *16*(5), R169–R171. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.02.042>
- Couzin, I. D., & Laidre, M. E. (2009). Fission–fusion populations. *Current Biology*, *19*(15), R633–R635. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.05.034>
- Coxe Stefany, West Stephen G. & Aiken Leona S. (2009) The Analysis of Count Data: A Gentle Introduction to Poisson Regression and Its Alternatives, *Journal of Personality Assessment*, *91*:2, 121–136, DOI: 10.1080/00223890802634175
- Cransac, N. (Institut N. de la R. A., Valet, G., Cugnasse, J. M., & Rech, J. (1997). Seasonal diet of mouflon (*Ovis gmelini*): Comparison of population sub-units and sex-age classes. *Revue d'Écologie (France)*. <http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=FR9703051>
- Creel, S., & Christianson, D. (2008). Relationships between direct predation and risk effects. *Trends in Ecology & Evolution*, *23*(4), 194–201. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.12.004>
- Creel, S., Schuette, P., & Christianson, D. (2014). Effects of predation risk on group size, vigilance, and foraging behavior in an African ungulate community. *Behavioral Ecology*, *25*(4), 773–784. <https://doi.org/10.1093/beheco/aru050>
- Creel, S., & Winnie, J. A. (2005). Responses of elk herd size to fine-scale spatial and temporal variation in the risk of predation by wolves. *Animal Behaviour*, *69*(5), 1181–1189. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.07.022>
- Crete, M., & Daigle, C. (1999). Management of indigenous North American deer at the end of the 20th century in relation to large predators and primary production. *Acta Veterinaria Hungarica*, *47*(1), 1–16.
- Crockford, C., Wittig, R. M., Whitten, P. L., Seyfarth, R. M., & Cheney, D. L. (2008). Social stressors and coping mechanisms in wild female baboons (*Papio hamadryas ursinus*). *Hormones and Behavior*, *53*(1), 254–265. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2007.10.007>
- Cronin, M. A., MacNeil, M. D., & Patton, J. C. (2005). Variation in Mitochondrial DNA and Microsatellite DNA in Caribou (*Rangifer tarandus*) in North America. *Journal of Mammalogy*, *86*(3), 495–505. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2005\)86\[495:VIMDAM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2005)86[495:VIMDAM]2.0.CO;2)

- Cross, P. C., Lloyd-Smith, J. O., Bowers, J. A., Hay, C. T., Hofmeyr, M., & Getz, W. M. (2004). Integrating association data and disease dynamics in a social ungulate: Bovine tuberculosis in African buffalo in the Kruger National Park. *Annales Zoologici Fennici*, 41(6), 879–892.
- Cugnasse, J.-M., Descaves, B., Gilbert, Y., Lemmet, S., & Martinetto, K. (1997). Chercheurs de champignons et déplacement des mouflons dans le massif de l'Espinouse (Hérault). *Bulletin. Mensuel ONC*, 224, 10–23.
- Cushman, S. A., & McGarigal, K. (2002). Hierarchical, Multi-scale decomposition of species-environment relationships. *Landscape Ecology*, 17(7), 637–646. <https://doi.org/10.1023/A:1021571603605>
- Cushman, S. A., & McGarigal, K. (2004). Patterns in the species–environment relationship depend on both scale and choice of response variables. *Oikos*, 105(1), 117–124. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.12524.x>
- Cuthill, I. C., & Houston, A. I. (1997). Managing time and energy. *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, 4, 97–120.
- Daily, G. C. (1997). *Nature's services* (Vol. 3). Island Press, Washington, DC.
- Daleszczyk, K., Krasieńska, M., Krasieński, Z. A., & Bunevich, A. N. (2007). Habitat structure, climatic factors, and habitat use by European bison (*Bison bonasus*) in Polish and Belarusian parts of the Białowieża Forest, Poland. *Canadian Journal of Zoology*, 85(2), 261–272. <https://doi.org/10.1139/Z06-209>
- Danell, K., Bergström, R., Duncan, P., & Pastor, J. (2006). *Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation* (Cambridge University Press., Vol. 11).
- Darmon, G., Bourgoïn, G., Marchand, P., Garel, M., Dubray, D., Jullien, J.-M., & Loison, A. (2014). Do ecologically close species shift their daily activities when in sympatry? A test on chamois in the presence of mouflon. *Biological Journal of the Linnean Society*, 111(3), 621–626. <https://doi.org/10.1111/bij.12228>
- de Beer, Y., & van Aarde, R. J. (2008). Do landscape heterogeneity and water distribution explain aspects of elephant home range in southern Africa's arid savannas? *Journal of Arid Environments*, 72(11), 2017–2025. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2008.07.002>
- Debeffe, L., Morellet, N., Cargnelutti, B., Lourtet, B., Coulon, A., Gaillard, J. M., Bon, R., & Hewison, A. J. M. (2013). Exploration as a key component of natal dispersal: Dispersers explore more than philopatric individuals in roe deer. *Animal Behaviour*, 86(1), 143–151. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.05.005>

- Désiré, L., Boissy, A., Veissier, I., & Després, G. (2002). *A cognitive approach to emotions: Are the responses to suddenness and novelty different ?* <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-02005079>
- Desy, E. A., Batzli, G. O., & Liu, J. (1990). Effects of Food and Predation on Behaviour of Prairie Voles: A Field Experiment. *Oikos*, *58*(2), 159–168. <https://doi.org/10.2307/3545423>
- Dickie, M., McNay, R. S., Sutherland, G. D., Cody, M., & Avgar, T. (n.d.). Corridors or risk? Movement along, and use of, linear features vary predictably among large mammal predator and prey species. *Journal of Animal Ecology*, *0*(ja). <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13130>
- Didan, K. (2015). MOD13Q1 MODIS/Terra vegetation indices 16-day L3 global 250m SIN grid V006. *NASA EOSDIS Land Processes DAAC*, *10*.
- Dingemans, N. J., Both, C., Drent, P. J., & Tinbergen, J. M. (2004). Fitness consequences of avian personalities in a fluctuating environment. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *271*(1541), 847–852. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2680>
- Djaković, N., Holand, Ø., Hovland, A. L., Røed, K. H., Weladji, R. B., Fjeldstad, E., & Nieminen, M. (2012). Association patterns and kinship in female reindeer (*Rangifer tarandus*) during rut. *Acta Ethologica*, *2*(15), 165–171. <https://doi.org/10.1007/s10211-011-0121-x>
- Dorrance, M. J., Savage, P. J., & Huff, D. E. (1975). Effects of Snowmobiles on White-Tailed Deer. *The Journal of Wildlife Management*, *39*(3), 563–569. <https://doi.org/10.2307/3800399>
- Dunbar, R. I. M., Korstjens, A. H., & Lehmann, J. (2009). Time as an ecological constraint. *Biological Reviews*, *84*(3), 413–429. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2009.00080.x>
- Dunning, J. B., Danielson, B. J., & Pulliam, H. R. (1992). Ecological Processes That Affect Populations in Complex Landscapes. *Oikos*, *65*(1), 169–175. <https://doi.org/10.2307/3544901>
- Duparc, A. (2016). *Dynamiques spatio-temporelles des ressources alimentaires et des activités humaines: Impacts sur la sélection d'habitat d'un grand herbivore de montagne* [Phdthesis, Université Grenoble Alpes]. <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-01529843>
- Duparc, A., Garel, M., Marchand, P., Dubray, D., Maillard, D., & Loison, A. (2019). Revisiting the functional response in habitat selection for large herbivores: A matter of spatial

- variation in resource distribution? *Behavioral Ecology*, 30(6), 1725–1733.
<https://doi.org/10.1093/beheco/arz141>
- Dusek, G. L., MacKie, R. J., Herriges, J. D., & Compton, B. B. (1989). Population Ecology of White-Tailed Deer along the Lower Yellowstone River. *Wildlife Monographs*, 104, 3–68.
- Dussault, C., Courtois, R., Ouellet, J.-P., & Girard, I. (2005). Space use of moose in relation to food availability. *Canadian Journal of Zoology*, 83(11), 1431–1437.
<https://doi.org/10.1139/z05-140>
- Dussault, C., Pinard, V., Ouellet, J.-P., Courtois, R., & Fortin, D. (2012). Avoidance of roads and selection for recent cutovers by threatened caribou: Fitness-rewarding or maladaptive behaviour? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1746), 4481–4488. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.1700>
- Dyer, S. J., O'Neill, J. P., Wasel, S. M., & Boutin, S. (2002). Quantifying barrier effects of roads and seismic lines on movements of female woodland caribou in northeastern Alberta. *Canadian Journal of Zoology*, 80(5), 839–845. <https://doi.org/10.1139/z02-060>
- East, M. L., & Hofer, H. (2010). Social environments, social tactics and their fitness consequences in complex mammalian societies. In *Social Behaviour: Genes, Ecology and Evolution*, (pp. 360–390).
- Easterling, M. R., Ellner, S. P., & Dixon, P. M. (2000). Size-Specific Sensitivity: Applying a New Structured Population Model. *Ecology*, 81(3), 694–708. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[0694:SSSAAN\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[0694:SSSAAN]2.0.CO;2)
- Ebensperger, L. A., Rivera, D. S., & Hayes, L. D. (2012). Direct fitness of group living mammals varies with breeding strategy, climate and fitness estimates. *Journal of Animal Ecology*, 81(5), 1013–1023. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2012.01973.x>
- Elchuk, C. L., & Wiebe, K. L. (2011). Home-range size of northern flickers (*Colaptes auratus*) in relation to habitat and parental attributes. *Canadian Journal of Zoology*.
<https://doi.org/10.1139/z03-077>
- Eldegard, K., Lyngved, J. T., & Hjeljord, O. (2012). Coping in a human-dominated landscape: Trade-off between foraging and keeping away from roads by moose (*Alces alces*). *European Journal of Wildlife Research*, 58(6), 969–979. <https://doi.org/10.1007/s10344-012-0640-4>
- Elfström, M., Zedrosser, A., Støen, O.-G., & Swenson, J. E. (2014). Ultimate and proximate mechanisms underlying the occurrence of bears close to human settlements: Review

- and management implications. *Mammal Review*, 44(1), 5–18.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2012.00223.x>
- Eriksen, A., Wabakken, P., Zimmermann, B., Andreassen, H. P., Arnemo, J. M., Gundersen, H., Milner, J. M., Liberg, O., Linnell, J., Pedersen, H. C., Sand, H., Solberg, E. J., & Storaas, T. (2009). Encounter frequencies between GPS-collared wolves (*Canis lupus*) and moose (*Alces alces*) in a Scandinavian wolf territory. *Ecological Research*, 24(3), 547–557. <https://doi.org/10.1007/s11284-008-0525-x>
- Espuno, N. (2004). *Impact du loup (canis lupus) sur les ongules sauvages et domestiques dans le massif du Mercantour*. Montpellier 2. <http://www.theses.fr/2004MON20179>
- Estes, R. (1991). *The behavior guide to African mammals* (Vol. 64). University of California Press Berkeley.
- Fagan, W. F., Lewis, M. A., Auger-Méthé, M., Avgar, T., Benhamou, S., Breed, G., LaDage, L., Schlägel, U. E., Tang, W., Papastamatiou, Y. P., Forester, J., & Mueller, T. (2013). Spatial memory and animal movement. *Ecology Letters*, 16(10), 1316–1329. <https://doi.org/10.1111/ele.12165>
- Fahrig, L. (2003). Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34(1), 487–515. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419>
- Fahrig, L. (2019). Habitat fragmentation: A long and tangled tale. *Global Ecology and Biogeography*, 28(1), 33–41. <https://doi.org/10.1111/geb.12839>
- Fahrig, L., & Paloheimo, J. (1988). Effect of Spatial Arrangement of Habitat Patches on Local Population Size. *Ecology*, 69(2), 468–475. <https://doi.org/10.2307/1940445>
- Fahrig, L., & Rytwinski, T. (2009). Effects of Roads on Animal Abundance: An Empirical Review and Synthesis. *Ecology and Society*, 14(1). <https://www.jstor.org/stable/26268057>
- Fandos, P., Vigal, C., & Fernandez-Lopez, J. (1989). Weight estimation of Spanish ibex, *Capra pyrenaica*, and chamois, *Rupicapra rupicapra* (Mammalia, Bovidae). *Z. Sugetierkunde*, 54, 239–242.
- Farine, D. R. (2013). Animal social network inference and permutations for ecologists in R using *asnipe*. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(12), 1187–1194. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12121>
- Farine, D. R. (2015). Proximity as a proxy for interactions: Issues of scale in social network analysis. *Animal Behaviour, Complete*(104), e1–e5. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.11.019>

- Ferrari, S. F. (2009). Predation Risk and Antipredator Strategies. In P. A. Garber, A. Estrada, J. C. Bicca-Marques, E. W. Heymann, & K. B. Strier (Eds.), *South American Primates: Comparative Perspectives in the Study of Behavior, Ecology, and Conservation* (pp. 251–277). Springer. https://doi.org/10.1007/978-0-387-78705-3_10
- Ferroglio, E., Gortazar, C., & Vicente, J. (2010). Wild ungulate diseases and the risk for livestock and public health. *Ungulate Management in Europe: Problems and Practices*, 192–214.
- Festa-Bianchet, M., Douhard, M., Gaillard, J.-M., & Pelletier, F. (2017). Successes and challenges of long-term field studies of marked ungulates. *Journal of Mammalogy*, 98(3), 612–620. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyw227>
- Fieberg, J., & Börger, L. (2012). Could you please phrase “home range” as a question? *Journal of Mammalogy*, 93(4), 890–902. <https://doi.org/10.1644/11-MAMM-S-172.1>
- Fieberg, J., & Kochanny, C. O. (2005). Quantifying Home-Range Overlap: The Importance of the Utilization Distribution. *The Journal of Wildlife Management*, 69(4), 1346–1359. [https://doi.org/10.2193/0022-541X\(2005\)69\[1346:QHOTIO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0022-541X(2005)69[1346:QHOTIO]2.0.CO;2)
- Fisher, D. O., & Owens, I. P. F. (2000). Female home range size and the evolution of social organization in macropod marsupials. *Journal of Animal Ecology*, 69(6), 1083–1098. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2000.00450.x>
- Fisher, R. A. (1930). *The genetical theory of natural selection* (pp. xiv, 272). Clarendon Press. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.27468>
- Flack, J. C., & De Waal, F. B. (2004). *Dominance style, social power, and conflict management: A conceptual framework*. (Cambridge Studies in Biological and Evolutionary Anthropology, pp. 157–181).
- Flydal, K., Reimers, E., Johansen, F., Colman, J. E., Korslund, L., & Colman, J. E. (2009). Effects of Power Lines on Area Use and Behaviour of Semi-Domestic Reindeer in Enclosures. *International Journal of Ecology (Print)*, 2009(2009), 14.
- Fogarty, S., Cote, J., & Sih, A. (2011). Social Personality Polymorphism and the Spread of Invasive Species: A Model. *The American Naturalist*, 177(3), 273–287. <https://doi.org/10.1086/658174>
- Foley, J. A., DeFries, R., Asner, G. P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R., Chapin, F. S., Coe, M. T., Daily, G. C., Gibbs, H. K., Helkowski, J. H., Holloway, T., Howard, E. A., Kucharik, C. J., Monfreda, C., Patz, J. A., Prentice, I. C., Ramankutty, N., & Snyder, P. K. (2005). Global consequences of land use. *Science*, 309(5734), 570–574. <https://doi.org/10.1126/science.1111772>

- Forman, R. (1995). Some General-Principles of Landscape and Regional Ecology. *Landscape Ecology*, 10(3), 133–142. <https://doi.org/10.1007/BF00133027>
- Forman, R., & Gordon, M. (1986). *Heterogeneity and typology*. (Landscape ecology. Wiley).
- Forman, R. T. T., & Alexander, L. E. (1998). Roads and Their Major Ecological Effects. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29(1), 207–231. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.29.1.207>
- Fortin, D. (2003). Searching behavior and use of sampling information by free-ranging bison (*Bos bison*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 54(2), 194–203. <https://doi.org/10.1007/s00265-003-0599-y>
- Fortin, D., Brooke, C., Lamirande, P., Fritz, H., McLoughlin, P., & Pays, O. (2020). Quantitative Spatial Ecology to Promote Human-Wildlife Coexistence: A Tool for Integrated Landscape Management. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 4, 600363. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2020.600363>
- Fortin, D., Fortin, M.-E., Beyer, H. L., Duchesne, T., Courant, S., & Dancose, K. (2009). Group-size-mediated habitat selection and group fusion–fission dynamics of bison under predation risk. *Ecology*, 90(9), 2480–2490. <https://doi.org/10.1890/08-0345.1>
- Fortin, D., Fryxell, J. M., O’Brodovich, L., & Frandsen, D. (2003). Foraging ecology of bison at the landscape and plant community levels: The applicability of energy maximization principles. *Oecologia*, 134(2), 219–227. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-1112-4>
- Foster, W. A., & Treherne, J. E. (1981). Evidence for the dilution effect in the selfish herd from fish predation on a marine insect. *Nature*, 293(5832), 466–467. <https://doi.org/10.1038/293466a0>
- Found, Rob. (2019). Personality influences habituation behaviour in ungulates. *Journal of Ethology*, 37(1), 47–58. <https://doi.org/10.1007/s10164-018-0567-7>
- Found, Rob, & Clair, C. C. S. (2018). Personality influences wildlife responses to aversive conditioning. *The Journal of Wildlife Management*, 82(4), 747–755. <https://doi.org/10.1002/jwmg.21449>
- Found, Robert, & St. Clair, C. C. (2019). Influences of Personality on Ungulate Migration and Management. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00438>
- Francisci, F., Focardi, S., & Boitani, L. (1985). Male and female alpine ibex: Phenology of space use and herd size. In *The biology and management of mountain ungulates* (Croom-Helm, pp. 124–133).

- Frankham, R., Ballou, S. E. J. D., Briscoe, D. A., & Ballou, J. D. (2002). *Introduction to Conservation Genetics*. Cambridge University Press.
- French, S. S., González-Suárez, M., Young, J. K., Durham, S., & Gerber, L. R. (2011). Human Disturbance Influences Reproductive Success and Growth Rate in California Sea Lions (*Zalophus californianus*). *PLOS ONE*, 6(3), e17686. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0017686>
- Frère, C. H., Krützen, M., Mann, J., Connor, R. C., Bejder, L., & Sherwin, W. B. (2010). Social and genetic interactions drive fitness variation in a free-living dolphin population. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(46), 19949–19954. <https://doi.org/10.1073/pnas.1007997107>
- Fretwell, S. D., & Lucas, J. (1969). On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in Birds. *Acta Biotheoretica*, 16–36.
- Frid, A., & Dill, L. (2002). Human-caused Disturbance Stimuli as a Form of Predation Risk. *Conservation Ecology*, 6(1). <https://www.jstor.org/stable/26271862>
- Froy, H., Börger, L., Regan, C. E., Morris, A., Morris, S., Pilkington, J. G., Crawley, M. J., Clutton-Brock, T. H., Pemberton, J. M., & Nussey, D. H. (2018). Declining home range area predicts reduced late-life survival in two wild ungulate populations. *Ecology Letters*, 21(7), 1001–1009. <https://doi.org/10.1111/ele.12965>
- Fryxell, J. M., Wilmschurst, J. F., Sinclair, A. R. E., Haydon, D. T., Holt, R. D., & Abrams, P. A. (2005). Landscape scale, heterogeneity, and the viability of Serengeti grazers. *Ecology Letters*, 8(3), 328–335. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00727.x>
- Fushing, H., Wang, H., VanderWaal, K., McCowan, B., & Koehl, P. (2013). Multi-Scale Clustering by Building a Robust and Self Correcting Ultrametric Topology on Data Points. *PLOS ONE*, 8(2), e56259. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0056259>
- Gaillard, J.-M., Delorme, D., Boutin, J.-M., Van Laere, G., Boisaubert, B., & Pradel, R. (1993). Roe Deer Survival Patterns: A Comparative Analysis of Contrasting Populations. *Journal of Animal Ecology*, 62(4), 778–791. <https://doi.org/10.2307/5396>
- Gaillard, J.-M., Hebblewhite, M., Loison, A., Fuller, M., Powell, R., Basille, M., & Moorter, B. V. (2010). Habitat–performance relationships: Finding the right metric at a given spatial scale. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 365(1550), 2255–2265. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0085>
- Gaillard, J.-M., Hewison, A. J. M., Klein, F., Plard, F., Douhard, M., Davison, R., & Bonenfant, C. (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. <https://doi.org/10.1111/ele.12059>
- Garel, M., Cugnasse, J.-M., & Maillard, D. (2005). Reliability of mouflon aging using morphological characteristics from observations in the field. *Wildlife Biology*, 11(3), 229–235. [https://doi.org/10.2981/0909-6396\(2005\)11\[229:ROMAUM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2981/0909-6396(2005)11[229:ROMAUM]2.0.CO;2)
- Garel, M., Cugnasse, J.-M., Maillard, D., Gaillard, J.-M., Hewison, A. J. M., & Dubray, D. (2007). Selective harvesting and habitat loss produce long-term life history changes in a mouflon population. *Ecological Applications*, 17(6), 1607–1618. <https://doi.org/10.1890/06-0898.1>
- Garel, M., Solberg, E. J., Sæther, B., Grøtan, V., Tufto, J., & Heim, M. (2009). Age, Size, and Spatiotemporal Variation in Ovulation Patterns of a Seasonal Breeder, the Norwegian Moose (*Alces alces*). *The American Naturalist*, 173(1), 89–104. <https://doi.org/10.1086/593359>
- Garshelis, D. (2000). Delusions in habitat evaluation: Measuring use, selection, and importance. *Research Techniques in Animal Ecology: Controversies and Consequences*, 111–164.
- Gaudry, W. (2015). *Utilisation de l'habitat par le chevreuil (Capreolus capreolus) dans des environnements variables et contrastés* [Phdthesis, Université Claude Bernard - Lyon I]. <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-02391245>
- Gaudry, W., Gaillard, J.-M., Said, S., Bonenfant, C., Mysterud, A., Morellet, N., Pellerin, M., & Calenge, C. (2018). Same habitat types but different use: Evidence of context-dependent habitat selection in roe deer across populations. *Scientific Reports*, 8, 5102. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-23111-0>
- Gauthier, D., & Villaret, J. C. (1990). La réintroduction en France du bouquetin des Alpes. *Revue d'écologie*.
- Gebert, C., & Verheyden-Tixier, H. (2001). Variations of diet composition of Red Deer (*Cervus elaphus* L.) in Europe. *Mammal Review*, 31(3–4), 189–201. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2001.00090.x>
- Geist, V. (1998). *Deer of the world: Their evolution, behaviour, and ecology*. Stackpole books.
- Gellrich, M., Baur, P., Koch, B., & Zimmermann, N. E. (2007). Agricultural land abandonment and natural forest re-growth in the Swiss mountains: A spatially explicit economic analysis. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 118(1), 93–108. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.05.001>

- Georgii, B. (1980). Home range patterns of female red deer (*Cervus elaphus* L.) in the Alps. *Oecologia*, 47(2), 278–285. <https://doi.org/10.1007/BF00346833>
- Gilman, S. E. (2017). Predicting Indirect Effects of Predator–Prey Interactions. *Integrative and Comparative Biology*, 57(1), 148–158. <https://doi.org/10.1093/icb/icx031>
- Ginelli, F., Peruani, F., Pillot, M.-H., Chate, H., Theraulaz, G., & Bon, R. (2015). Intermittent collective dynamics emerge from conflicting imperatives in sheep herds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(41), 12729–12734. <https://doi.org/10.1073/pnas.1503749112>
- Giraldeau, L.-A. (1997). The ecology of information use. *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, 42–68.
- Giraldeau, L.-A., & Gillis, D. (1985). Optimal group size can be stable: A reply to Sibly. *Optimal Group Size Can Be Stable: A Reply to Sibly*, 33(2), 666–667.
- Gittleman, J. L., & Harvey, P. H. (1982). Carnivore home-range size, metabolic needs and ecology. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 10(1), 57–63. <https://doi.org/10.1007/BF00296396>
- Gleiss, A. C., Wilson, R. P., & Shepard, E. L. C. (2011). Making overall dynamic body acceleration work: On the theory of acceleration as a proxy for energy expenditure. *Methods in Ecology and Evolution*, 2(1), 23–33. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00057.x>
- Goss, R. J. (2012). *Deer Antlers: Regeneration, Function and Evolution*. Academic Press.
- Gottardi, E., Tua, F., Cargnelutti, B., Maublanc, M.-L., Angibault, J.-M., Said, S., & Verheyden, H. (2010). Use of GPS activity sensors to measure active and inactive behaviours of European roe deer (*Capreolus capreolus*). *Mammalia*, 74(4), 355–362. <https://doi.org/10.1515/mamm.2010.058>
- Graham, K., Boulanger, J., Duval, J., & Stenhouse, G. (2010). Spatial and temporal use of roads by grizzly bears in west-central Alberta. *Ursus*, 21(1), 43–56. <https://doi.org/10.2192/09GR010.1>
- Graham, L. J., Spake, R., Gillings, S., Watts, K., & Eigenbrod, F. (2019). Incorporating fine-scale environmental heterogeneity into broad-extent models. *Methods in Ecology and Evolution*, 10(6), 767–778. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13177>
- Grainger, M., Aarde, R. van, & Whyte, I. (2005). Landscape heterogeneity and the use of space by elephants in the Kruger National Park, South Africa. *African Journal of Ecology*, 43(4), 369–375. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.2005.00592.x>

- Grant, J. W. A., Weir, L. K., & Steingrímsson, S. Ó. (2017). Territory size decreases minimally with increasing food abundance in stream salmonids: Implications for population regulation. *Journal of Animal Ecology*, *86*(6), 1308–1316. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12737>
- Grémillet, D., Lescroël, A., Ballard, G., Dugger, K. M., Massaro, M., Porzig, E. L., & Ainley, D. G. (2018). Energetic fitness: Field metabolic rates assessed via 3D accelerometry complement conventional fitness metrics. *Functional Ecology*, *32*(5), 1203–1213. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13074>
- Grignolio, S., Parrini, F., Bassano, B., Luccarini, S., & Apollonio, M. (2003). Habitat selection in adult males of Alpine ibex, *Capra ibex ibex*. *Folia Zoologica*, *52*(2), 113–120. <https://doi.org/10.1007/s10695-008-9262-x>
- Grignolio, Stefano, Merli, E., Bonghi, P., Ciuti, S., & Apollonio, M. (2011). Effects of hunting with hounds on a non-target species living on the edge of a protected area. *Biological Conservation*, *144*(1), 641–649. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.10.022>
- Grimm, N. B., Faeth, S. H., Golubiewski, N. E., Redman, C. L., Wu, J., Bai, X., & Briggs, J. M. (2008). Global Change and the Ecology of Cities. *Science*, *319*(5864), 756–760. <https://doi.org/10.1126/science.1150195>
- Groothuis, T. G. G., Koolhaas, J. M., Drent, P. J., & Carere, C. (2005). Epigenetic effects on personality traits: Early food provisioning and sibling competition. *Behaviour*, *142*(9–10), 1329–1355. <https://doi.org/10.1163/156853905774539328>
- Guibert, B. (2008). *Bilan national de l'indemnisation des dégâts agricoles de sangliers. Modalités de gestion du sanglier*. 73–78.
- Guillera-Aroita, G. (2017). Modelling of species distributions, range dynamics and communities under imperfect detection: Advances, challenges and opportunities. *Ecography*, *40*(2), 281–295. <https://doi.org/10.1111/ecog.02445>
- Guisan, A., & Thuiller, W. (2005). Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, *8*(9), 993–1009. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x>
- Hall, L. S., Krausman, P. R., & Morrison, M. L. (1997). The Habitat Concept and a Plea for Standard Terminology. *Wildlife Society Bulletin (1973-2006)*, *25*(1), 173–182.
- Hamel, S., & Côté, S. D. (2007). Habitat use patterns in relation to escape terrain: Are alpine ungulate females trading off better foraging sites for safety? *Canadian Journal of Zoology*, *85*(9), 933–943. <https://doi.org/10.1139/Z07-080>

- Hamilton, W. D. (1971). Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology*, 31(2), 295–311. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(71\)90189-5](https://doi.org/10.1016/0022-5193(71)90189-5)
- Hansen, B. B., Aanes, R., Herfindal, I., Sæther, B.-E., & Henriksen, S. (2009). Winter habitat–space use in a large arctic herbivore facing contrasting forage abundance. *Polar Biology*, 32(7), 971–984. <https://doi.org/10.1007/s00300-009-0597-2>
- Hansen, B. B., Herfindal, I., Aanes, R., Sæther, B.-E., & Henriksen, S. (2009). Functional response in habitat selection and the tradeoffs between foraging niche components in a large herbivore. *Oikos*, 118(6), 859–872. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17098.x>
- Hardesty-Moore, M., Deinet, S., Freeman, R., Titcomb, G. C., Dillon, E. M., Stears, K., Klope, M., Bui, A., Orr, D., Young, H. S., Miller-ter Kuile, A., Hughey, L. F., & McCauley, D. J. (2018). Migration in the Anthropocene: How collective navigation, environmental system and taxonomy shape the vulnerability of migratory species. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 373(1746), 20170017. <https://doi.org/10.1098/rstb.2017.0017>
- Harris, G., Thirgood, S., Hopcraft, J. G. C., Cromsigt, J. P. G. M., & Berger, J. (2009). Global decline in aggregated migrations of large terrestrial mammals. *Endangered Species Research*, 7(1), 55–76. <https://doi.org/10.3354/esr00173>
- Hars, J., Garin-Bastuji, B., Richomme, C., Payne, A., & Rossi, S. (2013). [From eradication to re-emergence of animal infectious diseases The hazards of wildlife: Context and management]. *Epidemiologie et Sante Animale*, 64, 57–69.
- Harvey, P. H., & Clutton-Brock, T. H. (1981). Primate home-range size and metabolic needs. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 8(2), 151–155. <https://doi.org/10.1007/BF00300828>
- Haydon, D. T., Morales, J. M., Yott, A., Jenkins, D. A., Rosatte, R., & Fryxell, J. M. (2008). Socially informed random walks: Incorporating group dynamics into models of population spread and growth. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1638), 1101–1109. <https://doi.org/10.1098/rspb.2007.1688>
- Hazlett, B. A. (1988). Behavioural Plasticity as an Adaptation to a Variable Environment. In G. Chelazzi & M. Vannini (Eds.), *Behavioral Adaptation to Intertidal Life* (pp. 317–332). Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4899-3737-7_22
- Heap, S., Byrne, P., & Stuart-Fox, D. (2012). The adoption of landmarks for territorial boundaries. *Animal Behaviour*, 83(4), 871–878. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.01.016>

- Hebblewhite, M. (2017). Billion dollar boreal woodland caribou and the biodiversity impacts of the global oil and gas industry. *Biological Conservation*, 206, 102–111. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.12.014>
- Hebblewhite, M., & Merrill, E. (2008). Modelling wildlife–human relationships for social species with mixed-effects resource selection models. *Journal of Applied Ecology*, 45(3), 834–844. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01466.x>
- Hebblewhite Mark & Haydon Daniel T. (2010). Distinguishing technology from biology: A critical review of the use of GPS telemetry data in ecology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1550), 2303–2312. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0087>
- Hein, A. M., Hou, C., & Gillooly, J. F. (2012). Energetic and biomechanical constraints on animal migration distance. *Ecology Letters*, 15(2), 104–110. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01714.x>
- Helm, D., & Collins, W. (1997). Vegetation succession and disturbance on a boreal forest floodplain, Susitna River, Alaska. *Canadian Field-Naturalist*, 111.
- Henzi, S. P., & Barrett, L. (2002). Constraints on relationship formation among female primates. *Behaviour*, 139(2), 263–289. <https://doi.org/10.1163/156853902760102672>
- Hernández, L., & Laundré, J. W. (2005). Foraging in the ‘landscape of fear’ and its implications for habitat use and diet quality of elk *Cervus elaphus* and bison *Bison bison*. *Wildlife Biology*, 11(3), 215–220. [https://doi.org/10.2981/0909-6396\(2005\)11\[215:FITLOF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2981/0909-6396(2005)11[215:FITLOF]2.0.CO;2)
- Hernandez, S., Locke, S. L., Cook, M. W., Harveson, L. A., Davis, D. S., Lopez, R. R., Silvy, N. J., & Fraker, M. A. (2006). Effects of SpayVac® on Urban Female White-Tailed Deer Movements. *Wildlife Society Bulletin*, 34(5), 1430–1434. [https://doi.org/10.2193/0091-7648\(2006\)34\[1430:EOSOUF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0091-7648(2006)34[1430:EOSOUF]2.0.CO;2)
- Herrero, S., Smith, T., DeBruyn, T. D., Gunther, K., & Matt, C. A. (2005). From the field: Brown bear habituation to people - Safety, risks, and benefits. *Wildlife Society Bulletin*, 33(1), 362–373. Scopus. [https://doi.org/10.2193/0091-7648\(2005\)33\[362:FTFBBH\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0091-7648(2005)33[362:FTFBBH]2.0.CO;2)
- Hewison, A. J. M., & Staines, B. w. (2008). European roe deer (*Capreolus capreolus*). In *Mammals of the British isles: Handbook* (pp. 605–617). The Mammal Society, Southampton.
- Hewison, A. J. M., Vincent, J. P., Joachim, J., Angibault, J. M., Cargnelutti, B., & Cibien, C. (2001). The effects of woodland fragmentation and human activity on roe deer

- distribution in agricultural landscapes. *Canadian Journal of Zoology*, 79(4), 679–689.
<https://doi.org/10.1139/z01-032>
- Hixon, M. A. (1980). Competitive Interactions between California Reef Fishes of the Genus *Embiotoca*. *Ecology*, 61(4), 918–931. <https://doi.org/10.2307/1936761>
- Hobbs, N. T. (1996). Modification of Ecosystems by Ungulates. *The Journal of Wildlife Management*, 60(4), 695–713. <https://doi.org/10.2307/3802368>
- Hofmann, R. R. (1989). Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: A comparative view of their digestive system. *Oecologia*, 78(4), 443–457.
<https://doi.org/10.1007/BF00378733>
- Holbrook, J. D., Olson, L. E., DeCesare, N. J., Hebblewhite, M., Squires, J. R., & Steenweg, R. (2019). Functional responses in habitat selection: Clarifying hypotheses and interpretations. *Ecological Applications*, 29(3), UNSP e01852.
<https://doi.org/10.1002/eap.1852>
- Holling, C. S. (1959). The Components of Predation as Revealed by a Study of Small-Mammal Predation of the European Pine Sawfly¹. *The Canadian Entomologist*, 91(5), 293–320.
<https://doi.org/10.4039/Ent91293-5>
- Holmes, S. M., Gordon, A. D., Louis, E. E., & Johnson, S. E. (2016). Fission-fusion dynamics in black-and-white ruffed lemurs may facilitate both feeding strategies and communal care of infants in a spatially and temporally variable environment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 70(11), 1949–1960. <https://doi.org/10.1007/s00265-016-2201-4>
- Holt, R. D. (2009). Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century: Ecological and evolutionary perspectives. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(Supplement 2), 19659–19665. <https://doi.org/10.1073/pnas.0905137106>
- Houston, A. I., McNamara, J. M., & Hutchinson, J. M. C. (1993). General results concerning the trade-off between gaining energy and avoiding predation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 341(1298), 375–397. <https://doi.org/10.1098/rstb.1993.0123>
- Huey, R. B. (1991). Physiological Consequences of Habitat Selection. *The American Naturalist*, 137, S91–S115. <https://doi.org/10.1086/285141>
- Hut, R. A., Kronfeld-Schor, N., van der Vinne, V., & De la Iglesia, H. (2012). Chapter 17 - In search of a temporal niche: Environmental factors. In A. Kalsbeek, M. Mewow, T. Roenneberg, & R. G. Foster (Eds.), *Progress in Brain Research* (Vol. 199, pp. 281–304). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-59427-3.00017-4>

- Hutchinson, G. (1957). Population Studies—Animal Ecology and Demography—Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415–427. <https://doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039>
- Hutchinson, M.K. and Holtman, M.C. (2005), Analysis of count data using poisson regression. *Res. Nurs. Health*, 28: 408-418. <https://doi-org.docelec.univ-lyon1.fr/10.1002/nur.20093>
- Ibisch, P. L., Hoffmann, M. T., Kreft, S., Pe'er, G., Kati, V., Biber-Freudenberger, L., DellaSala, D. A., Vale, M. M., Hobson, P. R., & Selva, N. (2016). A global map of roadless areas and their conservation status. *Science*, 354(6318), 1423–1427. <https://doi.org/10.1126/science.aaf7166>
- IPBES. (2019). *Rapport de la Plénière de la Plateforme intergouvernementale scientifique et politique sur la biodiversité et les services écosystémiques sur les travaux de sa septième session.*
- Isvaran, K. (2007). Intraspecific Variation in Group Size in the Blackbuck Antelope: The Roles of Habitat Structure and Forage at Different Spatial Scales. *Oecologia*, 154(2), 435–444.
- Jaeger, J. A. G. (2000). Landscape division, splitting index, and effective mesh size: New measures of landscape fragmentation. *Landscape Ecology*, 15(2), 115–130. <https://doi.org/10.1023/A:1008129329289>
- James, A. R. C., & Stuart-Smith, A. K. (2000). Distribution of Caribou and Wolves in Relation to Linear Corridors. *The Journal of Wildlife Management*, 64(1), 154–159. JSTOR. <https://doi.org/10.2307/3802985>
- Jarman, P. J. (1974). The Social Organisation of Antelope in Relation to Their Ecology. *Behaviour*, 48(3/4), 215–267.
- Jędrzejewski, W. (2011). Inventory of wolves and lynx in Polish superintendences and national parks (Inwentaryzacja wilków i rysi w nadleśnictwach i parkach narodowych Polski) in Polish. *Mammal Research Institute of the Polish Academy of Sciences in Białowieża, Poland*. <https://ibs.bialowieza.pl/projekty/inwentaryzacja/>
- Jetz, W., McGeoch, M. A., Guralnick, R., Ferrier, S., Beck, J., Costello, M. J., Fernandez, M., Geller, G. N., Keil, P., Merow, C., Meyer, C., Muller-Karger, F. E., Pereira, H. M., Regan, E. C., Schmeller, D. S., & Turak, E. (2019). Essential biodiversity variables for mapping and monitoring species populations. *Nature Ecology & Evolution*, 3(4), 539–551. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0826-1>

- Johann, F., Handschuh, M., Linderoth, P., Dormann, C. F., & Arnold, J. (2020). Adaptation of wild boar (*Sus scrofa*) activity in a human-dominated landscape. *BMC Ecology*, *20*(1), 1–14. <https://doi.org/10.1186/s12898-019-0271-7>
- Johnson, A. R., Wiens, J. A., Milne, B. T., & Crist, T. O. (1992). Animal movements and population dynamics in heterogeneous landscapes. *Landscape Ecology*, *7*(1), 63–75. <https://doi.org/10.1007/BF02573958>
- Johnson, C. J., Seip, D. R., & Boyce, M. S. (2004). A quantitative approach to conservation planning: Using resource selection functions to map the distribution of mountain caribou at multiple spatial scales. *Journal of Applied Ecology*, *41*(2), 238–251. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8901.2004.00899.x>
- Johnson, C. J., & St-Laurent, M.-H. (2011). Unifying Framework for Understanding Impacts of Human Developments on Wildlife. In D. E. Naugle (Ed.), *Energy Development and Wildlife Conservation in Western North America* (pp. 27–54). Island Press/Center for Resource Economics. https://doi.org/10.5822/978-1-61091-022-4_3
- Johnson, C. N., Balmford, A., Brook, B. W., Buettel, J. C., Galetti, M., Guangchun, L., & Wilmshurst, J. M. (2017). Biodiversity losses and conservation responses in the Anthropocene. *Science*, *356*(6335), 270–275. <https://doi.org/10.1126/science.aam9317>
- Johnson, D. D. P., Macdonald, D. W., Newman, C., & Morecroft, M. D. (2001). Group size versus territory size in group-living badgers: A large-sample field test of the Resource Dispersion Hypothesis. *Oikos*, *95*(2), 265–274. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2001.950208.x>
- Johnson, D. H. (1980). The Comparison of Usage and Availability Measurements for Evaluating Resource Preference. *Ecology*, *61*(1), 65–71. <https://doi.org/10.2307/1937156>
- Jolles, J. W., King, A. J., & Killen, S. S. (2020). The Role of Individual Heterogeneity in Collective Animal Behaviour. *Trends in Ecology & Evolution*, *35*(3), 278–291. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.11.001>
- Jones, N. (2019). Ocean uproar: Saving marine life from a barrage of noise. *Nature*, *568*(7752), 158–162.
- Jonzén, N., Wilcox, C., & Possingham, H. P. (2004). Habitat Selection and Population Regulation in Temporally Fluctuating Environments. *The American Naturalist*, *164*(4), E103–E114. <https://doi.org/10.1086/424532>
- Kays, R., Crofoot, M. C., Jetz, W., & Wikelski, M. (2015). Terrestrial animal tracking as an eye on life and planet. *Science*, *348*(6240), aaa2478. <https://doi.org/10.1126/science.aaa2478>

- Keenan, R. J., Reams, G. A., Achard, F., de Freitas, J. V., Grainger, A., & Lindquist, E. (2015). Dynamics of global forest area: Results from the FAO Global Forest Resources Assessment 2015. *Forest Ecology and Management*, 352, 9–20. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.06.014>
- Kelley, J. L., Morrell, L. J., Inskip, C., Krause, J., & Croft, D. P. (2011). Predation Risk Shapes Social Networks in Fission-Fusion Populations. *PLOS ONE*, 6(8), e24280. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0024280>
- Kelt, D. A., & Van Vuren, D. H. (2001). The Ecology and Macroecology of Mammalian Home Range Area. *The American Naturalist*, 157(6), 637–645. <https://doi.org/10.1086/320621>
- Kerth, G., Ebert, C., & Schmidtke, C. (2006). Group decision making in fission–fusion societies: Evidence from two-field experiments in Bechstein’s bats. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1602), 2785–2790. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3647>
- Kéry, M. (2010). Introduction to WinBUGS for Ecologists: A Bayesian Approach to Regression, ANOVA, Mixed Models and Related Analyses. *Elsevier*.
- Kie, J. G., Ager, A. A., & Bowyer, R. T. (2005). Landscape-level movements of North American elk (*Cervus elaphus*): Effects of habitat patch structure and topography. *Landscape Ecology*, 20(3), 289–300. <https://doi.org/10.1007/s10980-005-3165-3>
- Kie, John G. (1999). Optimal Foraging and Risk of Predation: Effects on Behavior and Social Structure in Ungulates. *Journal of Mammalogy*, 80(4), 1114–1129. <https://doi.org/10.2307/1383163>
- Kie, John G., & Czech, B. (2000). Mule and black-tailed deer. *Ecology and Management of Large Mammals in North America*. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey, USA, 629–657.
- Kie, John G., Matthiopoulos, J., Fieberg, J., Powell, R. A., Cagnacci, F., Mitchell, M. S., Gaillard, J.-M., & Moorcroft, P. R. (2010). The home-range concept: Are traditional estimators still relevant with modern telemetry technology? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 365(1550), 2221–2231. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0093>
- Kilpatrick, H. J., Labonte, A. M., & Barclay, J. S. (2011). Effects of landscape and land-ownership patterns on deer movements in a suburban community. *Wildlife Society Bulletin*, 35(3), 227–234. <https://doi.org/10.1002/wsb.48>

- Koolhaas, J. M., de Boer, S. F., Coppens, C. M., & Buwalda, B. (2010). Neuroendocrinology of coping styles: Towards understanding the biology of individual variation. *Frontiers in Neuroendocrinology*, 31(3), 307–321. <https://doi.org/10.1016/j.yfrne.2010.04.001>
- Koolhaas, J. M., Korte, S. M., De Boer, S. F., Van Der Vegt, B. J., Van Reenen, C. G., Hopster, H., De Jong, I. C., Ruis, M. A. W., & Blokhuis, H. J. (1999). Coping styles in animals: Current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 23(7), 925–935. [https://doi.org/10.1016/S0149-7634\(99\)00026-3](https://doi.org/10.1016/S0149-7634(99)00026-3)
- Kotler, B. P. (1997). Patch Use by Gerbils in a Risky Environment: Manipulating Food and Safety to Test Four Models. *Oikos*, 78(2), 274–282. <https://doi.org/10.2307/3546294>
- Krasińska, Małgorzata, & Krasiński, Z. A. (1995). Composition, group size, and spatial distribution of European bison bulls in Białowieża Forest. *Acta Theriologica*, 40, 1–21. <https://doi.org/10.4098/AT.arch.95-1>
- Krasińska, Małgorzata, Krasiński, Z. A., Bunevich, A. N., & others. (2000). Factors affecting the variability in home range size and distribution in European bison in the Polish and Belarussian parts of the Białowieża Forest. *Acta Theriologica*, 45(3), 321–334.
- Krause, J., & Ruxton, G. D. (2002). *Living in Groups*. OUP Oxford.
- Kuemmerle, T., Levers, C., Erb, K., Estel, S., Jepsen, M. R., Müller, D., Plutzer, C., Stürck, J., Verkerk, P. J., Verburg, P. H., & Reenberg, A. (2016). Hotspots of land use change in Europe. *Environmental Research Letters*, 11(6), 064020. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/11/6/064020>
- Kummer, H. (1971). *Primate societies: Group techniques of ecological adaptation* (Aldine Transaction.).
- Laca, E. A., Sokolow, S., Galli, J. R., & Cangiano, C. A. (2010). Allometry and spatial scales of foraging in mammalian herbivores. *Ecology Letters*, 13(3), 311–320. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01423.x>
- Ladle, A., Avgar, T., Wheatley, M., & Boyce, M. S. (2017). Predictive modelling of ecological patterns along linear-feature networks. *Methods in Ecology and Evolution*, 8(3), 329–338. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12660>
- Ladle, A., Avgar, T., Wheatley, M., Stenhouse, G. B., Nielsen, S. E., & Boyce, M. S. (2019). Grizzly bear response to spatio-temporal variability in human recreational activity. *Journal of Applied Ecology*, 56(2), 375–386. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13277>
- Lamberti, P., Mauri, L., Merli, E., Dusi, S., & Apollonio, M. (2006). Use of space and habitat selection by roe deer *Capreolus capreolus* in a Mediterranean coastal area: How does

- woods landscape affect home range? *Journal of Ethology*, 24(2), 181–188. <https://doi.org/10.1007/s10164-005-0179-x>
- Larson, C. L., Reed, S. E., Merenlender, A. M., & Crooks, K. R. (2016). Effects of Recreation on Animals Revealed as Widespread through a Global Systematic Review. *PLOS ONE*, 11(12), e0167259. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0167259>
- Laundré, J. W., Hernández, L., & Altendorf, K. B. (2001). Wolves, elk, and bison: Reestablishing the “landscape of fear” in Yellowstone National Park, U.S.A. *Canadian Journal of Zoology*. <https://doi.org/10.1139/z01-094>
- Laundre, J. W., Hernandez, L., & Ripple, W. J. (2010). The Landscape of Fear: Ecological Implications of Being Afraid. *The Open Ecology Journal*, 3(1). <https://benthamopen.com/ABSTRACT/TOECOLJ-3-3-1>
- Laurian, C., Dussault, C., Ouellet, J.-P., Courtois, R., Poulin, M., & Breton, L. (2008a). Behavior of Moose Relative to a Road Network. *The Journal of Wildlife Management*, 72(7), 1550–1557. <https://doi.org/10.2193/2008-063>
- Laurian, C., Dussault, C., Ouellet, J.-P., Courtois, R., Poulin, M., & Breton, L. (2008b). Behavioral Adaptations of Moose to Roadside Salt Pools. *Journal of Wildlife Management*, 72(5), 1094–1100. <https://doi.org/10.2193/2007-504>
- Laver, P. N., & Kelly, M. J. (2008). A Critical Review of Home Range Studies. *Journal of Wildlife Management*, 72(1), 290–298. <https://doi.org/10.2193/2005-589>
- Le Pendu, Y., Maublanc, M.-L., Briedermann, L., & Dubois, M. (1996). Spatial structure and activity in groups of mediterranean mouflon (*Ovis gmelini*): A comparative study. *Applied Animal Behaviour Science*, 46(3), 201–216. [https://doi.org/10.1016/0168-1591\(95\)00660-5](https://doi.org/10.1016/0168-1591(95)00660-5)
- Leach, R., & Edge, W. (1994). Summer Home-Range and Habitat Selection by White-Tailed Deer in the Swan-Valley, Montana. *Northwest Science*, 68(1), 31–36.
- Leblond, M., Dussault, C., & Ouellet, J.-P. (2010). What drives fine-scale movements of large herbivores? A case study using moose. *Ecography*, 33(6), 1102–1112. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.06104.x>
- Leclerc, M., Vander Wal, E., Zedrosser, A., Swenson, J. E., Kindberg, J., & Pelletier, F. (2016). Quantifying consistent individual differences in habitat selection. *Oecologia*. <https://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=US201600086272>
- Lee, M. A., Davies, L., & Power, S. A. (2012). Effects of roads on adjacent plant community composition and ecosystem function: An example from three calcareous ecosystems. *Environmental Pollution*, 163, 273–280. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2011.12.038>

- Lehmann, J., Korstjens, A. H., & Dunbar, R. I. M. (2007). Fission-fusion social systems as a strategy for coping with ecological constraints: A primate case. *Evolutionary Ecology*. <https://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=US201300800202>
- Lesmerises, F., Dussault, C., & St-Laurent, M.-H. (2012). Wolf habitat selection is shaped by human activities in a highly managed boreal forest. *Forest Ecology and Management*, 276, 125–131. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.03.025>
- Lesmerises, F., Johnson, C. J., & St-Laurent, M.-H. (2018). Landscape knowledge is an important driver of the fission dynamics of an alpine ungulate. *Animal Behaviour*, 140, 39–47. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2018.03.014>
- Lewis, J. S., Wartzok, D., & Heithaus, M. R. (2011). Highly dynamic fission–fusion species can exhibit leadership when traveling. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(5), 1061–1069. <https://doi.org/10.1007/s00265-010-1113-y>
- Liberg, O., Bergström, R., Andersen, R., & Putman, R. (2010). European ungulates and their management in the 21 st century. In *European ungulates and their management in the 21 st century* (pp. 37–70).
- Liberg, O., Johansson, A., Andersen, R., & Linnell, J. D. C. (1998). Mating system, mating tactics and the function of male territoriality in roe deer. In *The European roe deer: The bio/ogy of success*. (Scandinavian University Press, pp. 221–256).
- Lima, S. L., & Bednekoff, P. A. (1999). Temporal Variation in Danger Drives Antipredator Behavior: The Predation Risk Allocation Hypothesis. *The American Naturalist*, 153(6), 649–659. <https://doi.org/10.1086/303202>
- Lima, S. L., & Dill, L. M. (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation: A review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*. <https://doi.org/10.1139/z90-092>
- Lincoln, G. A., & Tyler, N. J. C. (1994). Role of gonadal hormones in the regulation of the seasonal antler cycle in female reindeer, Rangifer tarandus. *Reproduction*, 101(1), 129–138. <https://doi.org/10.1530/jrf.0.1010129>
- Linnell, J. D. C., & Zacos, F. E. (2010). Status and distribution patterns of European ungulates: Genetics, population history and conservation. *Ungulate Management in Europe: Problems and Practices*, 12–53.
- Linnell, John D. C., Cretois, B., Nilsen, E. B., Rolandsen, C. M., Solberg, E. J., Veiberg, V., Kaczensky, P., Van Moorter, B., Panzacchi, M., Rauset, G. R., & Kaltenborn, B. (2020). The challenges and opportunities of coexisting with wild ungulates in the human-dominated landscapes of Europe’s Anthropocene. *Biological Conservation*, 244, 108500. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108500>

- Linnell, John D. C., Kaczensky, P., Wotschikowsky, U., Lescureux, N., & Boitani, L. (2015). Framing the relationship between people and nature in the context of European conservation. *Conservation Biology*, 29(4), 978–985. <https://doi.org/10.1111/cobi.12534>
- Loe, L. E., Bonenfant, C., Mysterud, A., Severinsen, T., Øritsland, N. A., Langvatn, R., Stien, A., Irvine, R. J., & Stenseth, N. Chr. (2007). Activity pattern of arctic reindeer in a predator-free environment: No need to keep a daily rhythm. *Oecologia*, 152(4), 617–624. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0681-7>
- Loison, A., Darmon, G., Cassar, S., Jullien, J. M., & Maillard, D. (2008). Age- and sex-specific settlement patterns of chamois (*Rupicapra rupicapra*) offspring. *Canadian Journal of Zoology*, 86(6), 588–593. <https://doi.org/10.1139/Z08-031>
- Loison, A., Toïgo, C., & Gaillard, J.-M. (2003). Large Herbivores in European Alpine Ecosystems: Current Status and Challenges for the Future. In L. Nagy, G. Grabherr, C. Körner, & D. B. A. Thompson (Eds.), *Alpine Biodiversity in Europe* (pp. 351–366). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-642-18967-8_21
- Loison, Anne, Gaillard, J.-M., Pélabon, C., & Yoccoz, N. G. (1999). What factors shape sexual size dimorphism in ungulates? *Evolutionary Ecology Research*, 1(5), 611–633.
- Loison, Anne, Jullien, J.-M., & Menaut, P. (1999). Subpopulation Structure and Dispersal in Two Populations of Chamois. *Journal of Mammalogy*, 80(2), 620–632. <https://doi.org/10.2307/1383306>
- Long, E. S., Diefenbach, D. R., Wallingford, B. D., & Rosenberry, C. S. (2010). Influence of Roads, Rivers, and Mountains on Natal Dispersal of White-Tailed Deer. *The Journal of Wildlife Management*, 74(6), 1242–1249. <https://doi.org/10.1111/j.1937-2817.2010.tb01244.x>
- Lovari, S. (2018). *Cervus elaphus*. *The IUCN Red List of Threatened Species*.
- Lukas, D., & Clutton-Brock, T. (2018). Social complexity and kinship in animal societies. *Ecology Letters*, 21(8), 1129–1134. <https://doi.org/10.1111/ele.13079>
- Lusseau, D., Wilson, B., Hammond, P. S., Grellier, K., Durban, J. W., Parsons, K. M., Barton, T. R., & Thompson, P. M. (2006). Quantifying the influence of sociality on population structure in bottlenose dolphins. *Journal of Animal Ecology*, 75(1), 14–24. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2005.01013.x>
- Mabille, G., Dussault, C., Ouellet, J.-P., & Laurian, C. (2012). Linking trade-offs in habitat selection with the occurrence of functional responses for moose living in two nearby study areas. *Oecologia*, 170(4), 965–977. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2382-0>

- MacArthur, R. A., Geist, V., & Johnston, R. H. (1982). Cardiac and Behavioral Responses of Mountain Sheep to Human Disturbance. *The Journal of Wildlife Management*, 46(2), 351–358. <https://doi.org/10.2307/3808646>
- MacArthur, R. A., Johnston, R. H., & Geist, V. (1979). Factors influencing heart rate in free-ranging bighorn sheep: A physiological approach to the study of wildlife harassment. *Canadian Journal of Zoology*. <https://doi.org/10.1139/z79-265>
- MacDonald, D., Crabtree, J. R., Wiesinger, G., Dax, T., Stamou, N., Fleury, P., Lazpita, J. G., & Gibon, A. (2000). Agricultural abandonment in mountain areas of Europe: Environmental consequences and policy response. *Journal of Environmental Management*, 1(59), 47–69. <https://doi.org/10.1006/jema.1999.0335>
- Mackinnon, C., Moore, L., & Brooks, R. (2005). *Why Did the Reptile Cross the Road? Landscape Factors Associated with Road Mortality of Snakes and Turtles in the South Eastern Georgian Bay area*.
- Magnusson, M. (2010). *Population and management models for the Swedish wild boar (Sus scrofa)*.
- Mahaney, W. C. (1987). Behaviour of the African buffalo on Mount Kenya. *African Journal of Ecology*, 25(3), 199–202. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.1987.tb01107.x>
- Makin, D. F., Chamaillé-Jammes, S., & Shrader, A. M. (2017). Herbivores employ a suite of antipredator behaviours to minimize risk from ambush and cursorial predators. *Animal Behaviour*, 127, 225–231. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.03.024>
- Malagnino, A., Marchand, P., Garel, M., Cargnelutti, B., Itty, C., Chaval, Y., Hewison, A. J. M., Loison, A., & Morellet, N. (2021). Do reproductive constraints or experience drive age-dependent space use in two large herbivores? *Animal Behaviour*.
- Manenti, R., Mori, E., Di Canio, V., Mercurio, S., Picone, M., Caffi, M., Brambilla, M., Ficetola, G. F., & Rubolini, D. (2020). The good, the bad and the ugly of COVID-19 lockdown effects on wildlife conservation: Insights from the first European locked down country. *Biological Conservation*, 249, 108728. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108728>
- Manly, B. F., McDonald, L., Thomas, D. L., McDonald, T. L., & Erickson, W. P. (2007). *Resource Selection by Animals: Statistical Design and Analysis for Field Studies*. Springer Science & Business Media.
- Marchand, P. (2013). *Déterminants spatio-temporels de la sélection de l'habitat chez le mouflon méditerranéen Ovis gmelini musimon x Ovis sp* [Phdthesis, Université de Grenoble]. <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-01552827>

- Marchand, P., Freycon, P., Herbaux, J.-P., Game, Y., Toïgo, C., Gilot-Fromont, E., Rossi, S., & Hars, J. (2017). Sociospatial structure explains marked variation in brucellosis seroprevalence in an Alpine ibex population. *Scientific Reports*, 7(1), 15592. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-15803-w>
- Marchand, P., Garel, M., Bourgoïn, G., Dubray, D., Maillard, D., & Loison, A. (2014). Impacts of tourism and hunting on a large herbivore's spatio-temporal behavior in and around a French protected area. *Biological Conservation*, 177, 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.05.022>
- Marchand, P., Garel, M., Bourgoïn, G., Dubray, D., Maillard, D., & Loison, A. (2015a). Sex-specific adjustments in habitat selection contribute to buffer mouflon against summer conditions. *Behavioral Ecology*, 26(2), 472–482. <https://doi.org/10.1093/beheco/aru212>
- Marchand, P., Garel, M., Bourgoïn, G., Dubray, D., Maillard, D., & Loison, A. (2015b). Coupling scale-specific habitat selection and activity reveals sex-specific food/cover trade-offs in a large herbivore. *Animal Behaviour*, 102, 169–187. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.01.011>
- Marchand, P., Garel, M., Bourgoïn, G., Duparc, A., Dubray, D., Maillard, D., & Loison, A. (2017). Combining familiarity and landscape features helps break down the barriers between movements and home ranges in a non-territorial large herbivore. *Journal of Animal Ecology*, 86, 371–383.
- Marchand, P., Garel, M., Bourgoïn, G., Michel, P., Maillard, D., & Loison, A. (2014). Habitat-related variation in carcass mass of a large herbivore revealed by combining hunting and GPS data. *The Journal of Wildlife Management*, 78(4), 657–670. <https://doi.org/10.1002/jwmg.709>
- Marchand, P., Redjadj, C., Garel, M., Cugnasse, J.-M., Maillard, D., & Loison, A. (2013). Are mouflon *Ovis gmelini musimon* really grazers? A review of variation in diet composition. *Mammal Review*, 43(4), 275–291. <https://doi.org/10.1111/mam.12000>
- Marsh, K. J., Moore, B. D., Wallis, I. R., & Foley, W. J. (2014). Feeding rates of a mammalian browser confirm the predictions of a “foodscape” model of its habitat. *Feeding Rates of a Mammalian Browser Confirm the Predictions of a “foodscape” Model of Its Habitat*, 174(3), 873–882.
- Martin, C., Pastoret, P.-P., Brochier, B., Humblet, M.-F., & Saegerman, C. (2011). A survey of the transmission of infectious diseases/infections between wild and domestic ungulates in Europe. *Veterinary Research*, 42(1), 1–16. <https://doi.org/10.1186/1297-9716-42-70>

- Martin, J., Moorter, B. van, Revilla, E., Blanchard, P., Dray, S., Quenette, P.-Y., Allainé, D., & Swenson, J. E. (2013). Reciprocal modulation of internal and external factors determines individual movements. *Journal of Animal Ecology*, 82(2), 290–300. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2012.02038.x>
- Martin, J.-L., Chamaillé-Jammes, S., & Waller, D. M. (2020). Deer, wolves, and people: Costs, benefits and challenges of living together. *Biological Reviews*, 95(3), 782–801. <https://doi.org/10.1111/brv.12587>
- Martinetto, K., Cugnasse, J. M., & Gilbert, Y. (1998). La cohabitation du Mouflon méditerranéen *Ovis gmelini musimon* x *Ovis* sp. Et des touristes dans le massif du Caroux-Espinouse (Hérault). *Gibier Faune Sauvage, Game Wild*, 15, 905–919.
- Martínez, J. G., Carranza, J., Fernández-García, J. L., & Sánchez-Prieto, C. B. (2002). Genetic Variation of Red Deer Populations under Hunting Exploitation in Southwestern Spain. *The Journal of Wildlife Management*, 66(4), 1273–1282. <https://doi.org/10.2307/3802960>
- Massé, A., & Côté, S. D. (2012). Linking habitat heterogeneity to space use by large herbivores at multiple scales: From habitat mosaics to forest canopy openings. *Forest Ecology and Management*, 285, 67–76. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.07.039>
- Massei, G., Kindberg, J., Licoppe, A., Gačić, D., Šprem, N., Kamler, J., Baubet, E., Hohmann, U., Monaco, A., Ozoliņš, J., Cellina, S., Podgórski, T., Fonseca, C., Markov, N., Pokorný, B., Rosell, C., & Náhlik, A. (2015). Wild boar populations up, numbers of hunters down? A review of trends and implications for Europe. *Pest Management Science*, 4(71), 492–500. <https://doi.org/10.1002/ps.3965>
- Matson, P. A., Parton, W. J., Power, A. G., & Swift, M. J. (1997). Agricultural Intensification and Ecosystem Properties. *Science*, 277(5325), 504–509. <https://doi.org/10.1126/science.277.5325.504>
- Matthiopoulos, J., Field, C., & MacLeod, R. (2019). Predicting population change from models based on habitat availability and utilization. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286(1901), 20182911. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.2911>
- Mattioli, S., Fico, R., Lorenzini, R., & Nobili, G. (2003). Mesola red deer: Physical characteristics, population dynamics and conservation perspectives. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, 14(1–2).
- Maudet, C., Miller, C., Bassano, B., Breitenmoser-Würsten, C., Gauthier, D., Obexer-Ruff, G., Michallet, J., Taberlet, P., & Luikart, G. (2002). Microsatellite DNA and recent statistical methods in wildlife conservation management: Applications in Alpine ibex

- [*Capra ibex* (*ibex*)]. *Molecular Ecology*, 11(3), 421–436. <https://doi.org/10.1046/j.0962-1083.2001.01451.x>
- McArthur, C., Banks, P. B., Boonstra, R., & Forbey, J. S. (2014). The dilemma of foraging herbivores: Dealing with food and fear. *Oecologia*, 176(3), 677–689. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-3076-6>
- McFarland, R., & Majolo, B. (2013). Coping with the cold: Predictors of survival in wild Barbary macaques, *Macaca sylvanus*. *Biology Letters*, 9(4), 20130428. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2013.0428>
- McGarigal, K., & Marks, B. J. (1995). Spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. *Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-351. US Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station*, 1–122.
- McLoughlin, P. D., Boyce, M. S., Coulson, T., & Clutton-Brock, T. (2006). Lifetime reproductive success and density-dependent, multi-variable resource selection. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1593), 1449–1454. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3486>
- McLoughlin, P. D., & Ferguson, S. H. (2000). A hierarchical pattern of limiting factors helps explain variation in home range size. *Écoscience*, 7(2), 123–130. <https://doi.org/10.1080/11956860.2000.11682580>
- McLoughlin, P. D., Ferguson, S. H., & Messier, F. (2000). Intraspecific Variation in Home Range Overlap with Habitat Quality: A Comparison among Brown Bear Populations. *Evolutionary Ecology*, 14(1), 39–60. <https://doi.org/10.1023/A:1011019031766>
- McNab, B. K. (1963). Bioenergetics and the Determination of Home Range Size. *The American Naturalist*, 97(894), 133–140. <https://doi.org/10.1086/282264>
- Melis, C., Selva, N., Teurlings, I., Skarpe, C., Linnell, J. D. C., & Andersen, R. (2007). Soil and vegetation nutrient response to bison carcasses in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Ecological Research*, 22(5), 807–813. <https://doi.org/10.1007/s11284-006-0321-4>
- Melis, C., Teurlings, I., Linnell, J. D. C., Andersen, R., & Bordoni, A. (2004). Influence of a deer carcass on Coleopteran diversity in a Scandinavian boreal forest: A preliminary study. *European Journal of Wildlife Research*, 50(3), 146–149. <https://doi.org/10.1007/s10344-004-0051-2>
- Menge, B. A. (2002). *Food Webs at the Landscape Level*.
- Menge, B. A., & Olson, A. M. (1990). Role of scale and environmental factors in regulation of community structure. *Trends in Ecology & Evolution*, 5(2), 52–57. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(90\)90048-1](https://doi.org/10.1016/0169-5347(90)90048-1)

- Merkle, J. A., Sigaud, M., & Fortin, D. (2015). To follow or not? How animals in fusion–fission societies handle conflicting information during group decision-making. *Ecology Letters*, *18*(8), 799–806. <https://doi.org/10.1111/ele.12457>
- Meyer, C. B., & Thuiller, W. (2006). Accuracy of resource selection functions across spatial scales. *Diversity and Distributions*, *12*(3), 288–297. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2006.00241.x>
- Miller, F. (2003). Caribou–Rangifer tarandus. Wild Mammals of North America: Biology, Management, and Conservation. *The Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD.*
- G. Samelius et al. Ostfeld, RS & Keesing, F.(2000) Pulsed Resources and Community Dynamics of Consumers in Terrestrial Ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, *15*, 232–237.
- Milner-Gulland, E. J., & Bennett, E. L. (2003). Wild meat: The bigger picture. *Trends in Ecology & Evolution*, *18*(7), 351–357. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00123-X](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00123-X)
- Mishra, H., & Wemmer, C. (1987). The comparative breeding ecology of four cervids in Royal Chitwan National Park. Biology and management of the Cervida. *Research Symposia of the National Zoological Park. Smithsonian Institution Press, Washington DC.*
- Miura, S. (1981). *Social behaviour of the axis deer during the dry season in Guindy Sanctuary, Madras.*
- Mladenoff, D. J., Sickley, T. A., Haight, R. G., & Wydeven, A. P. (1995). A Regional Landscape Analysis and Prediction of Favorable Gray Wolf Habitat in the Northern Great Lakes Region. *Conservation Biology*, *9*(2), 279–294. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1995.9020279.x>
- Mobæk, R., Mysterud, A., Loe, L. E., Holand, Ø., & Austrheim, G. (2009). Density dependent and temporal variability in habitat selection by a large herbivore; an experimental approach. *Oikos*, *118*(2), 209–218. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2008.16935.x>
- Moe, S. R., & Wegge, P. (1994). Spacing behaviour and habitat use of axis deer (*Axis axis*) in lowland Nepal. *Canadian Journal of Zoology*, *72*(10), 1735–1744. <https://doi.org/10.1139/z94-234>
- Moe, S. R., & Wegge, P. (1997). The effects of cutting and burning on grass quality and axis deer (*Axis axis*) use of grassland in lowland Nepal. *Journal of Tropical Ecology*, *13*(2), 279–292. <https://doi.org/10.1017/S0266467400010452>
- Mokross, K., Ryder, T. B., Côrtes, M. C., Wolfe, J. D., & Stouffer, P. C. (2014). Decay of interspecific avian flock networks along a disturbance gradient in Amazonia.

- Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1776), 20132599.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2599>
- Molvar, E. M., & Bowyer, R. T. (1994). Costs and Benefits of Group Living in a Recently Social Ungulate: The Alaskan Moose. *Journal of Mammalogy*, 75(3), 621–630.
<https://doi.org/10.2307/1382509>
- Monastersky, R. (2014). Biodiversity: Life -- a status report. *Nature News*, 516(7530), 158.
<https://doi.org/10.1038/516158a>
- Monestier, C., Morellet, N., Gaillard, J.-M., Cargnelutti, B., Vanpé, C., & Hewison, A. J. M. (2015). Is a proactive mum a good mum? A mother's coping style influences early fawn survival in roe deer. *Behavioral Ecology*, 26(5), 1395–1403.
<https://doi.org/10.1093/beheco/arv087>
- Montgomery, R. A., Roloff, G. J., & Millspaugh, J. J. (2012). Importance of visibility when evaluating animal response to roads. *Wildlife Biology*, 18(4), 393–405.
<https://doi.org/10.2981/11-123>
- Mooring, M. S., Fitzpatrick, T. A., Nishihira, T. T., & Reisig, D. D. (2004). Vigilance, Predation Risk, and the Allee Effect in Desert Bighorn Sheep. *The Journal of Wildlife Management*, 68(3), 519–532. [https://doi.org/10.2193/0022-541X\(2004\)068\[0519:VPRATA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0022-541X(2004)068[0519:VPRATA]2.0.CO;2)
- Morales, J. M., Moorcroft, P. R., Matthiopoulos, J., Frair, J. L., Kie, J. G., Powell, R. A., Merrill, E. H., & Haydon, D. T. (2010). Building the bridge between animal movement and population dynamics. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 365(1550), 2289–2301. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0082>
- Moran, E. V., Hartig, F., & Bell, D. M. (2016). Intraspecific trait variation across scales: Implications for understanding global change responses. *Global Change Biology*, 22(1), 137–150. <https://doi.org/10.1111/gcb.13000>
- Morellet, N., Bonenfant, C., Börger, L., Ossi, F., Cagnacci, F., Heurich, M., Kjellander, P., Linnell, J. D. C., Nicoloso, S., Sustr, P., Urbano, F., & Mysterud, A. (2013). Seasonality, weather and climate affect home range size in roe deer across a wide latitudinal gradient within Europe. *Journal of Animal Ecology*, 82(6), 1326–1339.
<https://doi.org/10.1111/1365-2656.12105>
- Morellet, N., Gaillard, J.-M., Hewison, A. J. M., Ballon, P., Boscardin, Y., Duncan, P., Klein, F., & Maillard, D. (2007). Indicators of ecological change: New tools for managing populations of large herbivores. *Journal of Applied Ecology*, 44(3), 634–643.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01307.x>

- Morellet, N., Van Moorter, B., Cargnelutti, B., Angibault, J.-M., Lourtet, B., Merlet, J., Ladet, S., & Hewison, A. J. M. (2011). Landscape composition influences roe deer habitat selection at both home range and landscape scales. *Landscape Ecology*, *26*(7), 999–1010. <https://doi.org/10.1007/s10980-011-9624-0>
- Mould, E. (1979). Seasonal movement related to habitat of moose along the Colville river, Alaska. *SEASONAL MOVEMENT RELATED TO HABITAT OF MOOSE ALONG THE COLVILLE RIVER, ALASKA*.
- Mueller, T., & Fagan, W. F. (2008). Search and navigation in dynamic environments – from individual behaviors to population distributions. *Oikos*, *117*(5), 654–664. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2008.16291.x>
- Mueller, T., Olson, K. A., Dressler, G., Leimgruber, P., Fuller, T. K., Nicolson, C., Novaro, A. J., Bolgeri, M. J., Wattles, D., DeStefano, S., Calabrese, J. M., & Fagan, W. F. (2011). How landscape dynamics link individual- to population-level movement patterns: A multispecies comparison of ungulate relocation data. *Global Ecology and Biogeography*, *20*(5), 683–694. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00638.x>
- Muhly, T. B., Semeniuk, C., Massolo, A., Hickman, L., & Musiani, M. (2011). Human Activity Helps Prey Win the Predator-Prey Space Race. *PLOS ONE*, *6*(3), e17050. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0017050>
- Myers, R. A., & Worm, B. (2003). Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nature*, *423*(6937), 280–283. <https://doi.org/10.1038/nature01610>
- Mysterud, A., & Ims, R. A. (1998). Functional Responses in Habitat Use: Availability Influences Relative Use in Trade-Off Situations. *Ecology*, *79*(4), 1435–1441. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079\[1435:FRIHUA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[1435:FRIHUA]2.0.CO;2)
- Mysterud, A., Langvatn, R., Yoccoz, N. G., & Stenseth, N. Chr. (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*(6), 915–923. JSTOR.
- Mysterud, A., & Østbye, E. (1999). Cover as a Habitat Element for Temperate Ungulates: Effects on Habitat Selection and Demography. *Wildlife Society Bulletin (1973-2006)*, *27*(2), 385–394. JSTOR.
- Mysterud, A., Pérez-Barbería, F. J., & Gordon, I. J. (2001). The effect of season, sex and feeding style on home range area versus body mass scaling in temperate ruminants. *Oecologia*, *127*(1), 30–39. <https://doi.org/10.1007/s004420000562>
- Naidoo, R., Preez, P. D., Stuart-Hill, G., Chris Weaver, L., Jago, M., & Wegmann, M. (2012). Factors affecting intraspecific variation in home range size of a large African

- herbivore. *Landscape Ecology*, 27(10), 1523–1534. <https://doi.org/10.1007/s10980-012-9807-3>
- Nakagawa, S., & Schielzeth, H. (2013). A general and simple method for obtaining R² from generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(2), 133–142. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210x.2012.00261.x>
- Nams, V. (2005). Using animal movement paths to measure response to spatial scale. *Oecologia*, 143(2), 179–188. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1804-z>
- Nathan, R., Getz, W. M., Revilla, E., Holyoak, M., Kadmon, R., Saltz, D., & Smouse, P. E. (2008). A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(49), 19052–19059. <https://doi.org/10.1073/pnas.0800375105>
- Naughton-Treves, L. (1998). Predicting patterns of crop damage by wildlife around Kibale National Park, Uganda. *Conservation Biology*, 12(1), 156–168. Scopus. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1998.96346.x>
- Nesti, I., Posillico, M., & Lovari, S. (2010). Ranging behaviour and habitat selection of Alpine chamois. *Ethology Ecology & Evolution*, 22(3), 215–231. <https://doi.org/10.1080/03949370.2010.502316>
- Neuhaus, P., & Ruckstuhl, K. E. (2002). Foraging behaviour in Alpine ibex (*Capra ibex*): Consequences of reproductive status, body size, age and sex. *Ethology Ecology & Evolution*, 14(4), 373–381. <https://doi.org/10.1080/08927014.2002.9522738>
- Nicholson, M. C., Bowyer, R. T., & Kie, J. G. (1997). Habitat Selection and Survival of Mule Deer: Tradeoffs Associated with Migration. *Journal of Mammalogy*, 78(2), 483–504. <https://doi.org/10.2307/1382900>
- Nilsen, E. B., Linnell, J. D. C., & Andersen, R. (2004). Individual Access to Preferred Habitat Affects Fitness Components in Female Roe Deer *Capreolus capreolus*. *Journal of Animal Ecology*, 73(1), 44–50.
- Nisbet, I. C. T. (2000). Disturbance, Habituation, and Management of Waterbird Colonies. *Waterbirds: The International Journal of Waterbird Biology*, 23(2), 312–332.
- Nudds, T. D., & Ankney, D. (1982). Ecological correlates of territory and home range size in North American dabbling ducks. *Wildfowl*, 33(33), 58–62–62.
- Ofstad, Endre Grüner, Herfindal, I., Solberg, E. J., & Sæther, B.-E. (2016). Home ranges, habitat and body mass: Simple correlates of home range size in ungulates. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1845), 20161234. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1234>

- Ohashi, H., Saito, M., Horie, R., Tsunoda, H., Noba, H., Ishii, H., Kuwabara, T., Hiroshige, Y., Koike, S., Hoshino, Y., Toda, H., & Kaji, K. (2013). Differences in the activity pattern of the wild boar *Sus scrofa* related to human disturbance. *European Journal of Wildlife Research*, *59*(2), 167–177. <https://doi.org/10.1007/s10344-012-0661-z>
- Olden, J. D., Schooley, R. L., Monroe, J. B., & Poff, N. L. (2004). Context-Dependent Perceptual Ranges and Their Relevance to Animal Movements in Landscapes. *Journal of Animal Ecology*, *73*(6), 1190–1194.
- Oloff, H., Ritchie, M. E., & Prins, H. H. T. (2002). Global environmental controls of diversity in large herbivores. *Nature*, *415*(6874), 901–904. <https://doi.org/10.1038/415901a>
- Ouithavon, K., Bhumpakphan, N., Denduangboripant, J., Siriaronrat, B., Trakulnaleamsai, S., & others. (2009). An Analysis of the Phylogenetic Relationship of Thai Cervids Inferred from Nucleotide Sequences of Protein Kinase C Iota (PRKCI) Intron. *Kasetsart Journal, Natural Sciences*, *43*(4), 709–719.
- Owen-Smith, N., Fryxell, J. M., & Merrill, E. H. (2010). Foraging theory upscaled: The behavioural ecology of herbivore movement. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *365*(1550), 2267–2278. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0095>
- Owen-Smith, R. N. (1988). *Megaherbivores: The influence of very large body size on ecology*. Cambridge university press.
- Panzacchi, M., Van Moorter, B., Strand, O., Saerens, M., Kivimäki, I., St. Clair, C. C., Herfindal, I., & Boitani, L. (2016). Predicting the continuum between corridors and barriers to animal movements using Step Selection Functions and Randomized Shortest Paths. *Journal of Animal Ecology*, *85*(1), 32–42. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12386>
- Parker, K. L., Gillingham, M. P., Hanley, T. A., & Robbins, C. T. (1996). Foraging efficiency: Energy expenditure versus energy gain in free-ranging black-tailed deer. *Canadian Journal of Zoology*, *74*(3), 442–450. <https://doi.org/10.1139/z96-051>
- Parmesan, C. (2006). Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *37*(1), 637–669. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100>
- Parra, G. J., Corkeron, P. J., & Arnold, P. (2011). Grouping and fission–fusion dynamics in Australian snubfin and Indo-Pacific humpback dolphins. *Animal Behaviour*, *82*(6), 1423–1433. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.09.027>

- Patrick, S. C., & Weimerskirch, H. (2014). Personality, Foraging and Fitness Consequences in a Long Lived Seabird. *PLOS ONE*, 9(2), e87269. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0087269>
- Pays, O., Blanchard, P., Chamaille-Jammes, S., Valeix, M., Loveridge, A. J., Macdonald, D., Periquet, S., van der Meer, E., Duncan, P., Mtare, G., & Fritz, H. (2020). Disentangling the roles of bottom-up and top-down drivers in the trade-off between food acquisition and safety in prey with multiple predators. *Functional Ecology*. <https://ora.ox.ac.uk/objects/uuid:8f09fe3c-7f36-4399-a5a8-d8de773acbdb>
- Pays, Olivier, Benhamou, S., Helder, R., & Gerard, J.-F. (2007). The dynamics of group formation in large mammalian herbivores: An analysis in the European roe deer. *Animal Behaviour*, 74(5), 1429–1441. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.02.012>
- Pays, Olivier, Fortin, D., Gassani, J., & Duchesne, J. (2012). Group Dynamics and Landscape Features Constrain the Exploration of Herds in Fusion-Fission Societies: The Case of European Roe Deer. *PLOS ONE*, 7(3), e34678. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0034678>
- Peery, M. Z. (2000). Factors Affecting Interspecies Variation in Home-range Size of Raptors. *The Auk*, 117(2), 511–517. <https://doi.org/10.1093/auk/117.2.511>
- Peignier, M., Webber, Q. M. R., Koen, E. L., Laforge, M. P., Robitaille, A. L., & Wal, E. V. (2019). Space use and social association in a gregarious ungulate: Testing the conspecific attraction and resource dispersion hypotheses. *Ecology and Evolution*, 9(9), 5133–5145. <https://doi.org/10.1002/ece3.5071>
- Pęksa, Ł., & Ciach, M. (2015). Negative effects of mass tourism on high mountain fauna: The case of the Tatra chamois *Rupicapra rupicapra tatrica*. *Oryx*, 49(3), 500–505. <https://doi.org/10.1017/S0030605313001269>
- Pérez-Barbería, F. J., Gordon, I. J., & Nores, C. (2001). Evolutionary transitions among feeding styles and habitats in ungulates. *Evolutionary Ecology Research*, 3(2), 221–230.
- Perino, A., Pereira, H. M., Navarro, L. M., Fernández, N., Bullock, J. M., Ceașu, S., Cortés-Avizanda, A., Klink, R. van, Kuemmerle, T., Lomba, A., Pe'er, G., Plieninger, T., Benayas, J. M. R., Sandom, C. J., Svenning, J.-C., & Wheeler, H. C. (2019). Rewilding complex ecosystems. *Science*, 364(6438). <https://doi.org/10.1126/science.aav5570>
- Périquet, S., Valeix, M., Loveridge, A. J., Madzikanda, H., Macdonald, D. W., & Fritz, H. (2010). Individual vigilance of African herbivores while drinking: The role of immediate predation risk and context. *Animal Behaviour*, 79(3), 665–671. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.12.016>

- Péron, G. (2019). The time frame of home-range studies: From function to utilization. *Biological Reviews*, *94*(6), 1974–1982. <https://doi.org/10.1111/brv.12545>
- Péron, G., Duparc, A., Garel, M., Marchand, P., Morellet, N., Saïd, S., & Loison, A. (2018). Circadian periodicity in space use by ungulates of temperate regions: How much, when and why? *Journal of Animal Ecology*, *87*(5), 1299–1308. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12857>
- Peters, W., Hebblewhite, M., Mysterud, A., Eacker, D., Hewison, A. J. M., Linnell, J. D. C., Focardi, S., Urbano, F., Groeve, J. D., Gehr, B., Heurich, M., Jarnemo, A., Kjellander, P., Kröschel, M., Morellet, N., Pedrotti, L., Reinecke, H., Sandfort, R., Sönnichsen, L., ... Cagnacci, F. (2019). Large herbivore migration plasticity along environmental gradients in Europe: Life-history traits modulate forage effects. *Oikos*, *128*(3), 416–429. <https://doi.org/10.1111/oik.05588>
- Pettorelli, N., Vik, J. O., Mysterud, A., Gaillard, J. M., Tucker, C. J., & Stenseth, N. C. (2005). Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. *Trends in ecology & evolution*, *20*(9), 503–510.
- Pinter-Wollman, N., Bala, A., Merrell, A., Queirolo, J., Stumpe, M. C., Holmes, S., & Gordon, D. M. (2013). Harvester ants use interactions to regulate forager activation and availability. *Animal Behaviour*, *86*(1), 197–207. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.05.012>
- Pipia, A., Ciuti, S., Grignolio, S., R, L. S. M., & Apollonio, M. (2009). Effect of predation risk on grouping pattern and whistling behaviour in a wild mouflon *Ovis aries* population. *Acta Theriologica*, *54*(1), 77–86.
- Pitte, J.-R. (1983). *Histoire du paysage français* (Tallandier).
- Planckaert, O., & Desrochers, A. (2012). *Modelling Marten (Martes americana) Movement Costs in a Boreal Forest: Effects of Grain Size and Thematic Resolution*. <https://pubag.nal.usda.gov/catalog/5367591>
- Plard, F., Fay, R., Kéry, M., Cohas, A., & Schaub, M. (2019). Integrated population models: Powerful methods to embed individual processes in population dynamics models. *Ecology*, *100*(6), e02715. <https://doi.org/10.1002/ecy.2715>
- Plard, F., Gaillard, J.-M., Coulson, T., Hewison, A. J. M., Delorme, D., Warnant, C., & Bonenfant, C. (2014). Mismatch Between Birth Date and Vegetation Phenology Slows the Demography of Roe Deer. *PLOS Biology*, *12*(4), e1001828. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001828>

- Plieninger, T., Draux, H., Fagerholm, N., Bieling, C., Bürgi, M., Kizos, T., Kuemmerle, T., Primdahl, J., & Verburg, P. H. (2016). The driving forces of landscape change in Europe: A systematic review of the evidence. *Land Use Policy*, *57*, 204–214. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2016.04.040>
- Portanier, E., Larroque, J., Garel, M., Marchand, P., Maillard, D., Bourgoïn, G., & Devillard, S. (2018). Landscape genetics matches with behavioral ecology and brings new insight on the functional connectivity in Mediterranean mouflon. *Landscape Ecology*, *33*(7), 1069–1085. <https://doi.org/10.1007/s10980-018-0650-z>
- Post, E. (2013). *Ecology of Climate Change: The Importance of Biotic Interactions*. Princeton University Press. <https://muse.jhu.edu/book/41631>
- Powell, R. A., & Mitchell, M. S. (2012). What is a home range? *Journal of Mammalogy*, *93*(4), 948–958. <https://doi.org/10.1644/11-MAMM-S-177.1>
- Presotto, A., Fayrer-Hosken, R., Curry, C., & Madden, M. (2019). Spatial mapping shows that some African elephants use cognitive maps to navigate the core but not the periphery of their home ranges. *Animal Cognition*, *22*(2), 251–263. <https://doi.org/10.1007/s10071-019-01242-9>
- Prins, H. (1996). *Ecology and behaviour of the African buffalo: Social inequality and decision making* (Vol. 1). Springer Science & Business Media.
- Prox, L., & Farine, D. (2020). A framework for conceptualizing dimensions of social organization in mammals. *Ecology and Evolution*, *10*(2), 791–807. <https://doi.org/10.1002/ece3.5936>
- Pulliam, H. R. (1973). On the advantages of flocking. *Journal of Theoretical Biology*, *38*, 419–422.
- Putman, R., Apollonio, M., & Andersen, R. (2011). *Ungulate management in Europe*. Cambridge University Press. <https://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=US201300003954>
- Putman, R., Langbein, J., Green, P., & Watson, P. (2011). Identifying threshold densities for wild deer in the UK above which negative impacts may occur. *Mammal Review*, *41*(3), 175–196. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2010.00173.x>
- Quaglietta, L., Porto, M., & Ford, A. T. (2019). Simulating animal movements to predict wildlife-vehicle collisions: Illustrating an application of the novel R package SiMRiv. *European Journal of Wildlife Research*, *65*(6), 100. <https://doi.org/10.1007/s10344-019-1333-z>

- Quinn, D., C. A., Williams, D. M., & Porter, W. F. (2013). Landscape structure influences space use by white-tailed deer. *Journal of Mammalogy*, *94*(2), 398–407. <https://doi.org/10.1644/11-MAMM-A-221.1>
- Radeloff, V. C., Stewart, S. I., Hawbaker, T. J., Gimmi, U., Pidgeon, A. M., Flather, C. H., Hammer, R. B., & Helmers, D. P. (2010). Housing growth in and near United States protected areas limits their conservation value. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *107*(2), 940–945. <https://doi.org/10.1073/pnas.0911131107>
- Raman, T. R. S. (1997). Factors influencing seasonal and monthly changes in the group size of chital or axis deer in southern India. *Journal of Biosciences*, *22*(2), 203–218. <https://doi.org/10.1007/BF02704733>
- Ramirez, J. I., Jansen, P. A., & Poorter, L. (2018). Effects of wild ungulates on the regeneration, structure and functioning of temperate forests: A semi-quantitative review. *Forest Ecology and Management*, *424*, 406–419. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.05.016>
- Rea, R. V. (2003). Modifying roadside vegetation management practices to reduce vehicular collisions with moose *Alces alces*. *Wildlife Biology*, *9*(4), 81–91. <https://doi.org/10.2981/wlb.2003.030>
- Réale, D., Dingemanse, N. J., Kazem, A. J. N., & Wright, J. (2010). Evolutionary and ecological approaches to the study of personality. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *365*(1560), 3937–3946. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0222>
- Réale, D., Gallant, B. Y., Leblanc, M., & Festa-Bianchet, M. (2000). Consistency of temperament in bighorn ewes and correlates with behaviour and life history. *Animal Behaviour*, *60*(5), 589–597. <https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1530>
- Redjadj, C., Darmon, G., Maillard, D., Chevrier, T., Bastianelli, D., Verheyden, H., Loison, A., & Saïd, S. (2014). Intra- and Interspecific Differences in Diet Quality and Composition in a Large Herbivore Community. *PLOS ONE*, *9*(2), e84756. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0084756>
- Reed, B. C., Brown, J. F., VanderZee, D., Loveland, T. R., Merchant, J. W., & Ohlen, D. O. (1994). Measuring phenological variability from satellite imagery. *Journal of Vegetation Science*, *5*(5), 703–714. <https://doi.org/10.2307/3235884>
- Rettie, W. J., & Messier, F. (2000). Hierarchical habitat selection by woodland caribou: Its relationship to limiting factors. *Ecography*, *23*(4), 466–478. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2000.tb00303.x>

- Ricard, J.-G., & Doucet, G. J. (1999). Winter use of powerline rights-of-way by moose (*Alces alces*). *Alces*, 31–41.
- Richard, E. (2010). *Déterminants et conséquences des interactions entre grands herbivores: L'exemple du cerf (Cervus elaphus) et du chevreuil (Capreolus capreolus) en milieu forestier* [These de doctorat, Lyon 1]. <https://www.theses.fr/2010LYO10343>
- Riotte-Lambert, L., & Matthiopoulos, J. (2020). Environmental Predictability as a Cause and Consequence of Animal Movement. *Trends in Ecology & Evolution*, 35(2), 163–174. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.09.009>
- Ripple, W. J., Newsome, T. M., Wolf, C., Dirzo, R., Everatt, K. T., Galetti, M., Hayward, M. W., Kerley, G. I. H., Levi, T., Lindsey, P. A., Macdonald, D. W., Malhi, Y., Painter, L. E., Sandom, C. J., Terborgh, J., & Valkenburgh, B. V. (2015). Collapse of the world's largest herbivores. *Science Advances*, 1(4), e1400103. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1400103>
- Risenhoover, K. L., & Bailey, J. A. (1985). Foraging Ecology of Mountain Sheep: Implications for Habitat Management. *The Journal of Wildlife Management*, 49(3), 797–804. <https://doi.org/10.2307/3801714>
- Risser, P. G. (1987). Landscape Ecology: State of the Art. In Monica Goigel Turner (Ed.), *Landscape Heterogeneity and Disturbance* (pp. 3–14). Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-4742-5_1
- Rivrud, I. M., Loe, L. E., & Mysterud, A. (2010). How does local weather predict red deer home range size at different temporal scales? *Journal of Animal Ecology*, 79(6), 1280–1295. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01731.x>
- Robert, K., Garant, D., Wal, E. V., & Pelletier, F. (2013). Context-dependent social behaviour: Testing the interplay between season and kinship with raccoons. *Journal of Zoology*, 290(3), 199–207. <https://doi.org/10.1111/jzo.12027>
- Robertson, B. A., & Hutto, R. L. (2006). A Framework for Understanding Ecological Traps and an Evaluation of Existing Evidence. *Ecology*, 87(5), 1075–1085. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1075:AFFUET\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1075:AFFUET]2.0.CO;2)
- Rolandsen, C. M., Solberg, E. J., Sæther, B.-E., Moorter, B. V., Herfindal, I., & Bjørneraas, K. (2017). On fitness and partial migration in a large herbivore – migratory moose have higher reproductive performance than residents. *Oikos*, 126(4), 547–555. <https://doi.org/10.1111/oik.02996>
- Romero, S., Campbell, J. F., Nechols, J. R., & With, K. A. (2009). Movement behavior in response to landscape structure: The role of functional grain. *Landscape Ecology*, 24(1), 39–51. <https://doi.org/10.1007/s10980-008-9278-8>

- Rondinini, C., & Visconti, P. (2015). Scenarios of large mammal loss in Europe for the 21st century. *Conservation Biology*, 29(4), 1028–1036. <https://doi.org/10.1111/cobi.12532>
- Rosenzweig, M. L. (1981). A Theory of Habitat Selection. *Ecology*, 62(2), 327–335. <https://doi.org/10.2307/1936707>
- Rostami, A., Riahi, S. M., Ghadimi, R., Hanifehpour, H., Hamidi, F., Khazan, H., & Ray Gamble, H. (2018). A systematic review and meta-analysis on the global seroprevalence of Trichinella infection among wild boars. *Food Control*, 91, 404–411. <https://doi.org/10.1016/j.foodcont.2018.04.028>
- Rubenstein, D. I., & Wrangham, R. W. (1986). Socioecology: Origins and trends. In *Ecological aspects of social evolution* (pp. 3–17).
- Ruckstuhl, K., & Neuhaus, P. (2005). *Sexual Segregation in Vertebrates*. Cambridge University Press.
- Rutz, C., Loretto, M.-C., Bates, A. E., Davidson, S. C., Duarte, C. M., Jetz, W., Johnson, M., Kato, A., Kays, R., Mueller, T., Primack, R. B., Ropert-Coudert, Y., Tucker, M. A., Wikelski, M., & Cagnacci, F. (2020). COVID-19 lockdown allows researchers to quantify the effects of human activity on wildlife. *Nature Ecology & Evolution*, 4(9), 1156–1159. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-1237-z>
- Rytwinski, T., & Fahrig, L. (2012). Do species life history traits explain population responses to roads? A meta-analysis. *Biological Conservation*, 147(1), 87–98. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.11.023>
- Saïd, S., Gaillard, J.-M., Duncan, P., Guillon, N., Guillon, N., Servanty, S., Pellerin, M., Lefevre, K., Martin, C., & Laere, G. V. (2005). Ecological correlates of home-range size in spring–summer for female roe deer (*Capreolus capreolus*) in a deciduous woodland. *Journal of Zoology*, 267(3), 301–308. <https://doi.org/10.1017/S0952836905007454>
- Saïd, S., & Servanty, S. (2005). The Influence of Landscape Structure on Female Roe Deer Home-range Size. *Landscape Ecology*, 20(8), 1003–1012. <https://doi.org/10.1007/s10980-005-7518-8>
- Saint-Andrieux, C., Calenge, C., & Bonenfant, C. (2020). Comparison of environmental, biological and anthropogenic causes of wildlife–vehicle collisions among three large herbivore species. *Population Ecology*, 62(1), 64–79. <https://doi.org/10.1002/1438-390X.12029>
- Sala, O. E., Chapin, F. S., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L. F., Jackson, R. B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D. M., Mooney, H. A., Oesterheld, M., Poff, N. L., Sykes, M. T., Walker, B. H., Walker, M., & Wall, D. H.

- (2000). Biodiversity—Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287(5459), 1770–1774. <https://doi.org/10.1126/science.287.5459.1770>
- Samia, D. S. M., Nakagawa, S., Nomura, F., Rangel, T. F., & Blumstein, D. T. (2015). Increased tolerance to humans among disturbed wildlife. *Nature Communications*, 6(1), 8877. <https://doi.org/10.1038/ncomms9877>
- Sánchez-Prieto, C. B., Carranza, J., Pérez-González, J., Alarcos, S., & Mateos, C. (2010). Effects of small barriers on habitat use by red deer: Implications for conservation practices. *Journal for Nature Conservation*, 18(3), 196–201. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2009.09.002>
- Sanderson, F. J., Donald, P. F., Pain, D. J., Burfield, I. J., & van Bommel, F. P. J. (2006). Long-term population declines in Afro-Palearctic migrant birds. *Biological Conservation*, 131(1), 93–105. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.02.008>
- Sankar, K., & Acharya, B. (2004). Spotted Deer or Chital.(K. Sankar, & SP Goyal, Eds.). *ENVIS Bulletin: Wildlife and Protected Areas*, 7(1), 171–180.
- Santiago-Moreno, J., Toledano-Díaz, A., Pulido-Pastor, A., Gómez-Brunet, A., & López-Sebastián, A. (2007). Horn quality and postmortem sperm parameters in Spanish ibex (*Capra pyrenaica hispanica*). *Animal Reproduction Science*, 99(3), 354–362. <https://doi.org/10.1016/j.anireprosci.2006.06.004>
- Saout, S. L., Martin, J.-L., Blanchard, P., Cebe, N., Hewison, A. J. M., Rames, J.-L., & Chamaillé-Jammes, S. (2015). Seeing a Ghost? Vigilance and Its Drivers in a Predator-free World. *Ethology*, 121(7), 651–660. <https://doi.org/10.1111/eth.12377>
- Saunders, J. K. (1955). Food Habits and Range Use of the Rocky Mountain Goat in the Crazy Mountains, Montana. *The Journal of Wildlife Management*, 19(4), 429–437. JSTOR. <https://doi.org/10.2307/3797451>
- Sawyer, H., LeBeau, C. W., McDonald, T. L., Xu, W., & Middleton, A. D. (2019). All routes are not created equal: An ungulate's choice of migration route can influence its survival. *Journal of Applied Ecology*, 56(8), 1860–1869. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13445>
- Say-Sallaz, E., Chamaillé-Jammes, S., Fritz, H., & Valeix, M. (2019). Non-consumptive effects of predation in large terrestrial mammals: Mapping our knowledge and revealing the tip of the iceberg. *Biological Conservation*, 235, 36–52. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.03.044>
- Scaling of home range size: Body size, metabolic needs and ecology. (1988). *Trends in Ecology & Evolution*, 3(3), 85–86. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(88\)90025-0](https://doi.org/10.1016/0169-5347(88)90025-0)

- Scheiner, S. (2000). Species richness, species-area curves and Simpson's paradox. *Evol Ecol Res*, 2, 791–802.
- Schlaepfer, M. A., Runge, M. C., & Sherman, P. W. (2002). Ecological and evolutionary traps. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(10), 474–480. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02580-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02580-6)
- Schmitt, M. H., Stears, K., & Shrader, A. M. (2016). Zebra reduce predation risk in mixed-species herds by eavesdropping on cues from giraffe. *Behavioral Ecology*, 27(4), 1073–1077. <https://doi.org/10.1093/beheco/arw015>
- Schmitt, M. H., Stears, K., Wilmers, C. C., & Shrader, A. M. (2014). Determining the relative importance of dilution and detection for zebra foraging in mixed-species herds. *Animal Behaviour*, 96, 151–158. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.08.012>
- Schoener, T. W. (1971). Theory of Feeding Strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2(1), 369–404. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.02.110171.002101>
- Schoener, T. W., & Schoener, A. (1982). Intraspecific Variation in Home-Range Size in Some Anolis Lizards. *Ecology*, 63(3), 809–823. <https://doi.org/10.2307/1936801>
- Schradin, C., & Pillay, N. (2005). Intraspecific Variation in the Spatial and Social Organization of the African Striped Mouse. *Journal of Mammalogy*, 86(1), 99–107. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2005\)086<0099:IVITSA>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2005)086<0099:IVITSA>2.0.CO;2)
- Schtickzelle, N., & Baguette, M. (2003). Behavioural responses to habitat patch boundaries restrict dispersal and generate emigration–patch area relationships in fragmented landscapes. *Journal of Animal Ecology*, 72(4), 533–545. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00723.x>
- Schülke, O., Bhagavatula, J., Vigilant, L., & Ostner, J. (2010). Social Bonds Enhance Reproductive Success in Male Macaques. *Current Biology*, 20(24), 2207–2210. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2010.10.058>
- Scillitani, L., Sturaro, E., Monaco, A., Rossi, L., & Ramanzin, M. (2012). Factors affecting home range size of male Alpine ibex (*Capra ibex ibex*) in the Marmolada massif. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, 23(2), 19–27.
- Searle, K. R., Hobbs, N. T., & Gordon, I. J. (2007). It's the "Foodscape", not the Landscape: Using Foraging Behavior to Make Functional Assessments of Landscape Condition. *Israel Journal of Ecology and Evolution*, 53(3–4), 297–316. <https://doi.org/10.1560/IJEE.53.3.297>
- Sebastián-González, E., Barbosa, J. M., Pérez-García, J. M., Morales-Reyes, Z., Botella, F., Olea, P. P., Mateo-Tomás, P., Moleón, M., Hiraldo, F., Arrondo, E., Donázar, J. A.,

- Cortés-Avizanda, A., Selva, N., Lambertucci, S. A., Bhattacharjee, A., Brewer, A., Anadón, J. D., Abernethy, E., Rhodes, O. E., ... Sánchez-Zapata, J. A. (2019). Scavenging in the Anthropocene: Human impact drives vertebrate scavenger species richness at a global scale. *Global Change Biology*, 25(9), 3005–3017. <https://doi.org/10.1111/gcb.14708>
- Seidel, D. P., & Boyce, M. S. (2016). Varied tastes: Home range implications of foraging-patch selection. *Oikos*, 125(1), 39–49. <https://doi.org/10.1111/oik.02005>
- Seigle-Ferrand, J. (2017). *Déterminants et valeur adaptative de la socialité chez une espèce d'ongulé en fission-fusion: Le mouflon méditerranéen (Ovis gmelini musimon × Ovis sp.)*.
- Seigle-Ferrand, J., Marchand, P., Hewison, A. J. M., Gaillard, J. M., Morellet, N., Saïd, S., Chaval, Y., Santacreu, H., Loison, A., Yannic, G., & Garel, M. (Submitted). *On this side of the fence: Functional responses to the density of linear landscape features shapes the home range of large herbivores*. *J Anim Ecol*.
- Sempéré, A. J., Sokolov, V. E., & Danilkin, A. A. (1996). *Capreolus capreolus*. *Mammalian Species*, 538, 1–9. <https://doi.org/10.2307/3504309>
- Senft, R. L., Coughenour, M. B., Bailey, D. W., Rittenhouse, L. R., Sala, O. E., & Swift, D. M. (1987). Large Herbivore Foraging and Ecological Hierarchies. *BioScience*, 37(11), 789–799. <https://doi.org/10.2307/1310545>
- Seto, K. C., Fragkias, M., Güneralp, B., & Reilly, M. K. (2011). A Meta-Analysis of Global Urban Land Expansion. *PLOS ONE*, 6(8), e23777. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0023777>
- Shackleton, D. M. (1997). *Wild sheep and goats and their relatives*. IUCN. <https://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=US201300146515>
- Shepard, D. B., Kuhns, A. R., Dreslik, M. J., & Phillips, C. A. (2008). Roads as barriers to animal movement in fragmented landscapes. *Animal Conservation*, 11(4), 288–296. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2008.00183.x>
- Sheriff, M. J., Krebs, C. J., & Boonstra, R. (2010). The ghosts of predators past: Population cycles and the role of maternal programming under fluctuating predation risk. *Ecology*, 91(10), 2983–2994. <https://doi.org/10.1890/09-1108.1>
- Sibly, R. (1983). Optimal Group-Size Is Unstable. *Animal Behaviour*, 31(AUG), 947–948. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(83\)80250-4](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(83)80250-4)
- Sidaway, R. (2013). *Resolving Environmental Disputes: From Conflict to Consensus*. Routledge.
- Sih, A, Ferrari, M., & Harris, D. (2011). Evolution and behavioural responses to human-induced rapid environmental change. *Evolutionary Applications*, 4(2), 367–387. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2010.00166.x>

- Sih, Andrew. (1980). Optimal Behavior: Can Foragers Balance Two Conflicting Demands? *Science*, 210(4473), 1041–1043. <https://doi.org/10.1126/science.210.4473.1041>
- Sih, Andrew, Bell, A., & Johnson, J. C. (2004). Behavioral syndromes: An ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology & Evolution*, 19(7), 372–378. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.04.009>
- Sih, Andrew, & Del Giudice, M. (2012). Linking behavioural syndromes and cognition: A behavioural ecology perspective. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1603), 2762–2772. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0216>
- Sih, Andrew, Mathot, K. J., Moirón, M., Montiglio, P.-O., Wolf, M., & Dingemanse, N. J. (2015). Animal personality and state–behaviour feedbacks: A review and guide for empiricists. *Trends in Ecology & Evolution*, 30(1), 50–60. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.11.004>
- Silk, J. B. (2007). The adaptive value of sociality in mammalian groups. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 362(1480), 539–559. <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1994>
- Silk, J. B., Alberts, S. C., & Altmann, J. (2003). Social Bonds of Female Baboons Enhance Infant Survival. *Science*, 302(5648), 1231–1234. <https://doi.org/10.1126/science.1088580>
- Silk, J. B., Beehner, J. C., Bergman, T. J., Crockford, C., Engh, A. L., Moscovice, L. R., Wittig, R. M., Seyfarth, R. M., & Cheney, D. L. (2009). The benefits of social capital: Close social bonds among female baboons enhance offspring survival. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 276(1670), 3099–3104. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0681>
- Silk, J. B., Beehner, J. C., Bergman, T. J., Crockford, C., Engh, A. L., Moscovice, L. R., Wittig, R. M., Seyfarth, R. M., & Cheney, D. L. (2010). Strong and Consistent Social Bonds Enhance the Longevity of Female Baboons. *Current Biology*, 20(15), 1359–1361. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2010.05.067>
- Silk, M. J., Croft, D. P., Tregenza, T., & Bearhop, S. (2014). The importance of fission–fusion social group dynamics in birds. *Ibis*, 156(4), 701–715. <https://doi.org/10.1111/ibi.12191>
- Simpson, V. R. (2002). Wild Animals as Reservoirs of Infectious Diseases in the UK. *The Veterinary Journal*, 163(2), 128–146. <https://doi.org/10.1053/tvjl.2001.0662>
- Sinclair, A. R. E. (1977). *The African buffalo; a study of resource limitation of populations*. <http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=XF2015043869>
- Skinner, J. D., & Chimimba, C. T. (2005). *The mammals of the southern African sub-region*. Cambridge University Press.

- Smith, J. E., Kolowski, J. M., Graham, K. E., Dawes, S. E., & Holekamp, K. E. (2008). Social and ecological determinants of fission–fusion dynamics in the spotted hyaena. *Animal Behaviour*, 76(3), 619–636. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.05.001>
- Smith, J. M., & Szathmary, E. (1997). *The Major Transitions in Evolution*. OUP Oxford.
- Sommer, R. S., Zachos, F. E., Street, M., Jöris, O., Skog, A., & Benecke, N. (2008). Late Quaternary distribution dynamics and phylogeography of the red deer (*Cervus elaphus*) in Europe. *Quaternary Science Reviews*, 27(7), 714–733. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2007.11.016>
- Sotherton, N. W. (1998). Land use changes and the decline of farmland wildlife: An appraisal of the set-aside approach. *Biological Conservation*, 3(83), 259–268.
- Speed, J. D. M., Austrheim, G., Kolstad, A. L., & Solberg, E. J. (2019). Long-term changes in northern large-herbivore communities reveal differential rewilding rates in space and time. *PLOS ONE*, 14(5), e0217166. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0217166>
- Spencer, W. D. (2012). Home ranges and the value of spatial information. *Journal of Mammalogy*, 93(4), 929–947. <https://doi.org/10.1644/12-MAMM-S-061.1>
- Spiegel, O., Leu, S. T., Sih, A., & Bull, C. M. (2016). Socially interacting or indifferent neighbours? Randomization of movement paths to tease apart social preference and spatial constraints. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(8), 971–979. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12553>
- Spitzer, R., Felton, A., Landman, M., Singh, N. J., Widemo, F., & Cromsigt, J. P. G. M. (2020). Fifty years of European ungulate dietary studies: A synthesis. *Oikos*, 129(11), 1668–1680. <https://doi.org/10.1111/oik.07435>
- Stamps, J. (1995). Motor Learning and the Value of Familiar Space. *The American Naturalist*, 146(1), 41–58. <https://doi.org/10.1086/285786>
- Stamps, J. A. (1988). Conspecific Attraction and Aggregation in Territorial Species. *The American Naturalist*, 131(3), 329–347. <https://doi.org/10.1086/284793>
- Stamps, Judy A. (1991). Why Evolutionary Issues are Reviving Interest in Proximate Behavioral Mechanisms. *Integrative and Comparative Biology*, 31(2), 338–348. <https://doi.org/10.1093/icb/31.2.338>
- Standen, V., & Foley, R. (1989). *Comparative socioecology*. Blackwell Scientific Publications. <https://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=US201300661709>
- Stankowich, T., & Blumstein, D. T. (2005). Fear in animals: A meta-analysis and review of risk assessment. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1581), 2627–2634. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3251>

- Stankowich, T., & Coss, R. G. (2006). Effects of predator behavior and proximity on risk assessment by Columbian black-tailed deer. *Behavioral Ecology*, *17*(2), 246–254. <https://doi.org/10.1093/beheco/arj020>
- Stears, K., Schmitt, M. H., Wilmers, C. C., & Shrader, A. M. (2020). Mixed-species herding levels the landscape of fear. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *287*(1922), 20192555. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.2555>
- Stelder, D. (2014). Regional Accessibility Trends in Europe: Road Infrastructure, 1957–2012. *Regional Studies*. <https://rsa.tandfonline.com/doi/figure/10.1080/00343404.2014.952721?scroll=top&needAccess=true#.X7aWqedCeUk>
- Stemp, R. E. (Raymond E. (1983). *Heart rate responses of bighorn sheep to environmental factors and harassment*. <https://doi.org/10.11575/PRISM/20541>
- Sterck, E. H. M., Watts, D. P., & Schaik, C. P. van. (1997). The evolution of female social relationships in nonhuman primates. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *41*(5), 291–309. <https://doi.org/10.1007/s002650050390>
- St-Laurent, M.-H., Dussault, C., Ferron, J., & Gagnon, R. (2009). Dissecting habitat loss and fragmentation effects following logging in boreal forest: Conservation perspectives from landscape simulations. *Biological Conservation*, *142*(10), 2240–2249. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.04.025>
- St-Laurent, M.-H. S.-L.-H., Ferron, J. F., Hins, C. H., & Gagnon, R. G. (2007). Effects of stand structure and landscape characteristics on habitat use by birds and small mammals in managed boreal forest of eastern Canada. *Canadian Journal of Forest Research*. <https://doi.org/10.1139/X06-295>
- Stokstad, E. (2020). Pandemic lockdown stirs up ecological research. *Science*, *369*(6506), 893–893. <https://doi.org/10.1126/science.369.6506.893>
- Stüwe, M., Scribner, K., & Gauthier, D. (1994). Caractéristiques génétiques des populations françaises de bouquetin des Alpes (*Capra i. Ibex.*) et conséquences pour leur gestion. *Caractéristiques Génétiques Des Populations Françaises de Bouquetin Des Alpes (Capra i. Ibex.) et Conséquences Pour Leur Gestion*, *18*, 33–44.
- Sueur, C., Jacobs, A., Amblard, F., Petit, O., & King, A. J. (2011). How can social network analysis improve the study of primate behavior? *American Journal of Primatology*, *73*(8), 703–719. <https://doi.org/10.1002/ajp.20915>
- Sueur, C., King, A. J., Conradt, L., Kerth, G., Lusseau, D., Mettke-Hofmann, C., Schaffner, C. M., Williams, L., Zinner, D., & Aureli, F. (2011). Collective decision-making and

- fission–fusion dynamics: A conceptual framework. *Oikos*, 120(11), 1608–1617. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19685.x>
- Sundaresan, S. R., Fischhoff, I. R., & Rubenstein, D. I. (2007). Male harassment influences female movements and associations in Grevy's zebra (*Equus grevyi*). *Behavioral Ecology*, 18(5), 860–865. <https://doi.org/10.1093/beheco/arm055>
- Sundell-Turner, N. M., & Rodewald, A. D. (2008). A comparison of landscape metrics for conservation planning. *Landscape and Urban Planning*, 86(3), 219–225. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2008.03.001>
- Tablado, Z., & Jenni, L. (2017). Determinants of uncertainty in wildlife responses to human disturbance. *Biological Reviews*, 92(1), 216–233. <https://doi.org/10.1111/brv.12224>
- Tablado, Z., Revilla, E., Dubray, D., Saïd, S., Maillard, D., & Loison, A. (2016). From steps to home range formation: Species-specific movement upscaling among sympatric ungulates. *Functional Ecology*, 30(8), 1384–1396. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12600>
- Tamburello, N., Côté, I. M., & Dulvy, N. K. (2015). Energy and the Scaling of Animal Space Use. *The American Naturalist*, 186(2), 196–211. <https://doi.org/10.1086/682070>
- Taylor, A. R., & Knight, R. L. (2003). Wildlife Responses to Recreation and Associated Visitor Perceptions. *Ecological Applications*, 13(4), 951–963. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2003\)13\[951:WRTRAA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2003)13[951:WRTRAA]2.0.CO;2)
- Taylor, P. D., Fahrig, L., Henein, K., & Merriam, G. (1993). Connectivity Is a Vital Element of Landscape Structure. *Oikos*, 68(3), 571–573. JSTOR. <https://doi.org/10.2307/3544927>
- Taylor, R. D. (1988). Age determination of the African buffalo, *Syncerus coffer* (Sparman) in Zimbabwe. *African Journal of Ecology*, 26(3), 207–220. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.1988.tb00972.x>
- Thaker, M., Vanak, A. T., Owen, C. R., Ogden, M. B., & Slotow, R. (2010). Group Dynamics of Zebra and Wildebeest in a Woodland Savanna: Effects of Predation Risk and Habitat Density. *PLOS ONE*, 5(9), e12758. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0012758>
- Thierry, B. (2013). Identifying constraints in the evolution of primate societies. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368(1618), 20120342. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0342>
- Thierry, B., Aureli, F., Nunn, C. L., Petit, O., Abegg, C., & de Waal, F. B. M. (2008). A comparative study of conflict resolution in macaques: Insights into the nature of trait covariation. *Animal Behaviour*, 75(3), 847–860. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.07.006>

- Thogmartin, W. E., & Knutson, M. G. (2007). Scaling Local Species-habitat Relations to the Larger Landscape with a Hierarchical Spatial Count Model. *Landscape Ecology*, 22(1), 61–75. <https://doi.org/10.1007/s10980-006-9005-2>
- Thompson, C. M., & McGarigal, K. (2002). The influence of research scale on bald eagle habitat selection along the lower Hudson River, New York (USA). *Landscape Ecology*, 17(6), 569–586. <https://doi.org/10.1023/A:1021501231182>
- Thorpe, W. H. (1963). *Learning and Instinct in Animals*. (Methuen and Co).
- Thulin, C.-G. (2006). Microsatellite investigation of roe deer (*Capreolus capreolus*) in Scandinavia reveals genetic differentiation of a Baltic Sea Island population. *European Journal of Wildlife Research*, 52(4), 228–235. <https://doi.org/10.1007/s10344-006-0047-1>
- Toïgo, C. (1998). *Stratégies biodémographiques et sélection sexuelle chez le bouquetin des Alpes (Capra ibex ibex)*. University of Lyon.
- Tolon, V., Martin, J., Dray, S., Loison, A., Fischer, C., & Baubet, E. (2012). Predator–prey spatial game as a tool to understand the effects of protected areas on harvester–wildlife interactions. *Ecological Applications*, 22(2), 648–657. <https://doi.org/10.1890/11-0422.1>
- Towards a behavioral ecology of ecological landscapes. (1996). *Trends in Ecology & Evolution*, 11(3), 131–135. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)81094-9](https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)81094-9)
- Tronchet, M. (2008). *Cartographie des habitats du massif du Caroux-Espinouse (Hérault) à partir de photos aériennes de 2005*. [Rapport Technique]. Groupement d'Intérêt Environnemental et Cynégétique du Caroux-Espinouse - Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage.
- Tucker, M. A., Böhning-Gaese, K., Fagan, W. F., Fryxell, J. M., Moorter, B. V., Alberts, S. C., Ali, A. H., Allen, A. M., Attias, N., Avgar, T., Bartlam-Brooks, H., Bayarbaatar, B., Belant, J. L., Bertassoni, A., Beyer, D., Bidner, L., Beest, F. M. van, Blake, S., Blaum, N., ... Mueller, T. (2018). Moving in the Anthropocene: Global reductions in terrestrial mammalian movements. *Science*, 359(6374), 466–469. <https://doi.org/10.1126/science.aam9712>
- Tufto, J., Andersen, R., & Linnell, J. (1996). Habitat Use and Ecological Correlates of Home Range Size in a Small Cervid: The Roe Deer. *Journal of Animal Ecology*, 65(6), 715–724. JSTOR. <https://doi.org/10.2307/5670>
- Turner, I. M. (1996). Species Loss in Fragments of Tropical Rain Forest: A Review of the Evidence. *Journal of Applied Ecology*, 33(2), 200–209. <https://doi.org/10.2307/2404743>

- Turner, Monica G., & Gardner, R. H. (2015a). Causes of Landscape Pattern. In Monica G. Turner & R. H. Gardner (Eds.), *Landscape Ecology in Theory and Practice: Pattern and Process* (pp. 33–62). Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-2794-4_2
- Turner, Monica G., & Gardner, R. H. (2015b). Conclusions and Future Directions. In Monica G. Turner & R. H. Gardner (Eds.), *Landscape Ecology in Theory and Practice: Pattern and Process* (pp. 383–396). Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-2794-4_10
- Turner, Monica G., & Gardner, R. H. (2015c). Landscape Disturbance Dynamics. In Monica G. Turner & R. H. Gardner (Eds.), *Landscape Ecology in Theory and Practice: Pattern and Process* (pp. 175–228). Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-2794-4_6
- Turner, W. C., Jolles, A. E., & Owen-Smith, N. (2005). Alternating sexual segregation during the mating season by male African buffalo (*Syncerus caffer*). *Journal of Zoology*, 267(3), 291–299. <https://doi.org/10.1017/S095283690500748X>
- Urban, D. L., O'Neill, R. V., & Shugart, H. H., Jr. (1987). Landscape Ecology. *BioScience*, 37(2), 119–127. <https://doi.org/10.2307/1310366>
- Valeix, M., Loveridge, A. J., Chamaille-Jammes, S., Davidson, Z., Murindagomo, F., Fritz, H., & Macdonald, D. W. (2009). Behavioral adjustments of African herbivores to predation risk by lions: Spatiotemporal variations influence habitat use. *Ecology*, 90(1), 23–30. <https://doi.org/10.1890/08-0606.1>
- Valeix, Marion, Fritz, H., Dubois, S., Kanengoni, K., Alleaume, S., & Saïd, S. (2007). Vegetation Structure and Ungulate Abundance over a Period of Increasing Elephant Abundance in Hwange National Park, Zimbabwe. *Journal of Tropical Ecology*, 23(1), 87–93.
- Valente, A. M., Acevedo, P., Figueiredo, A. M., Fonseca, C., & Torres, R. T. (2020). Overabundant wild ungulate populations in Europe: Management with consideration of socio-ecological consequences. *Mammal Review*, 50(4), 353–366. <https://doi.org/10.1111/mam.12202>
- van Beeck Calkoen, S. T. S., Mühlbauer, L., Andrén, H., Apollonio, M., Balčiauskas, L., Belotti, E., Carranza, J., Cottam, J., Filli, F., Gatiso, T. T., Hetherington, D., Karamanlidis, A. A., Krofel, M., Kuehl, H. S., Linnell, J. D. C., Müller, J., Ozolins, J., Premier, J., Ranc, N., ... Heurich, M. (2020). Ungulate management in European national parks: Why a more integrated European policy is needed. *Journal of Environmental Management*, 260, 110068. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2020.110068>
- van Beest, F. M., Rivrud, I. M., Loe, L. E., Milner, J. M., & Mysterud, A. (2011). What determines variation in home range size across spatiotemporal scales in a large browsing

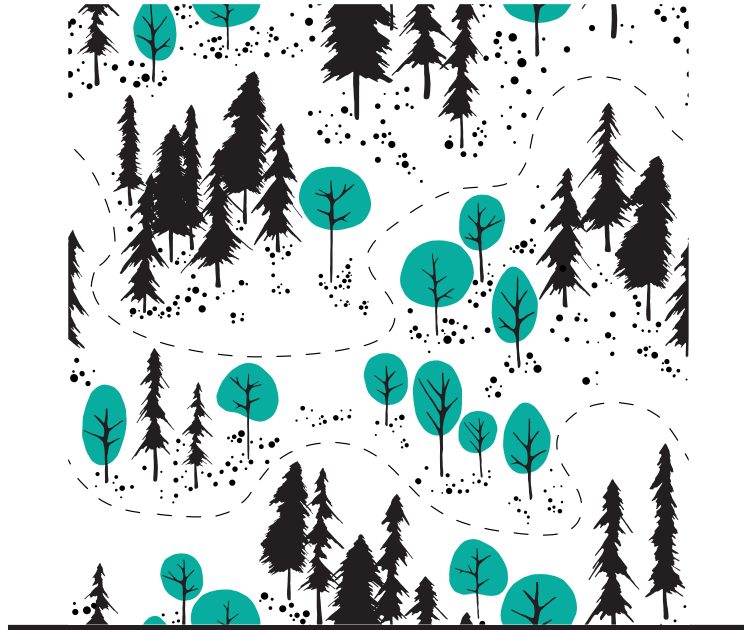
- herbivore? *Journal of Animal Ecology*, 80(4), 771–785. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01829.x>
- van Beest, F. M. van, Uzal, A., Wal, E. V., Laforge, M. P., Contasti, A. L., Colville, D., & McLoughlin, P. D. (2014). Increasing density leads to generalization in both coarse-grained habitat selection and fine-grained resource selection in a large mammal. *Journal of Animal Ecology*, 83(1), 147–156. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12115>
- Van Hooft, P., Prins, H. H., Getz, W. M., Jolles, A. E., van Wieren, S. E., Greyling, B. J., van Helden, P. D., & Bastos, A. D. (2010). Rainfall-driven sex-ratio genes in African buffalo suggested by correlations between Y-chromosomal haplotype frequencies and foetal sex ratio. *BMC Evolutionary Biology*, 10(1), 106. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-10-106>
- Van Hooft, W. F., Groen, A. F., & Prins, H. H. T. (2000). Microsatellite analysis of genetic diversity in African buffalo (*Syncerus caffer*) populations throughout Africa. *Molecular Ecology*, 9(12), 2017–2025. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2000.01101.x>
- Van Hooft, W. F., Groen, A. F., & Prins, H. H. T. (2002). Phylogeography of the African buffalo based on mitochondrial and Y-chromosomal loci: Pleistocene origin and population expansion of the Cape buffalo subspecies. *Molecular Ecology*, 11(2), 267–279. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2002.01429.x>
- Van Moorter, B., Rolandsen, C. M., Basille, M., & Gaillard, J.-M. (2016). Movement is the glue connecting home ranges and habitat selection. *Journal of Animal Ecology*, 85(1), 21–31. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12394>
- Van Moorter, B., Visscher, D., Benhamou, S., Börger, L., Boyce, M. S., & Gaillard, J.-M. (2009). Memory keeps you at home: A mechanistic model for home range emergence. *Oikos*, 118(5), 641–652. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2008.17003.x>
- Van Schaik, C. P. (1983). Why Are Diurnal Primates Living in Groups? *Behaviour*, 87(1–2), 120–144. <https://doi.org/10.1163/156853983X00147>
- Van Teylingen, K. E., & Kerley, G. I. H. (1995, January 1). *Habitat characteristics of increasing and decreasing oribi subpopulations in Eastern Cape Province, South Africa* [Text]. Sabinet. <https://www.ingentaconnect.com/content/sabinet/wild/1995/00000025/00000004/art00002>
- van Wieren, S. E. (1996). Do large herbivores select a diet that maximizes short-term energy intake rate? *Forest Ecology and Management*, 88(1), 149–156. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(96\)03877-7](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(96)03877-7)

- Vanak, A. T., Thaker, M., & Slotow, R. (2010). Do fences create an edge-effect on the movement patterns of a highly mobile mega-herbivore? *Biological Conservation*, 143(11), 2631–2637. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.07.005>
- Vanpé, C., Morellet, N., Kjellander, P., Goulard, M., Liberg, O., & Hewison, A. J. M. (2009). Access to mates in a territorial ungulate is determined by the size of a male's territory, but not by its habitat quality. *The Journal of Animal Ecology*, 78(1), 42–51. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01467.x>
- Velamazán, M., San Miguel, A., Escribano, R., & Perea, R. (2017). Threatened woody flora as an ecological indicator of large herbivore introductions. *Biodiversity and Conservation*, 26(4), 917–930. <https://doi.org/10.1007/s10531-016-1279-3>
- Venter, O., Sanderson, E. W., Magrath, A., Allan, J. R., Beher, J., Jones, K. R., Possingham, H. P., Laurance, W. F., Wood, P., Fekete, B. M., Levy, M. A., & Watson, J. E. M. (2016). Sixteen years of change in the global terrestrial human footprint and implications for biodiversity conservation. *Nature Communications*, 7(1), 12558. <https://doi.org/10.1038/ncomms12558>
- Vercauteren, K. C., & Hygnstrom, S. E. (1998). Effects of Agricultural Activities and Hunting on Home Ranges of Female White-Tailed Deer. *The Journal of Wildlife Management*, 62(1), 280–285. JSTOR. <https://doi.org/10.2307/3802289>
- Verdolin, J. L. (2006). Meta-analysis of foraging and predation risk trade-offs in terrestrial systems. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60(4), 457–464. <https://doi.org/10.1007/s00265-006-0172-6>
- Viana, D. S., Granados, J. E., Fandos, P., Pérez, J. M., Cano-Manuel, F. J., Burón, D., Fandos, G., Aguado, M. Á. P., Figuerola, J., & Soriguer, R. C. (2018). Linking seasonal home range size with habitat selection and movement in a mountain ungulate. *Movement Ecology*, 6(1), 1–11. <https://doi.org/10.1186/s40462-017-0119-8>
- Vignon, V., & Barbarreau, H. (2008). Collisions entre véhicules et ongulés sauvages: Quel coût économique. Une tentative d'évaluation. *Faune Sauvage*, 279, 31–35.
- Villaret, J. C., & Bon, R. (1995). Social and Spatial Segregation in Alpine Ibex (*Capra ibex*) in Bary, French Alps. *Ethology*, 101(4), 291–300. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1995.tb00366.x>
- Vos, C. C., & Chardon, J. P. (1998). Effects of habitat fragmentation and road density on the distribution pattern of the moor frog *Rana arvalis*. *Journal of Applied Ecology*, 35(1), 44–56. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.1998.00284.x>

- Wallmo, O. C. (1981). *Mule and black-tailed deer in North America. A Wildlife Management Institute book.*
- Walter, W. D., VerCauteren, K. C., Campa, H., Clark, W. R., Fischer, J. W., Hygnstrom, S. E., Mathews, N. E., Nielsen, C. K., Schauber, E. M., Van Deelen, T. R., & Winterstein, S. R. (2009). Regional assessment on influence of landscape configuration and connectivity on range size of white-tailed deer. *Landscape Ecology*, 24(10), 1405–1420. <https://doi.org/10.1007/s10980-009-9374-4>
- Walther, G.-R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J. C., Fromentin, J.-M., Hoegh-Guldberg, O., & Bairlein, F. (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416(6879), 389–395. <https://doi.org/10.1038/416389a>
- Wang, Z., Ginzler, C., & Waser, L. T. (2020). Assessing structural changes at the forest edge using kernel density estimation. *Forest Ecology and Management*, 456, 117639. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117639>
- Waters, C. N., Zalasiewicz, J., Summerhayes, C., Barnosky, A. D., Poirier, C., Gałuszka, A., Cearreta, A., Edgeworth, M., Ellis, E. C., Ellis, M., Jeandel, C., Leinfelder, R., McNeill, J. R., Richter, D. deB, Steffen, W., Syvitski, J., Vidas, D., Wagreich, M., Williams, M., ... Wolfe, A. P. (2016). The Anthropocene is functionally and stratigraphically distinct from the Holocene. *Science*, 351(6269). <https://doi.org/10.1126/science.aad2622>
- Webber, Q. M. R., & Vander Wal, E. (2018). An evolutionary framework outlining the integration of individual social and spatial ecology. *Journal of Animal Ecology*, 87(1), 113–127. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12773>
- Weller, K. E. (2001). *Weller, K. E. (2001). The status of Mouflon in Europe.* Proceedings of the third International Symposium on Mouflon.
- Weston, M. A., McLeod, E. M., Blumstein, D. T., & Guay, P.-J. (2012). A review of flight-initiation distances and their application to managing disturbance to Australian birds. *Emu - Austral Ornithology*, 112(4), 269–286. <https://doi.org/10.1071/MU12026>
- Wevers, J., Fattebert, J., Casaer, J., Artois, T., & Beenaerts, N. (2020). Trading fear for food in the Anthropocene: How ungulates cope with human disturbance in a multi-use, suburban ecosystem. *Science of The Total Environment*, 741, 140369. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.140369>
- Wheatley, R., Pavlic, T. P., Levy, O., & Wilson, R. S. (2020). Habitat features and performance interact to determine the outcomes of terrestrial predator–prey pursuits. *Journal of Animal Ecology*, 89(12), 2958–2971. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13353>

- Wheaton, B. (2010). Introducing the consumption and representation of lifestyle sports. *Sport in Society*, 13(7–8), 1057–1081. <https://doi.org/10.1080/17430431003779965>
- Widmer, O., Saïd, S., Miroir, J., Duncan, P., Gaillard, J.-M., & Klein, F. (2004). The effects of hurricane Lothar on habitat use of roe deer. *Forest Ecology and Management*, 195(1), 237–242. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.02.021>
- Wielgus, E., Cornélis, D., Garine-Wichatitsky, M. de, Cain, B., Fritz, H., Miguel, E., Valls-Fox, H., Caron, A., & Chamaillé-Jammes, S. (2020). Are fission–fusion dynamics consistent among populations? A large-scale study with Cape buffalo. *Ecology and Evolution*, 10(17), 9240–9256. <https://doi.org/10.1002/ece3.6608>
- Wiens, J. A. (1989). Spatial Scaling in Ecology. *Functional Ecology*, 3(4), 385–397. <https://doi.org/10.2307/2389612>
- Wiens, John A. (1976). Population Responses to Patchy Environments. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 7, 81–120.
- Wiens, John A. (2002). Riverine landscapes: Taking landscape ecology into the water. *Freshwater Biology*, 47(4), 501–515. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00887.x>
- Wiens, John A., & Milne, B. T. (1989). Scaling of ‘landscapes’ in landscape ecology, or, landscape ecology from a beetle’s perspective. *Landscape Ecology*, 3(2), 87–96. <https://doi.org/10.1007/BF00131172>
- Wikenros, C., Sand, H., Ahlqvist, P., & Liberg, O. (2013). Biomass Flow and Scavengers Use of Carcasses after Re-Colonization of an Apex Predator. *PLOS ONE*, 8(10), e77373. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0077373>
- Wilcox, B. A., & Murphy, D. D. (1985). Conservation Strategy: The Effects of Fragmentation on Extinction. *The American Naturalist*, 125(6), 879–887. <https://doi.org/10.1086/284386>
- Williams, B. K., Nichols, J. D., & Conroy, M. J. (2002). *Analysis and Management of Animal Populations*. Academic Press.
- Williams, H. J., Shepard, E. L. C., Duriez, O., & Lambertucci, S. A. (2015). Can accelerometry be used to distinguish between flight types in soaring birds? *Animal Biotelemetry*, 3(1), 1–11. <https://doi.org/10.1186/s40317-015-0077-0>
- Wilmers, C. C., Nickel, B., Bryce, C. M., Smith, J. A., Wheat, R. E., & Yovovich, V. (2015). The golden age of bio-logging: How animal-borne sensors are advancing the frontiers of ecology. *Ecology*, 96(7), 1741–1753. <https://doi.org/10.1890/14-1401.1>
- Wilson, D. S. (1975). A theory of group selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 72(1), 143–146. <https://doi.org/10.1073/pnas.72.1.143>

- Winnie, J., & Creel, S. (2007). Sex-specific behavioural responses of elk to spatial and temporal variation in the threat of wolf predation. *Animal Behaviour*, 73(1), 215–225. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.07.007>
- Winterbach, H. E. K. (1998, January 1). *Research review: The status and distribution of Cape buffalo Syncerus caffer caffer in southern Africa* [Text]. Sabinet. <https://www.ingentaconnect.com/content/sabinet/wild/1998/00000028/00000003/art0004>
- Wolf, Max, & Weissing, F. J. (2012). Animal personalities: Consequences for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(8), 452–461. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.05.001>
- Wolf, Mosheh, Frair, J., Merrill, E., & Turchin, P. (2009). The attraction of the known: The importance of spatial familiarity in habitat selection in wapiti *Cervus elaphus*. *Ecography*, 32(3), 401–410. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2008.05626.x>
- Wood, S. N. (2017). *Generalized Additive Models: An Introduction with R, Second Edition*. CRC Press.
- Zachos, F. E., Althoff, C., Steynitz, Y. v., Eckert, I., & Hartl, G. B. (2007). Genetic analysis of an isolated red deer (*Cervus elaphus*) population showing signs of inbreeding depression. *European Journal of Wildlife Research*, 53(1), 61–67. <https://doi.org/10.1007/s10344-006-0065-z>
- Zachos, F., & Hartl, G. (2011). Phylogeography, population genetics and conservation of the European red deer *Cervus elaphus*. *Mammal Review*, 41(2), 138–150. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2010.00177.x>
- Zalasiewicz, J., Waters, C. N., Williams, M., & Summerhayes, C. P. (2019). *The Anthropocene as a Geological Time Unit: A Guide to the Scientific Evidence and Current Debate*. Cambridge University Press.
- Zhou, Y., Smith, S. J., Zhao, K., Imhoff, M., Thomson, A., Bond-Lamberty, B., Asrar, G. R., Zhang, X., He, C., & Elvidge, C. D. (2015). A global map of urban extent from nightlights. *Environmental Research Letters*, 10(5), 054011. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/10/5/054011>
- Zimmermann, B., Nelson, L., Wabakken, P., Sand, H., & Liberg, O. (2014). Behavioral responses of wolves to roads: Scale-dependent ambivalence. *Behavioral Ecology*, 25(6), 1353–1364. <https://doi.org/10.1093/beheco/aru134>



ANNEXES

ANNEXE 1

Game species adjust their space use under contrasting conditions of human hunting

Agathe Chassagneux^{1*}, Clément Calenge², Juliette Seigle-Ferrand³, Cyril Rousset¹, Vivien Siat¹, Eric Baubet¹, Sonia Saïd^{4,1}

Article en préparation *

¹ Direction de la Recherche et de l'Appui Scientifique-Unité Ongulés Sauvages, Office Français de la Biodiversité, Birieux, France

² Direction surveillance, évaluation, données-Unité données et appui méthodologique, Office Français de la Biodiversité, Le Perray en Yvelines, France

³ Université Savoie Mont blanc, LECA, Bourget du lac, France

⁴ Direction de la Recherche et de l'Appui Scientifique-Unité Flore et Végétation, Office Français de la Biodiversité, Birieux, France

Corresponding author: agathe.chassagneux@gmail.com

INTRODUCTION

Besides its lethal effects, predation is also known to elicit fear in prey, which force them to alter their behaviours in an attempt to reduce the risk of being killed (Lima and Dill 1990). Among the anti-predator behaviours, changes in movement patterns and habitat use are commonly described in predator-prey interactions (Caro 2005). These changes in prey behaviour can either occur in the immediate presence of a predator in the surroundings (*i.e.* reactive responses; Creel et al. 2014) or in its absence (*i.e.* proactive behaviours; Creel et al. 2014). Prey generally exhibit proactive behaviours in response to a baseline risk assessment resulting from their knowledge and sensitivity to spatial and temporal distribution of predators. Avoidance of the encounter with a predator is therefore among the first responses that can be used by prey to mitigate the risk of predation. For instance, animals can shift their home range towards areas where predators are absent or scarce (Tolon et al. 2009), avoid the most risky habitats (*e.g.* by using habitats providing more shelter; Bonnot et al. 2013) or switch activity patterns to periods when predators are less active (*e.g.* by being more nocturnal; Keuling et al. 2008, Marchand et al. 2014) in response to predation risk, but usually at the expense of lost energy and foraging opportunities (Lima 1998).

Since predation risk can vary over space (*e.g.* risky vs. safe habitats) and time (*e.g.* times of day), prey commonly face situations with varied levels of risk (Hebblewhite et al. 2005, Kauffman et al. 2007, Laundré et al. 2010, Palmer et al. 2017). Natural selection may choose for prey that are able to perceive this heterogeneity in risk and to react accordingly in a way that minimizes fitness consequences of the costs associated with anti-predator behaviours (Lima and Dill 1990, Lima 1998). The landscape of fear concept assumes that a prey individual moves across a landscape with various levels of risk in keeping with the risk-related trade-off (Laundré et al. 2010). Prey are therefore expected to adjust their proactive behaviours to the spatio-temporal variations in predation risk (Laundré et al. 2001, Palmer et al. 2017) and the magnitude of the baseline predation risk ('threat sensitivity hypothesis'; Helfman 1989).

Predator characteristics may affect the risk perceived by prey and may hence alter proactive behaviours of prey. For instance, since predator activity may vary through time, prey are expected to respond to temporally structured risk of predation. Previous studies have already shown that prey species may totally shift or at least minimize their activity patterns to avoid the overlap with activity periods of their predator (*e.g.* Fen and Macdonald 1995, Eccard et al. 2008, Ross et al. 2013). For example, ungulate species appear to avoid hunting activities by foraging more at night than during daily hours (Keuling et al. 2008, Marchand et al. 2014). Thus, to reduce encounter rates with a specific predator, prey should navigate across variations in risk by either moving away from risky areas (*i.e.* with a high hunting success for predators or with a high density or frequentation by predators) during risky periods or staying within risky areas, but during periods of predators' inactivity (Creel et al. 2008).

In this study, we propose to extend these concepts from natural predator-prey systems into a hunters-wildlife system. Human predation provides a very useful and

unique framework for studying the relationship between anti-hunting behaviours of game species and the magnitude and variations of the perceived risk of predation. Indeed, humans are responsible for high mortality rates for a wide range of game species, often exceeding other sources of mortality (e.g. Toïgo et al. 2008) and hence, allowing to highlight the strongest anti-predator-behaviours. In addition, fear and lethality posed by humans usually outpaced those of large carnivores (Darimont et al. 2015, Clinchy et al. 2016) and are again likely to induce higher effects on prey behaviours (Clinchy et al. 2016). Finally, since human hunting is subject to rigorous regulation and legislation, hunting risk is highly structured in time due to restricted seasons, days and hours and may vary in space owing to non-hunted reserve areas or habitat types with various accessibility or attack success. For example, hunting success may be greater in open habitats (Lone et al. 2014). Spatial, temporal and magnitude scales of predation risk are therefore highly interrelated. However, few studies have investigated these three components of predation risk together, especially under natural circumstances (e.g. Basille et al. 2015, Mohlman et al. 2019)

Here we focused the study on two game species facing high hunting risk all over Europe (Apollonio et al. 2010): red deer (*Cervus elaphus*) and wild boar (*Sus scrofa*). We investigated how prey individuals (either red deer or wild boar) adjust their behaviours (i.e. use of risky habitats and home range areas) across situations with various levels and types of risk, using GPS data from three study areas: the National Estate of Chambord (NEC; France), the National Hunting and Wildlife Reserve of La Petite Pierre (LPP; France) and the Chateauvillain-Arc-en-Barrois forest area (CAB; France). More precisely, we contrasted two levels of risk based on distinct human hunting strategies – still/stalking hunting and drive hunting – in terms of hunting effort and number of killed animals. Based on the landscape of fear concept (Laundré et al. 2010) and the threat-sensitivity hypotheses (Helfman 1989), prey individuals (both red deer and wild boar) are expected to adapt their anti-hunting behaviours in relation to the variations and the level of risk. To mitigate the costs associated with anti-predator behaviours, individuals will increase their home range sizes and reduce the use of risky habitats in response to an increased risk of being killed (i.e. increased hunting effort and frequency). However, since hunters are only active at day and are therefore temporally predictable, this adjustment may not occur at night. We aimed in this study to test the plasticity of anti-hunting behaviours exhibited by red deer and wild boar in response to different types and levels of risk posed by a human predator.

MATERIAL AND METHODS

This study relies on movement data from two species of ungulates - red deer and wild boar - collected in three distinct sites located in France: NEC, LPP and CAN. The two ungulate species are present in the three study sites, but red deer monitoring was carried out in NEC and LPP, while wild boar data were collected in CAB and LPP.

1. Study sites and data collection

We monitored red deer individuals in the NEC (47°36 N, 1°31 E, 72-128 m.a.s.l.), a 5439 ha wall-fenced park located in France. The forest area is dominated by oaks (*Quercus*

petraea and *Quercus robur*) and coniferous species (mostly *Pinus sylvestris*). We distinguished open areas (*i.e.* meadows) from all other types of habitat, using both geo-referenced aerial photographs and field observations (last map actualization in 2015; Fig. S1). In the NEC, red deer are subject to hunting (stalking in summer and autumn, drive-hunts with dogs in autumn and winter). From 2015 to 2017 (in winter), we captured 25 individuals*year using drive-netting method and equipped them with GPS collars (WildCell SG and MG, Lotek Wireless, Ontario, Canada). We then monitored all captured individuals during one year. The monitoring period lasted on average 378 days (\pm SD = 15) per individual*year. Further details on the study site can be found in Table S1.

We monitored both species in LPP (48°51'41" N, 7°19' 15"E, 190-420 m.a.s.l.), a 2670 ha unfenced forest area located in northeastern France. The forest area is dominated by deciduous trees (mostly *Fagus sylvatica*) in the western part and by coniferous species (mostly *Pinus sylvestris* and *Albies alba*) in the eastern part. Here again, we distinguished open areas (*i.e.* meadows) from all other types of habitat, using both geo-referenced aerial photographs captured in 2003, at 100 m resolution (BD ORTHO® IGN) and field observations (map actualization in 2012; Fig. S1). In this site, both red deer and wild boar are subject to hunting (stalking in summer and autumn, drive-hunts with dogs in autumn and winter). During the 2003-2016 period, 93 female individuals*year were captured using either drive netting or beet-baited live traps. The captured individuals were then fitted with a GPS collar (3300S, 3300L, 4400M, Wildcell SG, Lotek Wireless, Ontario, Canada) and wore it for a year. The monitoring period lasted on average 290 days (\pm SD = 139) per individual-year. Concerning wild boar, from 2013 to 2015, 22 individuals*year were captured using beet-baited live traps. The captured individuals were then fitted with a GPS collar (GPS Plus, VECTRONIC Aerospace, Berlin, Germany). The monitoring period lasted on average 192 days (\pm SD = 136) per individual*year. Further details on the study site can be found in Chassagneux *et al.* (2019) and in Table S1.

Finally, we monitored wild boar individuals in the CAB forest area (48°02 N, 4°56 E, 265-430 m.a.s.l.), an 8500 ha forest fenced in part using electric fences and located in France. The forest area is dominated by deciduous trees (mostly *Carpinus betulus*, *Fagus sylvatica*, *Quercus petraea*). We distinguished open areas (*i.e.* meadows) from all other types of habitat, based on the results of the field observations performed every two years (from 2004 to 2017) to determine the vegetation structure of each forest parcels in the area (Fig. S1). In CAB, red deer are also subject to hunting (stalking in summer and autumn, drive-hunts with dogs in autumn and winter). From 2005 to 2016, we captured 44 individuals*year using beet-baited live traps and equipped them with GPS collars (GPS Plus, VECTRONIC Aerospace, Berlin, Germany and (3300L, Lotek Wireless, Ontario, Canada). The monitoring period lasted on average 204 days (\pm SD = 119) per individual*year. Further details on the study site can be found in Saïd *et al.* (2012) and in Table S1.

In the three study sites, GPS collars were programmed to record fixes using very various schedules (from one location every two minutes on specific days to one location every twelve hours) depending on the period of the year and the year of monitoring. We

therefore standardized all GPS tracking based on two fixes per day, at midday and midnight. We also selected accurate GPS fixes based on movement characteristics of the species (Bjørneraas et al. 2010). Finally, when individuals were captured several times and monitored over more than one year, we only included the first year of monitoring in the analyses to prevent errors due to pseudo-replication. Therefore, among the captured individuals*year of the three study sites, we used 21 red deer individuals from NEC, 70 red deer individuals from LPP, 21 wild boar individuals from LPP and 42 wild boar individuals from CAB.

During the captures in the three study sites, each of the captured individuals were weighed, sexed and aged. Since these metrics were collected differently across the three study sites and were either continuous or categorical, we standardized the data and classified the age as subadult (*i.e.* individuals between 1 and 2-year old) or adult (*i.e.* more than 2 years) and the weight in three categories: < 80, [80-95] or > 95 kg. For red deer, since only a few males were captured and equipped with GPS collars (in the NEC), we focused the analyses on females.

We monitored each species in two areas with distinct drive hunting contexts. For both species, but especially red deer, the study sites had marked differences in terms of hunting disturbance (Fig. 1). For red deer, hunting disturbance was lower in LPP than in NEC, and for wild boar hunting disturbance was lower in LPP than in CAB. Actually, NEC and LPP showed similar frequencies of hunting days (one per week), but differed in their number of drive hunts performed each hunting day and ultimately, during a whole hunting season (66 ± 17 drive hunts per hunting season for NEC and 29 ± 8 drive hunts per hunting season for LPP; Fig. 1). Moreover, each drive hunt in NEC involves a greater number of beaters (37 ± 13 per 100 ha of hunting area vs. 17 ± 8 for the same area in LPP; Fig. 1) and dogs (47 ± 19 per 100 ha of hunting area vs. 6 ± 4 for LPP; Fig. 1). However, the number of shooters did not differ between the two sites (41 ± 13 shooters per 100 ha of hunting area for NEC and 38 ± 16 for LPP; Fig. 1). For wild boar, CAB and LPP also differed in their number of drive hunts during a given hunting season (91 ± 10 drive hunts per hunting season for CAB and 29 ± 8 drive hunts per hunting season for LPP; Fig. 1) and the number of dogs used during each drive hunt (11 ± 7 per 100 ha of hunting area vs. 6 ± 4 for LPP; Fig. 1), but had similar number of shooters and beaters involved in each drive hunt (37 ± 17 shooters and 17 ± 9 beaters per 100 ha of hunting area for CAB and 38 ± 16 shooters and 17 ± 8 beaters for LPP; Fig. 1). Since hunting with higher numbers of dogs (Sforzi and Lovari 2000, Grignolio et al. 2011) or more frequently may induce stronger effects on prey behaviour, we may still expect differences in terms of wild boar's space use during the drive-hunting season between the two study sites.

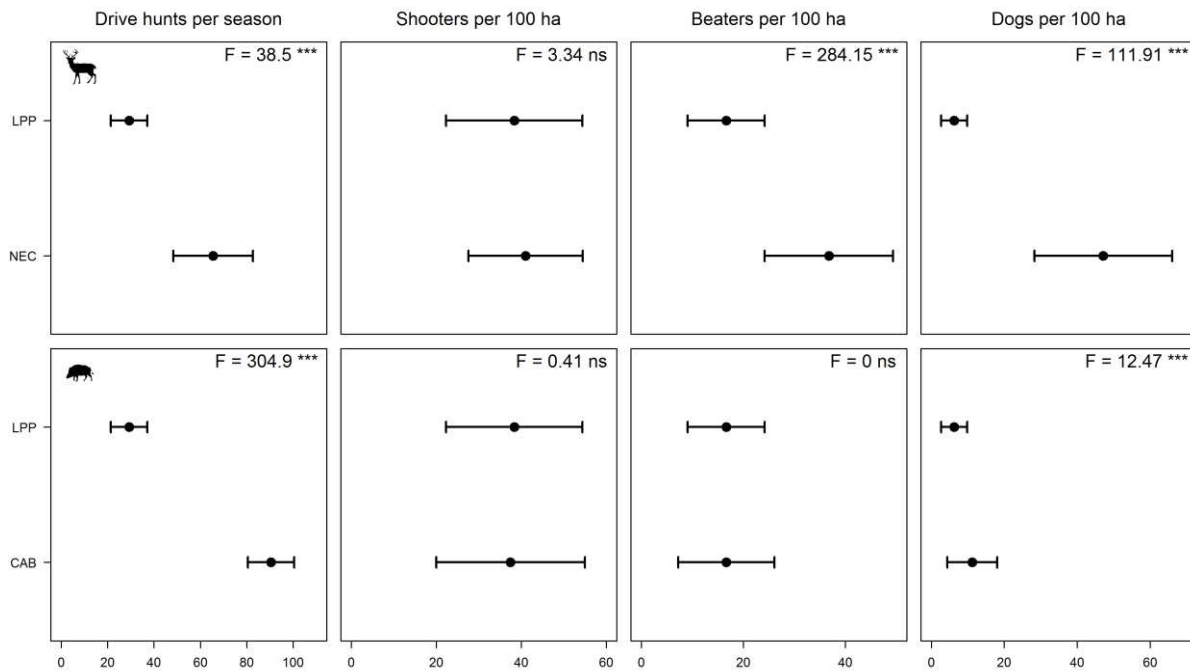


Figure 1 Means and standard deviations of the four variables used to describe hunting effort for red deer (*Cervus elaphus*) and wild boar (*Sus scrofa*) in the three different study areas (NEC, LPP and CAB). The four variables characterizing hunting effort are the number of drive hunts per hunting season and the number of shooters, beaters and dogs per 100 ha drive hunt. F-values are indicated for one-way ANOVAs testing site effects for each species independently. Stars denotes significant differences in the selected variable between sites: *** $p < 0.001$, ** $p < 0.01$, * $p < 0.05$, . $p < 0.1$, ns $p > 0.1$ or no significant differences.

2. Data selection and spatial metrics calculation

To study variation in space use of any individual in relation to risk levels, we first characterized the movement behaviour of each individual using (i) its monthly home range size and (ii) its use of risky habitats. We defined the monthly home range of the animal as its 95% monthly utilization distribution (K95) based on one location every 12 hours and using the fixed kernel method (Worton 1989). The home range estimations were performed using the R package *adehabitatHR* (Calenge 2007). To comply with normality assumptions and to mitigate heteroscedasticity in the analyses, we log transformed K95 values. Since open habitats (*i.e.* meadows here) are known to provide little hiding cover and hence, are assumed to be risky habitats (Myrsterud and Ostbye 1999, Morellet et al. 2011), we assessed the use of risky habitats for each individual by calculating the probability of being in open habitats along the lines of Bonnot *et al.* (2015):

$$P_{open} = \frac{\text{Number of locations in open habitat}}{\text{Total number of locations in any habitat}} \quad (1)$$

Since both species exhibit differences in their activity levels between daytime and nighttime (bimodal activity pattern for red deer: Georgii 1981, Georgii and Schröder 1983; nocturnal activity pattern for wild boar: Boitani et al. 1994) and since hunters are only active at day, we distinguished day and night periods in the analyses. To properly compare these two periods of day, we only retained individuals presenting similar

numbers of fixes during daytime and nighttime (*i.e.* differences in the number of daily and nightly fixes must not exceed 30 %, following the recommendations of Bonnot *et al.* (2015). Then, to investigate space use at the individual level in relation to hunting risk, while accounting for confounding effects of changes in vegetation structure, food availability or stage in the animal's life cycle (Bonnot *et al.* 2015), we also contrasted two periods of risk for the calculation of the two previous spatial metrics: one low-risk period (September) with only solitary hunting modes (still hunting and hunting by stalking) and one high-risk period (November) characterized by drive hunts with dogs. We therefore excluded, from the calculation of the metrics, individuals that were not monitored over these two periods or had quite unbalanced numbers of fixes between the two periods. We finally included in the analyses 55 red deer individuals (31 from LPP and 24 from NEC) and 18 wild boar individuals (9 from each site).

3. Statistical analysis

In order to identify and disentangle potential external and internal sources of variation in terms of individual's space use, we used (i) linear mixed models for home range size (see Equation 2 below) and (ii) generalized linear mixed models with a logit link and a binomial distribution for errors for the probability of being in risky habitats (see Equation 3 below), separately for each species. First, we fitted the linear mixed model including three external factors (hunting risk through two risk levels, period of day and sites) and three internal factors (age, sex, weight) as follows:

$$MB_i = \mu + \alpha_j \times age_i + \beta_k \times sex_i + \delta_l + \gamma_m + \xi_n + \rho_p + u_i \quad (2)$$

where MB_i is the expectation of the modelled variable (either the logarithm of K95 or the logit of the probability of being in risky habitats) for the animal i . The coefficient u_i is a random effect describing the inter-individual variability, with a Gaussian distribution $u_i \sim N(0, \sigma_u^2)$. The coefficient μ is the intercept of the model. The other coefficients describe the effects of internal and external variables. The coefficient α_j is the effect of risk level j ($j = 1, 2$ corresponding to low-risk and high-risk period respectively); β_k is the effect of the period of the day ($k = 1, 2$, corresponding to day and night respectively), δ_l is the effect of the site (to account for differences in hunting effort with two sites for each species), γ_m is the effect of the age class ($m = 1, 2$ for subadult and adult -- for red deer only -- respectively), ξ_n is the effect of the sex (for wild boar only, $\xi_n = 1, 2$ for males and females respectively), and ρ_p is the effect of the age class ($p = 1, 2, 3$ for '< 80', '[80-95]', and '> 95' kg respectively). We fitted the models using the R package lme4 (Bates *et al.* 2015).

RESULTS

To investigate potential space use adjustment of individuals in relation to external and internal factors, we computed two models, one for each of the selected spatial metrics. First, we found that home range areas of both species were mainly affected by external factors (*i.e.* level of risk, period of the day or site effects; Table 5.1). On one hand, red deer home range areas increased with the type of risk ($\alpha_{\text{during}} = 0.78$, SE = 0.09; Table 5.1). That is, monthly home range areas were significantly larger during the high-risky

drive-hunting season than before it, during the low-risk period (Fig. 2). However, we found little support that the period of the day ($\beta_{\text{night}} = 0.07$, SE = 0.09; Table 5.1) and hunting disturbance (*i.e.* site effect, $\gamma_{\text{NEC}} = -0.07$, SE = 0.26; Table 1) also influenced red deer home range areas, as well as the internal factors (age: $\delta_{\text{subadult}} = -0.05$, SE = 0.31 and weight: $\sigma_{[80-95]} = -0.49$, SE = 0.36, $\sigma_{>95} = -0.36$, SE = 0.35; Table 1; Fig. 3). On the other hand, wild boar individuals mostly adjusted their home range areas in relation to the period of day ($\beta_{\text{night}} = 0.49$, SE = 0.21; Table 1). They enlarged their home ranges at night when compared to daytime (Fig. 2). Wild boar home range areas were also affected by the study sites ($\gamma_{\text{LPP}} = -0.64$, SE = 0.33; Table 1). Individuals from LPP had smaller home ranges than those from CAB. Nonetheless, no effect was detected for the level of risk ($\alpha_{\text{during}} = -0.14$, SE = 0.21; Table 1), as well as for any of the internal factors (sex: $\rho_{\text{male}} = 0.96$, SE = 0.66 and weight: $\sigma_{[80-95]} = 0.43$, SE = 0.82; Table 1).

Table 1: Estimated coefficients, their standard errors and the associated p-values in the two linear mixed models (one for each species: red deer and wild boar) studying the variation in 95 % home range areas in relation to (i) external factors (the level of hunting risk (Risk), the period of day (DayNight) and the hunting effort through the site effect (Site)), (ii) internal factors (age, weight and sex) and (iii) the individual random effect (see Equation 2).

	Red deer			Wild boar		
	Estimates	SE	P-value	Estimates	SD	P-value
Intercept	$\mu = 5.36$	0.37		$\mu = 6.25$	0.28	
Risk	$\alpha_{\text{during}} = 0.78$	0.09	< 0.001	$\alpha_{\text{during}} = -0.14$	0.21	> 0.1
DayNight	$\beta_{\text{night}} = 0.07$	0.09	> 0.1	$\beta_{\text{night}} = 0.49$	0.21	< 0.05
Site	$\gamma_{\text{NEC}} = -0.07$	0.26	> 0.1	$\gamma_{\text{LPP}} = -0.64$	0.33	< 0.05
Age	$\delta_{\text{subadult}} = -0.05$	0.31	> 0.1	NT	NT	NT
Weight	$\sigma_{[80-95]} = -0.49$ $\sigma_{>95} = -0.36$	0.36 0.35	> 0.1	$\sigma_{[80-95]} = 0.43$	0.82	> 0.1
Sex	NT	NT	NT	$\rho_{\text{male}} = 0.96$	0.66	> 0.1

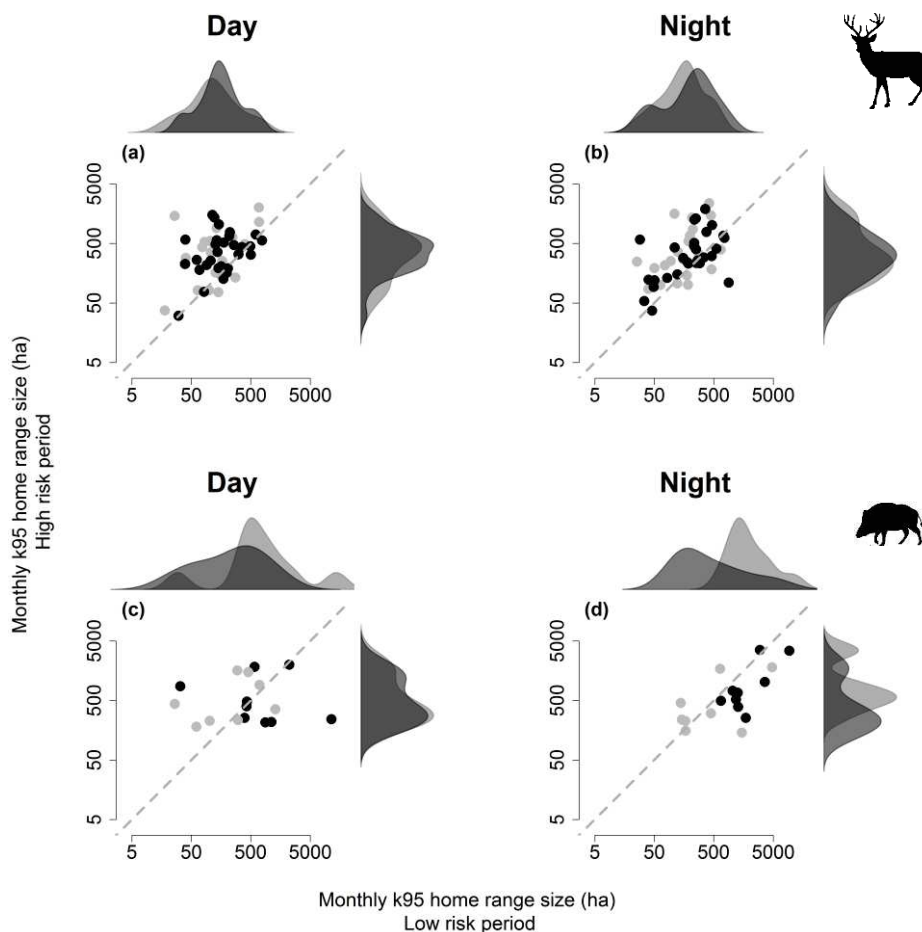


Figure 3: Relationships of log transformed monthly K95 home range size between two risk levels: high-risk period (during the hunting season; y-axis) and low-risk period (before the hunting season; x-axis) at day (left panels a,c) and night-time (right panels b,d) for red deer (a,b) and wild boar (c,d). Each dot corresponds to a unique individual from either NEC (in light grey) or LPP (in black) for red deer and CAB (in light grey) or LPP (in black) for wild boar. The dashed light grey line represents the 1:1 line. Density curves are represented for each spatial variable during highrisk and low-risk period at both day and night-time for NEC or CAB (in light grey) and LPP (in black) and are computed by kernel density functions.

The probability of being in open areas was only tested for red deer, since wild boar individuals rarely used open areas in the two study sites. Similarly, the metric was mostly influenced by external factors (*i.e.* level of risk, period of the day or site effects; Table 2), but we did not detect any effect of the internal factors (age: $\delta_{\text{subadult}} = 0.75$, SE = 0.55 and weight: $\sigma_{[80-95]} = -0.14$, SE = 0.64, $\sigma_{>95} = 0.72$, SE = 0.60; Table 2). Therefore, the probability of being in risky habitats was higher during nighttime (Fig. 4; $\beta_{\text{night}} = 3.13$, SE = 0.19; Table 2) and in the NEC ($\gamma_{\text{NEC}} = 1.89$, SE = 0.45; Table 5.2), but decreased with increasing type of risk ($\alpha_{\text{during}} = -0.57$, SE = 0.11; Table 2).

Table 2: Estimated coefficients, standard errors and the associated *p*-values in the generalized linear mixed models studying the probability for red deer of being in risky habitats in relation to (i) external factors (the level of hunting risk (*Risk*), the period of day (*DayNight*) and the hunting effort through the site effect (*Site*)), (ii) internal factors (age, weight and sex) and (iii) the individual random effect (see Equation 2).

	Estimates	SE	P-value
External factors			
Intercept	$\mu = -6.28$	0.69	
Risk	$\alpha_{\text{during}} = -0.57$	0.11	< 0.001
DayNight	$\beta_{\text{night}} = 3.13$	0.19	< 0.001
Site	$\gamma_{\text{NEC}} = 1.89$	0.45	< 0.001
Internal factors			
Age	$\delta_{\text{subadult}} = 0.75$	0.55	> 0.1
Weight	$\sigma_{[80-95]} = -0.14$ $\sigma_{>95} = 0.72$	0.64 0.60	> 0.1
Sex	NT	NT	NT

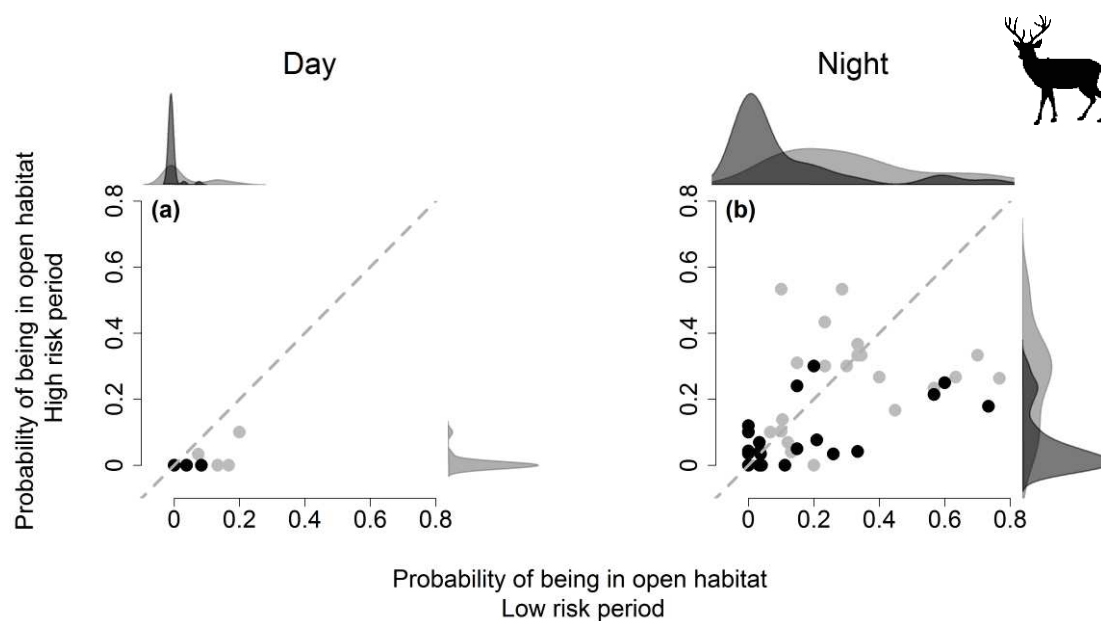


Figure 4: Relationships of the probability of being in open habitat between two risk levels: high-risk period (during the hunting season; y-axis) and low-risk period (before the hunting season; x-axis) at day (a) and night-time (b) for red deer. Each dot corresponds to a unique individual from either NEC (in light grey) or LPP (in black) for red deer. The dashed light grey line represents the 1:1 line. Density curves are represented for each spatial variable during high-risk and low-risk period at both day and night-time for NEC (in light grey) and LPP (in black) and are computed by kernel density functions.

DISCUSSION

This study highlights changes in the use of space of two large ungulates (red deer and wild boar) in response to contrasting contexts of human predation, while accounting for both space and time variations in the perceived risk of predation. We found that, in both sites, red deer individuals adjusted their spatial behaviours depending on the levels and types of predation risk across the landscape. These results revealed changes in the use of space depending on the spatio-temporal context of predation risk and the trade-off between risk and resources that faces an individual subjected to human predation.

1. Changes in the use of space in response to two contrasting seasons of hunting risk

We found that red deer individuals enlarged their monthly home ranges and used less open areas during the drive hunting season as compared to still/stalk hunting season. These changes may be attributed to differences between the two seasons in (1) hunting effort (*e.g.* single vs. a group of hunters), hunting pressure (number of kills) and/or (2) hunting modes (ambush hunters using a ‘sit and wait’ or ‘sit and pursue’ strategy vs. cursorial hunters with an ‘active search’ strategy; Schmitz 2007).

The ‘threat-sensitivity’ hypothesis suggests changes in anti-predator responses depending on the magnitude of the threat. This hypothesis has been tested and confirmed for a wide range of species (Brown *et al.* 2006, Monclús *et al.* 2009, Papworth *et al.* 2013). Usually, they suggested increased anti-predator responses when the risk is higher. Drive hunting is characterized by higher hunting pressure (*i.e.* high number of prey that are killed) and higher hunting effort (*e.g.* several hunters, presence of dogs ; Vajas *et al.* 2020) compared to still/stalk hunting. Therefore, drive hunting may be perceived as a greatest threat by prey. Enlarging home ranges may reflect flights in order to avoid hunters or exploration in order to include more refuge areas or resource patches. Similarly, since open areas provide no or very few shelters and are characterized by a high probability of being detected by hunters, reducing the use of open areas may be a strategy to avoid the risk of being detected and then killed by hunters. Therefore, our results tend to support the ‘threat-sensitivity’ hypothesis as individuals increased their home ranges and used less open areas with increasing hunting threat.

In addition, it has been shown that predator search mode affects proactive behaviours of prey. For example, Thaker *et al.* (2011) found a stronger avoidance of ‘sit and pursue’ predators like lions than of cursorial predators like wild dogs or cheetahs. As ambush predators are more predictable, the predation risk they posed are usually associated to specific habitats or vegetation types. In this study, human hunting poses a specific framework of predation risk based on a single predator, preventing from any interaction with other predators, which may display different hunting modes. However, each season could not be discriminated by hunting modes. Indeed, still hunters may be perceived by prey as ambush predators, which remain at a fixed location and then may shoot prey when close enough, while both stalk hunters and drive hunters may be identified as cursorial active predators, which seek prey over large areas (*i.e.* stalk hunters or beaters and dogs) and attack them silently (*i.e.* shooters). Further investigations are

therefore required to fully understand the role of human hunting modes in prey changes in the use of space.

On the contrary, wild boar individuals did not respond to seasonal variations of hunting risk by changing their home range size. They may perceive similarly the risk posed by the two hunting modes – single vs. drive hunting – or they respond to seasonal variations by shifting their home range or shifting between habitat types within their home range. Further investigations would be required to confirm this last explanation. Finally, several studies have highlighted larger home ranges during winter in response to hunting (e.g. Calenge et al. 2002). Thus, wild boar may have enlarged their home range in response to hunting as compared to the summer season in order to include refuge areas, but they may not need to respond more accurately over the whole autumn-winter period according to different hunting strategies.

2. Changes in the use of space between sites and period

Home range size may depend on predation risk or human disturbance (Tufto et al. 1996) as well as on other environmental factors such as resources distribution, availability and quality (Bowers et al. 1990, McLoughlin et al. 2000, Anderson et al. 2005), presence of conspecifics (Hixon 1980, Saunders and McLeod 2009) or thermic conditions (Mori et al. 2014). For example, individuals may reduce the extent of their home range when resources are more abundant or of better quality (Saïd et al. 2009) or on the contrary, increase them to seek for refuge areas as a protection against risk or thermic stress (Fattebert et al. 2017).

We found that wild boar had larger home ranges in CAB compared to LPP. These two study sites differed in terms of habitat and human disturbance. Animals are globally more disturbed by humans in CAB than in LPP (hunting effort, other recreative activities). Since human disturbance is higher in CAB than in LPP, perceived risk by prey should also be higher. Larger home ranges may thus be the result of both displacements after contacts with humans or exploration for refuge areas or new resource patches and other external factors like resources. In this study, we focused the analyses during the autumn-winter period when food availability may be limiting. However, additional food is spread on transects during the hunting period (see Saïd et al. 2012 for further details) in CAB, while supplementary feeding is forbidden in LPP. Scattering grain should lead to smaller home ranges in CAB suggesting that food availability is not the limiting factor in our study.

On the contrary, we found no changes in home range sizes of red deer between the two study sites, NEC and LPP. Yet, they differed in terms of human disturbance and resources. Indeed, NEC is a highly tourist site, while LPP is a restricted area based on its National Hunting and Wildlife Reserve status. In addition, during the drive hunting season, hunting effort is higher in NEC due to higher densities of beaters and dogs and more frequent drive hunts. Therefore, in a same way as for wild boar, we were expecting a higher perceived risk by red deer in NEC in comparison with LPP associated with an increasing size of their home range. Surprisingly, red deer did not tend to modify their home range between the two study sites. They may either (1) perceive human risk

identically or space use is not so acutely adjusted during the autumn-winter period or (2) be unable to adjust more their spatial behaviour. The second explanation may suggest a threshold response; individuals might still perceive differences in human risk but they have reached a maximum response. Indeed, the intensity of the response of animals to an increasing perceived risk may reach a plateau due to the associated costs for the animals or, in this particular example of home range, further increase the extent of home range did not provide more refuge areas or food patches but may increase potential contacts with hunters or conspecifics.

Predation risk posed by humans is structured in time and space. Therefore, even if the level of threat is constant, anti-predator behaviours may still differ in areas with different levels of risk as perceived *a priori* by prey or at different times depending on the presence/absence of predators (Creel et al. 2008). Regardless of the season of hunting risk, red deer showed higher use of open areas at night in LPP and NEC. Open areas can be identified as foraging areas for red deer, but they also provide very few shelter. These areas may be associated with a high probability of being detected by hunters and may be perceived as more risky areas, in a similar way than for natural predation. Therefore, red deer may increase their use of open risky areas at night as hunting is not allowed at night in France during both seasons (*i.e.* single and drive hunting seasons). However, they did not modify their home range size between day and night, whereas wild boar individuals enlarge their home range at night, probably due to their nocturnal activity (Boitani et al. 1994).

PERSPECTIVES

We plan to use the Euroboar database to better investigate the relative contribution of landscape features and hunting conditions in the temporal variations in home range size of wild boar.

Euroboar is a project initiated in 2016 which brings together 27 research groups from 18 countries and aims at investigating the biology and movement ecology of wild boar under contrasting habitats and management regimes.

The study is based on 8 study sites with GPS data including control areas with no hunting.

ACKNOWLEDGEMENTS

This study was financially supported by the French Agency for Biodiversity (Office Français pour la Biodiversité), the François Sommer Foundation and the Costaud project (grant number 2015-00099650). We are especially grateful to the staff of Chambord: Etienne Guillaumat, Blaise Decrouy, Freddy Cariello, Christian Gambier, Adrien Gerard, Philippe Hubert, Damien Joly, Jacques Lefebvre and Pierre Charpentier, to the previous technicians of La Petite Pierre and Chateauvillain: Jean-Luc Hamann and Serge Brandt and finally to all the contractors, interns and volunteers of each site for their help during capture days. We would like to address special thanks to Maryline Pellerin for her coordination of scientific studies in Chambord and Emmanuelle Richard for her help on hunting data from Chambord.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

All authors contributed to data collection: AC, EG and SS for NEC site, CR and EB for CAB site and VS and SS for LPP site. AC cleaned-up the data. AC and CC conducted the analyses. AC wrote the first draft of the paper. All authors contributed to revisions of the first manuscript and gave the final approval.

REFERENCES

- Anderson, D. P. et al. 2005. Factors influencing female home range sizes in elk (*Cervus elaphus*) in North American landscapes. – *Landsc. Ecol.* 20: 257–271.
- Apollonio, M. et al. 2010. European ungulates and their management in the 21st century. – Cambridge University Press.
- Basille, M. et al. 2015. Plastic response of fearful prey to the spatiotemporal dynamics of predator distribution. – *Ecology.* 96: 2622–2631.
- Bates, D. et al. 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models using lme4. – *J. Stat. Softw.* 67: 1–48.
- Bjørneraas, K. et al. 2010. Screening global positioning system location data for errors using animal movement characteristics. – *J. Wildl. Manage.* 74: 1361–1366.
- Boitani, L. et al. 1994. Spatial and activity patterns of wild boars in Tuscany, Italy. – *J. Mammal.* 75: 600–612.
- Bonnot, N. et al. 2013. Habitat use under predation risk: Hunting, roads and human dwellings influence the spatial behaviour of roe deer. – *Eur. J. Wildl. Res.* 59: 185–193.
- Bonnot, N. et al. 2015. Interindividual variability in habitat use: Evidence for a risk management syndrome in roe deer? – *Behav. Ecol.* 26: 105–114.
- Bowers, M. A. et al. 1990. Home range size adjustments by the eastern chipmunk, *Tamias striatus*, in response to natural and manipulated water availability. – *Can. J. Zool.* 68: 2016–2020.
- Brown, G. E. et al. 2006. The dynamic nature of antipredator behavior: prey fish integrate threat-sensitive antipredator responses within background levels of predation risk. – *Behav. Ecol. Sociobiol.* 61: 9–16.
- Calenge, C. et al. 2002. Summer and hunting season home ranges of wild boar (*Sus scrofa*) in two habitats in France. – *Game Wildl. Sci.* 19: 281–301.
- Calenge, C. 2007. The package “adehabitat” for the R software: A tool for the analysis of space and habitat use by animals. – *Ecol. Modell.* 197: 516–519.
- Caro, T. 2005. Antipredator defenses in birds and mammals. – University of Chicago Press.
- Chassagneux, A. et al. 2019. Proximity to the risk and landscape features modulate female red deer movement patterns over several days after drive hunts. – *Wildlife Biol.* 1: 1–10.
- Clinchy, M. et al. 2016. Fear of the human “super predator” far exceeds the fear of large carnivores in a model mesocarnivore. – *Behav. Ecol.* 27: arw117.

- Creel, S. et al. 2008. Time and space in general models of antipredator response: tests with wolves and elk. – *Anim. Behav.* 76: 1139–1146.
- Creel, S. et al. 2014. Effects of predation risk on group size, vigilance, and foraging behavior in an African ungulate community. – *Behav. Ecol.* 25: 773–784.
- Darimont, C. T. et al. 2009. Human predators outpace other agents of trait change in the wild. – *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106: 952–954.
- Eccard, J. A. et al. 2008. Foraging patterns of voles at heterogeneous avian and uniform mustelid predation risk. – *Oecologia*. 157: 725–734.
- Fattebert, J. et al. 2017. Landscape effects on wild boar home range size under contrasting harvest regimes in a human-dominated agro-ecosystem. – *Eur. J. Wildl. Res.* 63: 32.
- Fenn, M. G. P. and Macdonald, D. W. 1995. Use of middens by red foxes: risk reverses rhythms of rats. – *J. Mammal.* 76: 130–136.
- Georgii, B. 1981. Activity patterns of female red deer (*Cervus elaphus* L.) in the Alps. – *Oecologia* 49: 127–136.
- Georgii, B. and Schröder, W. 1983. Home range and activity patterns of male red deer (*Cervus elaphus* L.) in the Alps. – *Oecologia* 58: 238–248.
- Grignolio, S. et al. 2011. Effects of hunting with hounds on a non-target species living on the edge of a protected area. – *Biol. Conserv.* 144: 641–649.
- Hebblewhite, M. et al. 2005. Spatial decomposition of predation risk using resource selection functions: An example in a wolf-elk predator-prey system. – *Oikos* 111: 101–111.
- Helfman, G. S. 1989. Threat-sensitive predator avoidance in damselfish-trumpetfish interactions. – *Behav. Ecol. Sociobiol.* 24: 47–58.
- Hixon, M. A. 1980. Food Production and Competitor Density as the Determinants of Feeding Territory Size. – *Am. Nat.* 115: 510–530.
- Kauffman, M. J. et al. 2007. Landscape heterogeneity shapes predation in a newly restored predator-prey system. – *Ecol. Lett.* 10: 690–700.
- Keuling, O. et al. 2008. How does hunting influence activity and spatial usage in wild boar *Sus scrofa* L.? – *Eur. J. Wildl. Res.* 54: 729–737.
- Laundré, J. W. et al. 2010. The landscape of fear: ecological implications of being afraid. – *Open Ecol. J.* 3: 1–7.
- Lima, S. L. 1998. Nonlethal effects in the ecology of predator-prey interactions. – *Bioscience* 48: 25–34.
- Lima, S. and Dill, L. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation. – *Can. J. Zool.* 68: 619–640.
- Lone, K. et al. 2014. Living and dying in a multi-predator landscape of fear: roe deer are squeezed by contrasting pattern of predation risk imposed by lynx and humans. – *Oikos* 123: 641–651.
- Marchand, P. et al. 2014. Impacts of tourism and hunting on a large herbivores spatio-temporal behavior in and around a French protected area. – *Biol. Conserv.* 177: 1–11.

- Mcloughlin, P. D. et al. 2000. Intraspecific variation in home range overlap with habitat quality: a comparison among brown bear populations. – *Evol. Ecol.* 14: 39–60.
- Mohlman, J. L. et al. 2019. Nonconsumptive effects of hunting on a nontarget game bird. – *Ecol. Evol.* 9: 9324–9333.
- Monclús, R. et al. 2009. Testing the threat-sensitive predator avoidance hypothesis: physiological responses and predator pressure in wild rabbits. – *Oecologia* 158: 615–623.
- Morellet, N. et al. 2011. Landscape composition influences roe deer habitat selection at both home range and landscape scales. – *Landsc. Ecol.* 26: 999–1010.
- Mori, E. et al. 2014. Patterns of spatial overlap in a monogamous large rodent, the crested porcupine. – *Behav. Processes* 107: 112–118.
- Mysterud, A. and Ostbye, E. 1999. Cover as a habitat element for temperate ungulates: effects on habitat selection and demography. – *Wildl. Soc. Bull.* 27: 385–394.
- Palmer, M. S. et al. 2017. A dynamic landscape of fear: prey responses to spatiotemporal variations in predation risk across the lunar cycle. – *Ecol. Lett.* 20: 1364–1373.
- Papworth, S. et al. 2013. Hunted woolly monkeys (*Lagothrix poeppigii*) show threat-sensitive responses to human presence. – *PLoS One.* 8: e62000.
- Ross, J. et al. 2013. Activity patterns and temporal avoidance by prey in response to Sunda clouded leopard predation risk. – *J. Zool.* 290: 96–106.
- Säid, S. et al. 2009. What shapes intra-specific variation in home range size? A case study of female roe deer. – *Oikos.* 118: 1299–1306.
- Säid, S. et al. 2012. Sex effect on habitat selection in response to hunting disturbance: The study of wild boar. – *Eur. J. Wildl. Res.* 58: 107–115.
- Saunders, G. and McLeod, S. 1999. Predicting home range size from the body mass or population densities of feral pigs, *Sus scrofa* (Artiodactyla: Suidae). – *Aust. J. Ecol.* 24: 538–543.
- Schmitz, O. J. 2007. Predator diversity and trophic interactions. – *Ecology* 88: 2415–2426.
- Sforzi, A. and Lovari, S. 2000. Some effects of hunting on wild mammalian populations. – *Ibex J. Mt. Ecol.* 5: 165–171.
- Thaker, M. et al. 2011. Minimizing predation risk in a landscape of multiple predators: Effects on the spatial distribution of African ungulates. – *Ecology* 92: 398–407.
- Toïgo, C. et al. 2008. Disentangling natural from hunting mortality in an intensively hunted wild boar population. – *J. Wildl. Manage.* 72: 1532–1539.
- Tolon, V. et al. 2009. Responding to spatial and temporal variations in predation risk: space use of a game species in a changing landscape of fear. – *Can. J. Zool.* 87: 1129–1137.
- Tufto, J. et al. 1996. Habitat use and ecological correlates of home range size in a small cervid: the roe deer. – *J. Anim. Ecol.* 65: 715–724.
- Vajas, P. et al. 2020. Many, large and early: Hunting pressure on wild boar relates to simple metrics of hunting effort. – *Sci. Total Environ.* 698: 134251.
- Worton, B. J. 1989. Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. – *Ecology* 70: 164–168.

SUPPLEMENTARY MATERIAL

Table S1: Characteristics of the three study sites: the National Estate of Chambord (NEC), the National Hunting and Wildlife Reserve of La Petite Pierre (LPP) and the Chateauvillain-Arc-en-Barrois forest area (CAB). Climatic data are from Météo France over the 1981-2017 period.

	National Estate of Chambord (NEC)	National Hunting and Wildlife Reserve of La Petite Pierre (LPP)	Châteauvillain-Arc en Barrois national forest (CAB)
Monitored species	Red deer	Red deer Wild boar	Wild boar
Monitoring period	2015-2017	2003-2016 (red deer) 2013-2015 (wild boar)	2005-2016
Longitude	47°36 N	48°51'41" N	48°02 N
Latitude	1°31 E	7°19' 15"E	4°56 E
Altitude	72-128 m a.s.l.	190-420 m a.s.l.	265-430 m.a.s.l.
Area	5,439 ha	2,670 ha	8,500
Enclosure	Wall-fenced	Not fenced	Partly, electric fenced
Climate	Semi-oceanic	Continental	Oceanic
Mean temperatures	4.4°C (January) 19.7°C (July)	1.4°C (January) 19.4°C (July)	2.1 °C (January) 18.9 °C (July)
Mean annual rainfall	863.5 mm	863.5 mm	867.6 mm
Hunting modes	Still/stalking hunting Drive hunting	Still/stalking hunting Drive hunting	Still/stalking hunting Drive hunting
Drive hunting season	November-February (1/week)	October-February (1/week)	November-February (2/week)
Reference	-	Chassagneux et al. 2019	Saïd et al. 2012

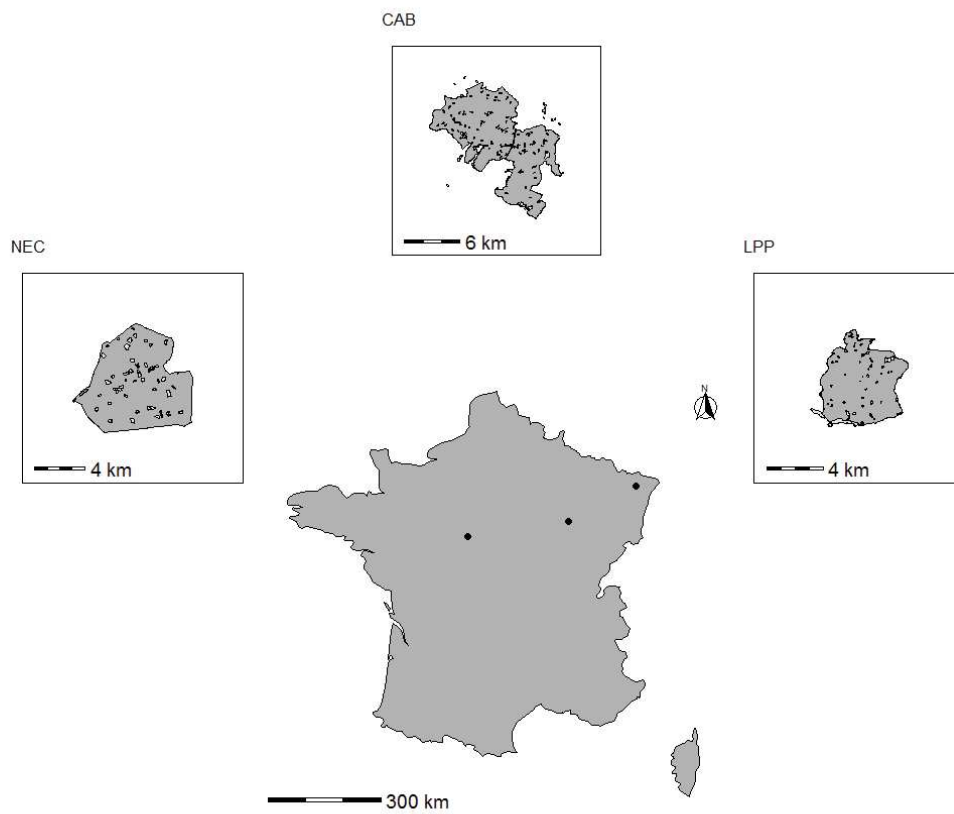


Figure S1: Map of the three study sites: the National Estate of Chambord (NEC; France), the National Hunting and Wildlife Reserve of La Petite Pierre (LPP; France) and the Chateauvillain-Arc-en-Barrois forest area (CAB; France). We highlighted open areas (meadows) in light grey for the three study sites, while all other vegetation types (bush, forest or artificialized areas) are in grey.

ANNEXE 2

Impact de la prédation naturelle par le loup (*Canis lupus*) sur la socialité du mouflon méditerranéen (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.)

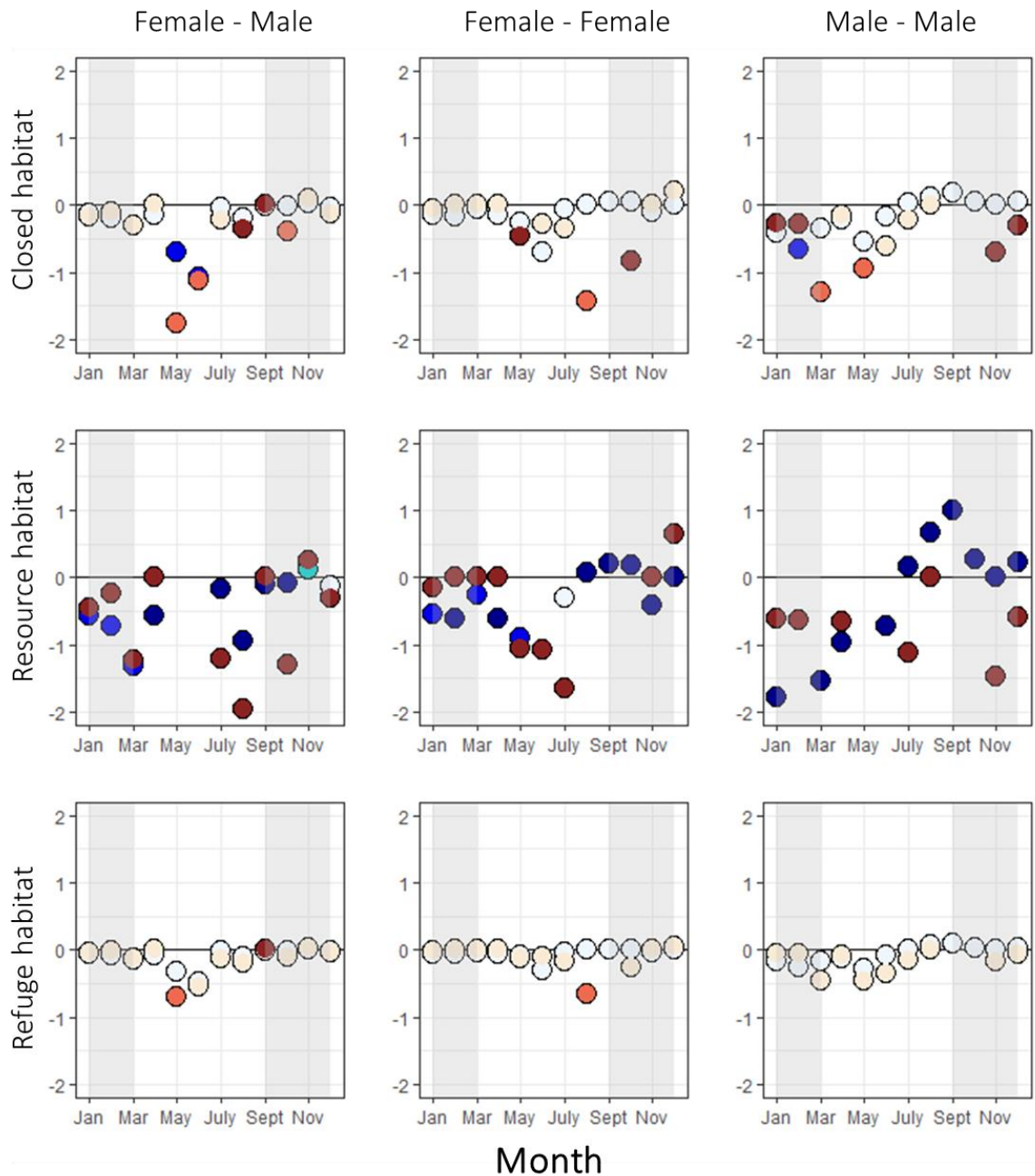
Dans cette annexe, nous avons étudié comment la variation temporelle du risque de prédation affecte la formation des groupes de Mouflon méditerranéens provenant d'une population du sud de la France. Nous avons étudié l'effet du risque de prédation sur la formation des groupes en comparant avant l'arrivée d'un prédateur naturel, le loup (*Canis lupus*), et après son installation en 2014 dans une population de mouflons méditerranéens. Pour cela, nous avons étudié si la sélection d'habitat contrastés en termes de fonctionnalité lors des évènements de fusion entre dyades, mis en avant dans le Chapitre 6, différait entre ces deux périodes, i.e. avant et après le retour de la prédation. Nous faisons l'hypothèse d'une sélection plus forte des milieux ouverts lors des évènements de fusion après l'arrivée du prédateur dans le site d'étude.

Les évènements de fusion correspondent à un rapprochement à moins de 50m d'une dyade, i.e. une paire d'individus, pendant au moins deux localisations successives (voir le Matériels et Méthode du Chapitre 6 pour plus d'informations concernant le suivi GPS, la détermination des dyades et des évènements de fusion). Nous avons modélisé les variations des ratios de sélection pour chaque type d'habitat et pour chaque sexe de dyade selon le mois. Pour un sexe de dyade donné, nous avons considéré un type d'habitat focal comme sélectionné ou évité lorsque l'intervalle de confiance à 95% (IC ; Wood, 2017) ne chevauchait pas le 1, soit la valeur de référence indiquant une utilisation des différents types d'habitats dans les mêmes proportions que leurs disponibilités au sein du chevauchement des domaines vitaux.

Afin de déterminer si la sélection d'habitat pour ces évènements de fusion différait entre ces deux périodes, i.e. avant et après le retour de la prédation naturelle dans le site d'étude, selon le sexe des paires d'individus, nous avons modélisé pour les deux périodes les variations des ratios de sélection standardisés pour chaque type d'habitat, pour chaque sexe de dyade et pour chaque zone (en dehors ou au sein de la RNCFS, voir Chapitre 6) selon le mois de l'année, en utilisant des modèles mixtes additifs généraux (GAMMs) avec le package gamm4 (Wood, 2017). Nous avons ajouté l'identité de la dyade (i.e. IDx et IDy) comme facteur aléatoire afin de tenir compte de la dépendance entre les mesures répétées. Nous avons ensuite calculé, pour chaque habitat, pour chaque zone et pour chaque type de sexe de dyade le delta de l'indice de sélection, en faisant la différence entre après et avant le retour du loup. Nous avons dans ce jeu de données 136 dyades avant le loup et 172 dyades après.

Nous observons tout d'abord des résultats qui suivent les mêmes tendances que les résultats de la partie 1 de ce Chapitre, avec des évènements de fusion ayant lieu préférentiellement dans les milieux ouverts, quelque-soit la période. En effet, nous observons une conservation forte de l'évitement des milieux fermés considérés comme risqués pour les trois types de dyades, avec très peu de différence entre les deux périodes (Figure 1). Nous constatons néanmoins des différences notables entre les deux périodes (Figure 1), notamment pour les habitats correspondant aux ressources. Concernant la classe d'habitat refuge, sa sélection pour les évènements de fusion est moins affectée par l'arrivée du prédateur, la différence entre les deux périodes étant moindre que pour les précédents habitats (Figure 1). Nous pouvons également observer une augmentation de la sélection des habitats ressources et refuges au cours du mois de Septembre pour les dyades M_M.

Il serait donc intéressant de considérer plus en détail l'impact de la prédation naturelle par le loup sur la formation de groupes dans cette population de mouflons méditerranéens.



● Hors réserve ● Sélection ● Passe d'évitement ● Passe de sélection ● Évitement
 ● Réserve ● maintenue ● à sélection ● à évitement ● maintenue

Figure 1 : Différence entre le ratio de sélection de l'habitat pendant les événements de fusion avant et après l'arrivée du loup, spécifique au sexe de la dyade de mouflon méditerranéen du Caroux-Espinouse, sud de la France. Les points inférieurs à 0 montrent une baisse du ratio de sélection après l'arrivée du loup, ceux supérieurs à 0 une augmentation. En rouge, les événements de fusion hors réserve, en bleu au sein de la réserve. L'intensité des couleurs de points représentent une conservation ou un évitement de la sélection/évitement de l'habitat entre les deux périodes. Les bandes grises correspondent à la période de chasse.

ANNEXE 3

Réseau Ongulés sauvages
Lettre d'information n°23 Février 2019

Comment la densité de structures linéaires dans le paysage influence-t-elle l'utilisation de l'espace chez les grands herbivores ?

Julie SEIGLE-FERRAND¹, Pascal MARCHAND², Sonia SAÏD², Nicolas MORELLET³,
Eric BAUBET², Glenn YANNIC¹, Anne LOISON¹, Mathieu GAREL²

¹Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive, CNRS, Université de Lyon.

²Centre for Biodiversity Dynamics, Department of Biology, Norwegian University of Science and Technology. Norvège

³ONCFS - Unité Ongulés Sauvages.

Cette thèse s'inscrit dans le cadre du projet ANR (Agence nationale de la recherche) Mov-It (2017-2021) : Ungulates MO-Ving across heterogeneous landscapes: identifying behavioural processes linking global change to spatially-explicit demographic performance and management et regroupe différentes équipes de recherche en écologie (LECA [CNRS], LBBE [CNRS], CEFS [INRA], ONCFS) en partenariat avec l'université de Swansea (Pays de Galles).

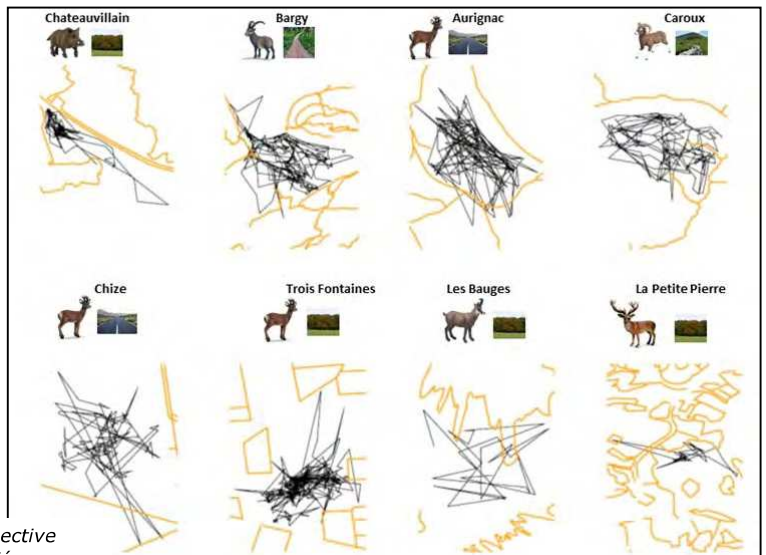
Routes et collisions, pistes et chemins qui exacerbent la fréquentation humaine et les dérangements, fermetures de certaines parcelles qui deviennent impénétrables, ... tous ces éléments sont autant de structures linéaires, plus ou moins perméables, dont les conséquences sur les déplacements et la répartition de la faune sauvage posent question dans un contexte de fragmentation croissante des habitats.

Chez certains grands herbivores, ces structures linéaires contribuent à l'établissement des domaines vitaux. Non seulement les animaux évitent de les traverser lors de leurs déplacements, mais ils servent également de repères visuels pour délimiter leur lieu de vie, en les repoussant préférentiellement en périphérie de leur domaine vital. On ignore par contre le rôle des caractéristiques individuelles (comme le sexe de l'animal) et spécifiques (comme la territorialité) sur ce comportement, empêchant pour l'heure toute généralisation. De même, on ne sait pas si la densité de structures à laquelle les animaux sont confrontés modifie la façon dont ils les utilisent pour positionner leurs domaines vitaux. Pour en savoir plus, nous avons donc mené une analyse comparative sur 10 populations d'ongulés regroupant les mâles et femelles de 6 espèces : bouquetin, cerf, chamois, chevreuil, mouflon, sanglier. Ces 10 populations font face à des réseaux de structures linéaires plus ou moins importants, et ces 6 espèces présentent des caractéristiques contrastées en termes de territorialité, de grégarité, de tactique de fuite, ou encore de régime alimentaire. Grâce à ce jeu de données unique, nous avons pu confronter le domaine vital annuel de 694 animaux équipés de colliers GPS aux structures linéaires, anthropiques (routes et chemins) et naturelles (crêtes, lisières et talwegs), découpant leur paysage.

Carte des sites et espèces étudiés.

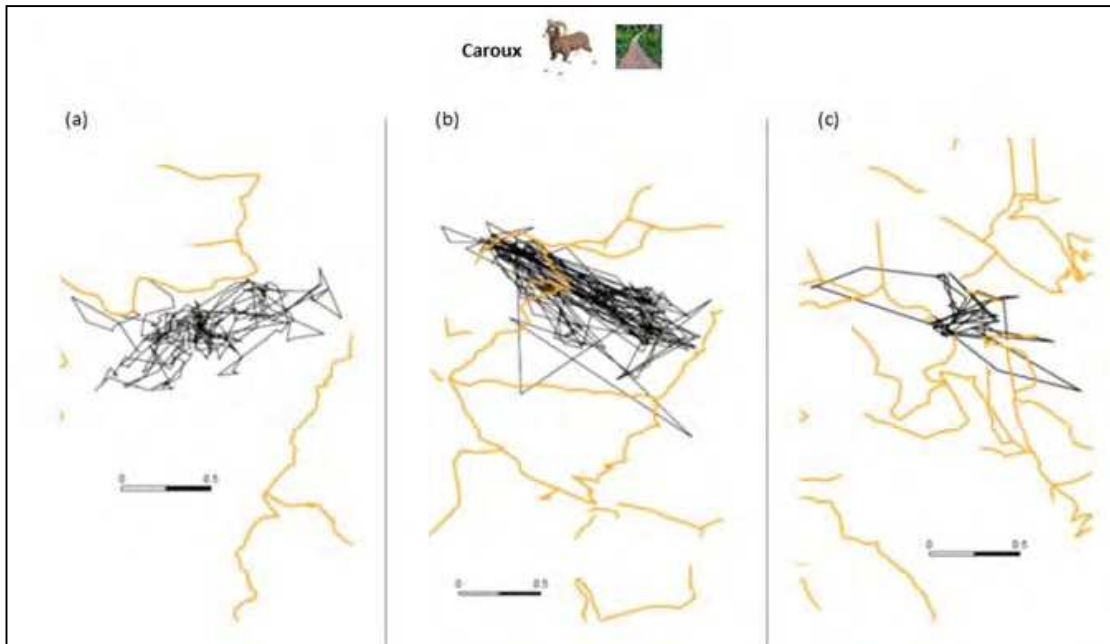


Quelle que soit l'espèce, nous avons mis en évidence que la majorité des structures linéaires étudiées contribue à l'établissement du domaine vital individuel des mâles comme des femelles. Ces structures sont ainsi majoritairement exclues du cœur des domaines vitaux et placées préférentiellement dans leur périphérie, plus rarement fréquentée par les animaux. Ce comportement pourrait s'expliquer par un évitement du risque perçu par l'animal à proximité des structures les exposant aux rencontres avec les humains (par exemple pour les voies de circulation anthropiques). D'autre part, ces éléments du paysage pourraient être des repères clés dans la représentation mentale de l'environnement de chaque individu grâce à laquelle il se positionne dans l'espace et par rapport à ses congénères.



Trajectoires d'animaux équipés de GPS (en noir) mises en perspective avec des structures linéaires (en orange) pour chaque site étudié.

En revanche, ce choix dépend de la densité de structures à laquelle chaque individu est confronté : lorsque la densité de structures est trop forte, les animaux ne peuvent plus les positionner en périphérie de leur domaine vital (Figure 3). On ne détecte alors plus de réponse comportementale des animaux à la présence de structures, qui se retrouvent invariablement au cœur comme à la périphérie de leur domaine vital. Ici aussi, la relation observée ne dépend que très peu du sexe de l'animal, de l'espèce et de ses caractéristiques propres. Ce résultat peut donc être généralisé à l'ensemble des espèces d'ongulés étudiées.



Trajectoire d'un mouflon dans le massif du Caroux en fonction de la densité de chemins autour de lui. En cas de faible densité (a), le mouflon évite les chemins, mais lorsque cette densité augmente (b,c) il devient de plus en plus difficile pour lui de ne pas les inclure dans son domaine vital.

Les structures linéaires, naturelles ou anthropiques, jouent donc un rôle important dans l'utilisation de l'espace par les grands herbivores. Par ailleurs, le réseau de structures linéaires doit être suffisamment lâche pour permettre aux individus un réel choix dans le positionnement de leur domaine vital. Dans un contexte de fragmentation accrue des habitats et de définition des trames vertes et bleues, la prise en compte de ces structures linéaires, de leur perméabilité, et du réseau qu'elles constituent, devraient donc permettre de mieux définir (et conserver) les habitats favorables et la connectivité entre ceux-ci. De plus, si ces structures linéaires impactent le mouvement des individus, les déplacements au cours de la période d'accouplement pourraient être modifiés et par conséquent les flux de gènes et la structuration génétique au sein et entre populations.

Une biche morte par déshydratation



Photo 2 : Détail de la tête



Photo 5 : Perforation de la joue droite



Photo 6 : Corps étranger extrait de la gueule

Thierry Migout (Chef de service ONCFS 10) nous communique le résultat surprenant d'une analyse de biche trouvée morte sur la commune de Dampierre (10) fin septembre 2018, à proximité d'un abreuvoir à petit gibier.

La présence d'un morceau d'os obstruant la cavité buccale avec perforation de la joue droite et du palais empêchait toute alimentation ou abreuvement. Les yeux creux indiquaient que l'animal était déshydraté.

Des cerfs en recherche de minéraux peuvent être amenés à ronger des matières osseuses. Cette biche s'est retrouvée avec un os coincé dans la mâchoire sans pouvoir l'évacuer.

RESUME : Les effets des changements globaux sur les habitats naturels sont de plus en plus perceptibles, et comprendre comment les animaux y répondent est nécessaire pour une meilleure gestion de leurs populations. C'est en effet à travers leur impact sur l'environnement, et essentiellement sur les habitats, que les activités humaines ont souvent le plus grand effet sur les écosystèmes, à travers le changement climatique, la fragmentation, la destruction de l'habitat, les changements dans l'utilisation des terres ou la surexploitation des ressources. Les ongulés constituent un exemple marquant de progression numérique et spatiale d'une guildes d'espèces dans des écosystèmes impactés par l'Homme. Cet essor démographique est à l'origine d'un nombre croissant d'interactions entre Homme et faune et place la gestion de ces espèces au cœur des préoccupations des politiques publiques. Dans ce contexte, j'ai étudié cinq espèces de grands ongulés sauvages : le chamois, le mouflon, le bouquetin, le chevreuil et le cerf, dans le cadre du projet Mov-It (Ungulates MOVing across heterogeneous landscapes: identifying behavioural processes linking global change to spatially-explicit demographic performance and management), soutenu par l'Agence Nationale de la Recherche (ANR). Dans un premier temps, je mets en évidence les liens entre variations intraspécifiques de la taille du domaine vital saisonnier des ongulés, le paysage (i.e. les ressources, le risque et l'hétérogénéité) et les traits d'histoire de vie de ces espèces. Je me suis ensuite intéressée plus particulièrement à l'influence des structures linéaires anthropiques et naturelles du paysage sur l'utilisation individuelle de l'espace. Je montre ainsi que les grands herbivores utilisent des structures linéaires du paysage pour délimiter leur domaine vital mensuel, mais que l'importance relative de ces structures linéaires dans la délimitation du domaine vital mensuel diminuait à mesure que leur densité augmentait dans le paysage local. Je mets également en évidence le caractère risqué des structures anthropiques pour les ongulés, en particulier l'effet de l'intensité de l'utilisation humaine de ces structures sur le nombre de traversées par les mouflons. Enfin, l'importance de la prise en compte du paysage du risque et des ressources sur l'organisation sociale est démontré. En effet, la formation de dyades (i.e. paires d'individus) est plus probable dans les milieux ouverts riche en ressources et lorsque le risque, incluant prédation et dérangement, est le plus fort (i.e. le jour). L'ensemble des résultats présentés dans ce travail de thèse a permis d'améliorer notre compréhension des effets de la structure du paysage et de la socialité sur la sélection d'habitat et le mouvement chez différentes espèces d'ongulés.

Mots-clés : Ongulés sauvages, Comportement, GPS, Ecologie spatiale, sélection d'habitat, fission-fusion, dérangements humains, domaine vital, herbivores.

ABSTRACT: In a context where the effects of global changes on natural habitats are increasingly noticeable, understanding how animals are influenced by anthropogenic processes is increasingly necessary to better manage their populations. It is indeed through their impact on the environment, and essentially on habitats, that human activities often have the biggest effect on ecosystems, through climate change, fragmentation, habitat destruction, changes in land use or overexploitation. Ungulates are a prominent example of numeric and spatial progression of a species guild in ecosystems impacted by humans. This demographic growth is at the origin of many interactions between humans and fauna, placing the management of these species at the heart of public policy concerns. In this context, I focused on five species of large wild ungulates: chamois, mouflon, ibex, roe deer and red deer, thanks to the Mov-It project (Ungulates MOVing across heterogeneous landscapes: identifying behavioral processes linking global change to spatially-explicit demographic performance and management), supported by the ANR. First, I highlight the links between ungulates intraspecific variation in their home range size, the landscape (i.e. resources, risk and heterogeneity,) and species life history traits. Then, I studied more specifically the influence of anthropogenic and natural linear features in the landscape on the individual use of space. I thus show that large herbivores use linear features of the landscape to delimit their home range, but that the relative importance of these linear features in delineating home ranges decreases as their density increases in the local landscape. I also highlight the risky nature of anthropogenic features for ungulates, showing how the intensity of human use of these features impacts the number of crossings by mouflons of anthropogenic structures. Finally, I demonstrate how much the effect of the landscape of risk and resources on the social organization of ungulates populations should also be considered. Indeed, the formation of dyads (i.e. pairs of individuals) is more likely in open resource environments and when the risk, including predation and disturbance, is greatest (i.e. during the day). All of the results presented in this thesis have improved our understanding of the effects of landscape structure and sociality on habitat selection and movement in different ungulate species.

Keywords: Wild ungulates, Behavior, GPS, Spatial ecology, habitat selection, fission-fusion, human disturbances, home range, herbivores.