Impacts de la variation spatiotemporelle des ressources sur les mouvements intra-saisonniers de deux grands herbivores de plaine

Ophélie Couriot

▶ **To cite this version:**

Ophélie Couriot. Impacts de la variation spatiotemporelle des ressources sur les mouvements intra-saisonniers de deux grands herbivores de plaine. Zoologie des vertébrés. Université Paul Sabatier, 2018. Français. NNT : . tel-03760046

HAL Id: tel-03760046
https://hal.science/tel-03760046

Submitted on 24 Aug 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

En vue de l'obtention du

DOCTORAT DE L'UNIVERSITE DE TOULOUSE

Délivré par : *l'Université Toulouse 3 Paul Sabatier (UT3 Paul Sabatier)*

Présentée et soutenue le *26/01/2018* **par :**

Ophélie COURIOT

Impacts de la variation spatiotemporelle des ressources sur les mouvements intra-saisonniers de deux grands herbivores de plaine

---

JURY

Stéphane AULAGNIER	Professeur d'Université	Président de Jury
Agnès BARDONNET	Directrice de Recherche	Rapportrice
Aurélien BESNARD	Chargé de Recherche	Rapporteur
Luca BÖRGER	Professeur d'Université	Rapporteur
Anne LOISON	Directrice de Recherche	Examinatrice
Mark HEWISON	Directeur de Recherche	Co-directeur
Sonia SAÏD	Chargé de recherche	Co-directrice
Nicolas MORELLET	Ingénieur de Recherche	Membre du Jury

Ecole doctorale et spécialité :

SEVAB : Ecologie, Biodiversité, Evolution

Unité de Recherche :

Comportement et Ecologie de la Faune Sauvage (UR 0035), INRA Castanet Tolosan (31)

Directeurs de Thèse :

Mark HEWISON et *Sonia SAÏD*

Rapporteurs :

Agnès BARDONNET, Aurélien BESNARD et *Luca BÖRGER*

Cette thèse a été financée par une convention de recherche entre l'Institut National de la Recherche Agronomique (INRA) et l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS), chacun ayant contribué à hauteur de 50% du coût total de l'étude.

Cette thèse a été réalisée au laboratoire Comportement et Ecologie de la Faune Sauvage (CEFS) de l'INRA à Castanet-Tolosan (Haute-Garonne).

Elle est constituée d'une introduction générale, de matériels et méthodes généraux, en français, de trois chapitres rédigés sous forme d'articles scientifiques, en anglais, et d'analyses complémentaires, relatives aux deux premiers chapitres, en français, et d'une discussion générale, en français également.

“It takes a lot of courage to release the familiar and seemingly secure, to embrace the new. But there is no real security in what is no longer meaningful. There is more security in the adventurous and exciting, for in movement there is life, and in change there is power.”

Alan Cohen

Remerciements

Ca y est, nous y sommes… on m'a dit un jour : « Dans tous les cas ça arrivera… tu ne sais pas comment ça va se finir, mais cela va arriver, et tu ne peux rien faire contre ça ! ». Mais avant que cela se finisse, j'aimerai remercier quelques personnes, sans qui tout cela n'aurait pas été tel que cela l'a été.

Tout d'abord, j'aimerai remercier les membres de mon jury de thèse, Stéphane Aulagnier, Agnès Bardonnet, Aurélien Besnard, Luca Börger, Mark Hewison, Anne Loison, Nicolas Morellet et Sonia Saïd pour leur intérêt pour ce travail de recherche et d'avoir accepté de faire partie de ce jury.

Ensuite je ne peux que remercier mes deux co-directeurs -officiels- de thèse, qui m'ont accompagnée pendant ces trois années. Mark, merci de m'avoir fait confiance depuis ma première année de master et de m'avoir accueillie dans ton équipe. Merci d'avoir été aussi présent et de m'avoir aidée dans ma formation de jeune chercheuse. Merci du temps que tu as passé à lire et corriger ce manuscrit (mais aussi les articles), et de ta disponibilité lors des nombreuses réunions que l'on a eu ou simplement lorsque j'avais une « petite » question. Merci également pour ta bonne humeur, ton optimisme et ton soutien moral. Merci aussi pour tous les à-côtés, et notamment tous les bons moments sur le terrain ou encore les soirées arrosées. À Sonia, merci d'avoir accepté cette co-direction. Je ne te connaissais pas avant de démarrer cette aventure et j'ai rencontré une co-encadrante à l'écoute. Merci non seulement d'avoir permis le cofinancement de cette thèse, pour ton encadrement, mais merci aussi pour ces fois où tu as endossé un rôle de maman et m'as rassurée sur bien des aspects.

Et comment ne pas remercier mon encadrant non officiel, sans qui je ne serai pas là, et qui a, sans nul doute, été la personne la plus présente tout du long de ma thèse. Nicolas, je te remercie de m'avoir prise sous ton aile lors de mon stage de deuxième année de master, grâce à toi, j'ai été embarquée dans ce domaine plus que fascinant qu'est l'écologie du mouvement. Tu as ensuite fait tout ton possible pour décrocher les financements afin que je puisse poursuivre en thèse sur ce sujet. Durant cette thèse il y a eu des hauts mais aussi des bas, et malgré tout, tu as toujours été présent et disponible pour m'encadrer du mieux possible. Merci pour toute l'énergie que tu as investie tout au long de la thèse, merci pour ces discussions scientifiques –ou non-, tes lectures, relectures, re-relectures… tes coups de pied aux fesses et aussi tes encouragements, ces moments de terrain qui m'ont permis de faire des petites pauses (je crois que le meilleur étaient les captures de faons, fatigantes, mais vraiment chouettes !). Enfin tout cela pour dire que j'ai eu beaucoup de chance de t'avoir comme encadrant. Du fond du cœur, merci !

I would also like to thank all the members of my thesis committee, Christophe Bonenfant, Francesca Cagnacci, Simon Chamaillé, Mark Hewison, Philip

McLoughlin, Nicolas Morellet and Sonia Saïd, for their advice, and the prolific discussions we had. A particular thank to Francesca, for her implication and help at any time. I take the opportunity to thank all the EURO-RED-DEER members for the great moments during the meeting at Chizé and for their implication in my first paper. Many thanks to Ferdinando and Johannes for the help concerning aaaaaaall the database problems I encountered (especially because many of them were due to my ineptitude in SQL language).

Mais puisque cette thèse n'a pas été que du temps passé derrière mon ordinateur à analyser des trajectoires de chevreuils et de cerfs, j'aimerai remercier Bruno C. avec qui j'ai fait mes premiers pas sur le terrain et avec qui j'ai passé de très bons moments. Tu m'as transmis un peu de ton savoir (même si tu t'amuses parfois à nous faire croire n'importe quoi, sur un air tellement sérieux qu'il est impossible de démêler le vrai du faux). Merci pour tes coups de main, pour les 'vig' et les 'fid' (ah non, c'est vrai, il ne faut pas le dire).
Merci également à Yannick, d'être venu faire des observations avec nous, et merci pour toutes ces bonnes choses maison que tu nous as fait goûter ; et surtout, merci pour ton aide sur PostGis, parce que je sais que ce n'était pas de tout repos !

J'aimerais maintenant remercier l'ensemble du laboratoire. Tout d'abord, Stéphane, qui a d'abord été Mr Aulagnier, le professeur en biologie de la conservation, intimidant au premier abord (en fait non, intimidant tout le temps), mais avec qui j'ai pu avoir des discussions passionnantes sur bien des sujets. Merci à Hélène, pour toutes ces discussions enrichissantes et les moments de détente à donner le biberon aux bébés de Gardouch. Je remercie d'ailleurs l'équipe de Gardouch, pour leur accueil chaleureux lors de ces moments de détente, Marie-Line, Éric, Nicolas et bien sûr Jean-Luc, qui a été un super partenaire pour le run & bike de Péchabou ;). Un grand merci à Denis, pour sa bonne humeur permanente, ses messages qui me font toujours rire, les super moments de rigolade sur la table de marquage (un peu de calme voyons !) et après, lors de l'apéro bien mérité. Un merci à Jöel, le monsieur sécurité du labo, pour ces bons moments et ces discussion 'vacances' qui donnent envie de voyager. Merci aussi à Bruno L. pour son aide, ô combien utile, pour dompter ArcGIS. C'était parfois laborieux, mais ça aura payé ;). Merci à Georges, pour les petites blagues, et les discussions toujours très intéressantes. Merci particulièrement pour la relecture, en dernière minute, de ma discussion, et vos commentaires avisés. Je remercie aussi Jeff, pour son œil extérieur et son avis pertinent. Merci d'être toujours venu discuter 5 minutes, durant cette fin de thèse, juste pour voir comment ça allait. Un merci à Jean, pour les petites discussions du matin, alors que le labo est encore endormi, pour les sauvetages et captures d'oiseaux, pour les discussions photo, piafs et toutes les autres… Un merci aussi à Erwan, pour ces moments de rigolade (il me restera une discussion sur le gène codant les composants de la corne des licornes…) et pour m'avoir aidé à comprendre, un peu, ces histoires de génétique et de transmission de traits. Merci à Cathy, pour ses mots rassurants, ses petites recettes de mélanges

d'huiles essentielles et autres. Merci à Jean-Marc, même si tu n'étais plus officiellement au labo lorsque j'ai débuté ma thèse, tu l'as été pendant mes deux stages, à partager ces soirées froides sur le terrain. Tu as continué à venir au labo tous les mercredis midi et c'était toujours un plaisir de te voir, même si ce n'était que 5 minutes. Enfin, merci à Pascale (et ses bonnes recettes de tartes et gâteaux) et Marianne pour leur aide précieuse concernant les procédures administratives. Je n'aurais jamais réussi à gérer tout ça toute seule !

Et dans tous ces remerciements, je n'ai pas encore parlé de mes premières colocataires de bureau, qui m'ont accueillie dans leur 'jungle', malgré des débuts un peu difficiles, laissant place à une belle amitié. Nadège, merci pour ton enthousiasme, tes conseils plus qu'avisés, les belles discussions (et longues ;)) que l'on a eues. Merci aussi pour ton aide non négligeable et bien précieuse lors de cette dernière ligne droite ('Tu n'aurais pas, par hasard, une référence qui parle de ça ?' – 'Dis voir j'ai une petite question ☺…'), pour tes quelques relectures qui ont été fort utiles et pour la distraction qui tombait à pic. A Lucie, qui m'a surtout encadrée lors de mon premier stage, merci pour ces bons moments sur le terrain et merci aussi pour tes conseils lors de cette fin de thèse. Enfin Clochette… j'ai tant à dire, et si peu de place ! Merci d'avoir été plus qu'une collègue ;), une amie. Merci pour tous ces moments, tout d'abord sur le terrain, puis au labo. Merci pour tes conseils, ton aide et ton soutien. Merci aussi et surtout pour les moments en dehors de ce cadre (pas toujours) studieux. Merci pour ces innombrables souvenirs (les jeudis des bières, qui se sont vite transformés en d'autres jours, les balades à pied, à kayak, les soirées film & glace…) ; tous resteront gravés !

Pour finir les remerciements 'labo', un merci aux derniers arrivés et ceux qui n'étaient que de passage, Laura, Delphine, Jeffrey, Alex, Anaïs et Paola (It was really nice to know you !), et les autres (désolée, la liste est bien trop longue). Cette fin de thèse n'aurait pas été la même sans vous et toutes ces discussions parfois sans queue ni tête, les apéros et les soirées, avec une pensée particulière pour Laura et le Hobbit. Ça fait un petit moment, vivement qu'on puisse se faire des mojitos ;). Les prochains c'est vous, alors que vous dire d'autre que COURAGE (je dis ça parce que je suis en fin thèse, mais vous verrez, c'est cool quand même ;)). Except for you, Paola, you should be in the same situation than me, keep going ! it's almost done ;).

Pour sortir du labo, parce que j'ai eu la chance d'être soutenue par une famille et des amis extraordinaires. J'aimerais remercier tous les copains du kayak d'une part pour m'avoir permis de trouver un refuge, loin du stress de la thèse. Merci aussi de m'avoir faite tant rire lorsque l'on parlait de ma thèse, et de penser à moi à chaque fois que vous voyiez des chevreuils, des cerfs et mêmes sangliers et oiseaux…. Bref à vous tous, merci ! Je ne citerai personne en particulier, sauf peut-être Joanna (on est que deux filles dans ce groupe de mecs, il faut bien se soutenir !). Merci pour ta présence féminine dans cette équipe débordante de testostérone, et

merci pour toutes ces discussions (sérieuses ou non) que l'on a eu sur nos travails respectifs et d'autres sujets toujours plus passionnant les uns que les autres. Merci aussi d'être venue nous assister, dans le froid et l'humidité, lors de quelques captures de chevreuils.

Je remercie bien évidemment mes parents, qui m'ont soutenue depuis le début et qui m'ont laissée partir à l'autre bout de la France pour réaliser mon rêve. Malgré les 1000 km qui nous séparaient, vous avez toujours été là, à me remonter le moral quand ça n'allait pas -psychologiquement, mais aussi physiquement-. Merci d'avoir cru en moi et de n'avoir jamais douté !

J'aimerai remercier tout particulièrement Michaël, qui a été là tout le temps, dans les bons moments de la thèse, à me voir rentrer avec le sourire aux lèvres ou sauter de joie lorsque les analyses tournaient bien ou que les retours sur le manuscrit étaient positifs… mais qui a aussi essuyé beaucoup de larmes, qui a supporter mon sale caractère de fin de thèse (enfin, ça c'est peut-être tout le temps), qui a subit mon stress… Je sais, il faut RELATIVISER, mais tu sais aussi bien que moi que je ne sais pas ce que veut dire ce mot ;). Tu n'as pas eu le rôle le plus facile, et je ne te remercierai jamais assez.

Enfin, je remercie toutes celles et ceux que j'ai oubliés et qui, de près ou de loin, m'ont aidée et soutenue.

Nous y sommes, j'ai fini, je ne sais pas encore comment cette histoire se termine, mais jusqu'à maintenant, elle aura été très belle grâce à vous tous !

Table des matières

Remerciements **5**

Table des matières **9**

Introduction générale **13**

I. L'environnement, un milieu dynamique 15

I.1. Hétérogénéité spatiale 15

I.2. Hétérogénéité temporelle 18

I.3. Impact de l'Homme 20

II. Mouvements individuels 21

II.1. Survivre 23

II.2. Se reproduire 25

II.3. Des motivations variées 25

II.4. En réponse à l'environnement 28

III. Quelles conséquences 33

III.1. De l'individu aux populations… 33

III.2. …aux écosystèmes 34

IV. Objectifs de la thèse 35

Matériels et méthodes **39**

I. Les modèles d'étude 41

II. Pourquoi ces modèles d'étude ? 49

III. Les populations étudiées 52

III.1. EURODEER et EUREDDEER 52

III.2. La population d'Aurignac 55

IV. Les tactiques de mouvement 58

IV.1. Tactiques de mouvement annuelles 59

IV.2. Dates de migration 64

IV.3. Tactiques de mouvement intra-saisonnières 66

V. Conditions environnementales 73

V.1. Distribution des ressources dans l'environnement 73

V.2. Distribution des ressources dans le domaine vital des individus 74

Chapitre I. La tactique de multi-range, une tactique permettant aux herbivores d'acquérir des ressources dans un environnement fluctuant 77

I. 1. Truly sedentary? The multi-range tactic as a response to resource heterogeneity and unpredictability in a large herbivore 81

I. 1. 1. Introduction 85

I. 1. 2. Material and methods 87

I. 1. 3. Results 92

I. 1. 4. Discussion 98

I. 1. 5. Acknowledgments 101

I. 2. Analyses complémentaires : La tactique de multi-range, une généralité chez les grands herbivores ? 103

I. 2. 1. Introduction 107

I. 2. 2. Matériel et méthodes 109

I. 2. 3. Résultats 113

I. 2. 4. Discussion 116

I. 3. Références 123

Chapitre II. Causes et conséquences de la tactique de multi-range en fonction de la croissance des végétaux 133

II. 1. Wave goodbye to the spring 137

II. 1. 1. Introduction 139

II. 1. 2. Material and methods 141

II. 1. 3. Results 148

II. 1. 4. Discussion 153

II. 2. pourquoi maximiser l'accès à des ressources de bonne qualité ? et pour quelles conséquences ? 157

II. 2. 1. Introduction 161

II. 2. 2. Matériel et méthodes 164

II. 2. 3. Résultats 170

II. 2. 4. Discussion 175

II. 3. Références 183

Chapitre III. Differences in space use behaviour led by sexual selection even in a slightly polygynous species 193

III. 1. Introduction 201

III. 2. Material and methods 203

III. 2. 1. Study area and GPS data 203

III. 2. 2. Annual movement behaviour 204

III. 2. 3. The number and size of sub-seasonal functional home ranges 205
III. 2. 4. Environmental conditions 205
III. 2. 5. Statistical analyses 206
III. 3. Results 207
III. 4. Discussion 212
III. 5. References 219

Discussion 227
I. Hiérarchie du mouvement 230
II. De nombreux sfHR 233
III. Que cela implique-t-il pour l'animal ? 235
IV. Changements globaux et impact sur les populations et écosystèmes 240
V. Limites de l'étude 244
VI. Perspectives 245

Références bibliographiques 249

Annexes 289
I. Annexes Chapitre I, partie I : Article soumis dans Oecologia 291
II. Annexes Chapitre I, partie II 344
III. Annexes Chapitre III 356
III.1. Statistical analyses 356
III.2. Results 357
IV. Annexes IV 360

Résumé 406

Abstract 406

Introduction générale

Crédit photo : coucou gris, héron cendré, écureuil roux, lézard de Bonnal : J. Joachim

Le mouvement est défini comme un processus permettant à un organisme de changer sa position dans l'espace à travers le temps (Turchin, 1998; Hansson & Åkesson, 2014). Une autre définition, complémentaire à la précédente, suggère que les mouvements sont les processus qui permettent à un organisme de changer les conditions environnementales auxquelles il est exposé (Van Moorter *et al.*, 2013). Le mouvement est présent chez tout organisme vivant, au moins à un moment de sa vie, depuis les bactéries jusqu'aux animaux, vertébrés comme invertébrés, en passant par les végétaux (Lowndes, 1941; Orr, 1970; Drake & Gatehouse, 1995; Damschen *et al.*, 2008). Le mouvement d'un organisme affecte sa valeur adaptative (Turchin 1989) mais a également une implication primordiale dans la dynamique des populations et le fonctionnement des écosystèmes (Holdo *et al.*, 2011; Chapman *et al.*, 2012; Earl & Zollner, 2017). C'est pourquoi, grâce aux avancées technologiques, le mouvement a été au cœur de nombreuses recherches ces trente dernières années (Holyoak *et al.*, 2008; Tomkiewicz *et al.*, 2010). L'écologie du mouvement vise à comprendre les causes et les conséquences du mouvement sur les individus, les populations et les communautés, mais également les mécanismes et les patrons de mouvement (Nathan *et al.*, 2008). Pour tenter de répondre à ces questions, revenons tout d'abord sur les dynamiques de l'environnement dans lequel évoluent les organismes, afin de comprendre en quoi l'environnement façonne le mouvement d'un animal ainsi que les conséquences que cela peut avoir à plusieurs niveaux d'organisation, celle de l'organisme, de la population et de l'écosystème.

I. L'environnement, un milieu dynamique

I.1. Hétérogénéité spatiale

Le paysage est formé par l'assemblage de plusieurs habitats de nature physique plus ou moins hospitalières pour un organisme (définition Box. 1 ; Wiens, 1976; Kearney, 2006). La perception du paysage par un organisme et le rôle de celui-ci pour l'organisme correspond à son environnement, qui peut être différent de celui perçu et auquel est soumis un autre organisme (définition Box. 1 ; Kearney, 2006). On parle de paysage ou d'habitat lorsque celui-ci est indépendant d'un organisme (de sa

perception ou du rôle du paysage ou de l'habitat pour l'organisme), alors que l'on parle d'environnement, lorsqu'il réfère à un organisme (Kearney, 2006). Un environnement donné est généralement discontinu et est constitués de patchs (définition box 1) (Wiens, 1976; Kotliar & Wiens, 1990), formant ainsi une matrice hétérogène de structure hiérarchique (Kotliar & Wiens, 1990). En d'autres termes, l'assemblage de plusieurs patchs va constituer un patch de second ordre ; l'assemblage de patchs de second ordre forme un patch de troisième ordre, et ainsi de suite (Fig. I1) (Kotliar & Wiens, 1990; Fauchald, 1999). Puisque chaque organisme a une perception différente de son environnement, il peut s'avérer hétérogène pour un organisme alors qu'il peut s'avérer homogène pour un autre organisme. De plus, en fonction de sa mobilité et de ses besoins à satisfaire, les niveaux d'hétérogénéité perçus diffèrent entre organismes. Par exemple, dans un même paysage, l'hétérogénéité perçue par un campagnol agreste (*Microtus agrestis*) ne sera pas la même que celle perçue par un sanglier (*Sus scrofa*), l'un restreignant ses mouvements dans des zones de l'ordre du centième d'hectare (Borowski, 2003), le second dans des zones couvrant une centaine d'hectares (Górecki *et al.*, 2009). Le niveau d'hétérogénéité le plus faible détectable par une espèce donnée est appelé grain ; le niveau le plus élevé est appelé étendue (Fig. I1).

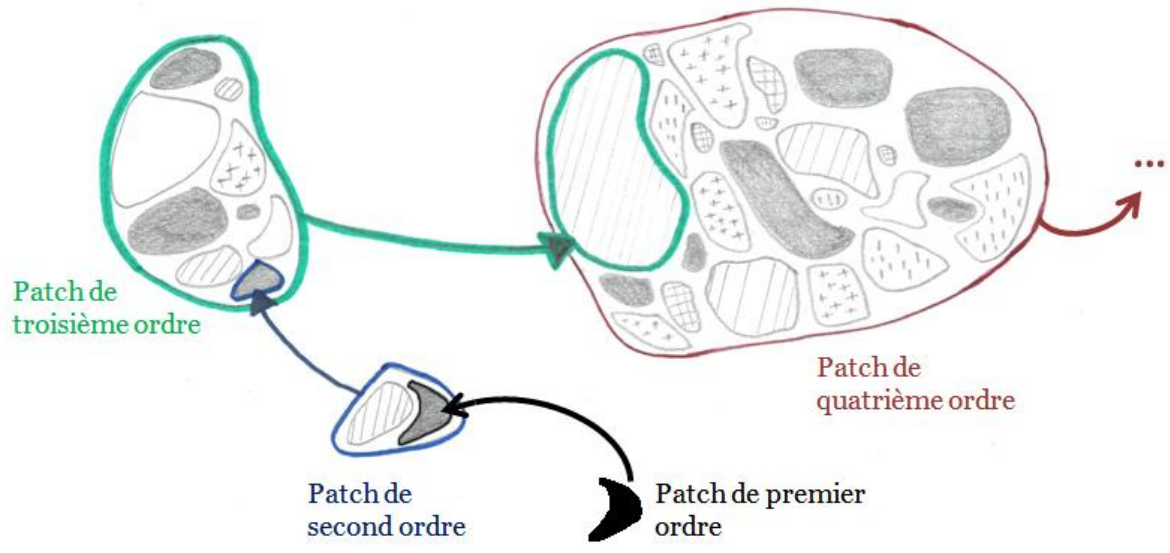


Fig. I1 : Structure hiérarchique des patchs d'un environnement. Le patch de premier ordre (en noir) correspond au niveau le plus fin détectable par l'organisme étudié, aussi appelé grain. Le patch de second ordre (en bleu) est formé par l'association de plusieurs patchs de premier ordre, et ainsi de suite, jusqu'à obtenir l'hétérogénéité maximale à laquelle l'organisme va répondre, aussi appelée étendue.

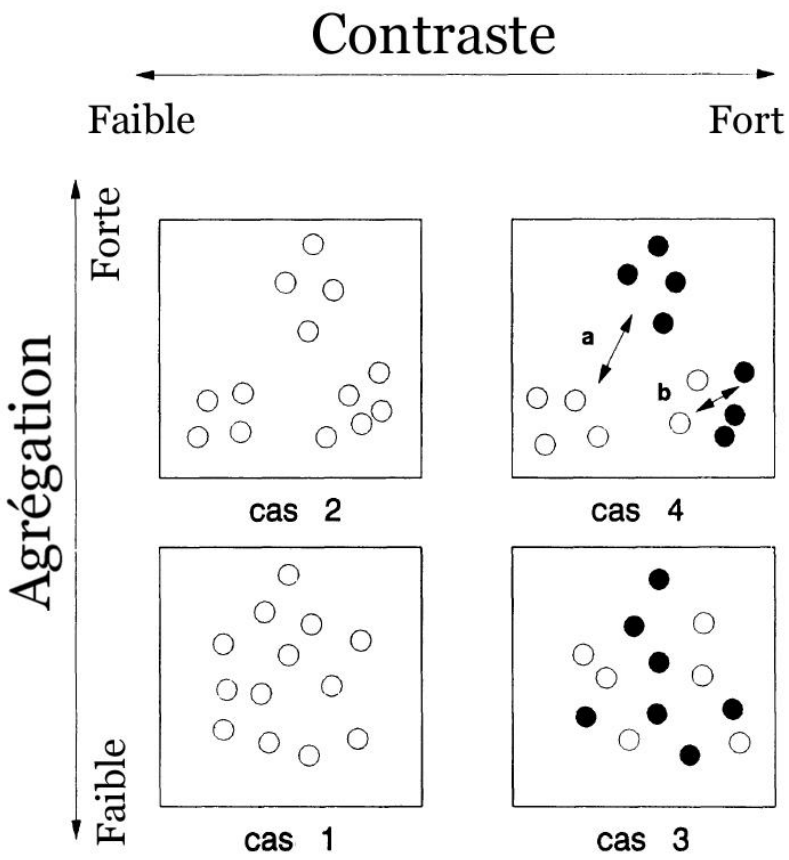


Fig. I2 : Représentation des différents degrés d'hétérogénéité en fonction de la relation entre agrégation et contraste des patchs de second ordre. Les cercles représentent les patchs de premier ordre (grains), la flèche a correspond à l'hétérogénéité inter-patchs de second ordre et la flèche b correspond à l'hétérogénéité intra-patch de second ordre (d'après Kotliar & Wiens, 1990).

Cette mosaïque à plusieurs niveaux hiérarchiques (*i.e.* échelles spatiales) peut avoir différents degrés d'hétérogénéité, selon l'agencement des patchs et leur contraste (*i.e.* les patchs sont-ils plus ou moins séparés spatialement les uns des autres? et la nature physique des différents patchs est-elle plus ou moins différente?) (Fig. I2). Les différents degrés d'hétérogénéité peuvent être envisagés en examinant la structure des patchs. Prenons le cas simple de deux types de patchs de premier ordre. Dans la Fig. I2, le cas 1 représente plusieurs grains de même nature et peu agrégés formant un patch (*i.e.* patch de second ordre) homogène. Si seule l'agrégation ou seul le contraste augmente, l'hétérogénéité va être amenée à augmenter également (cas 2 & 3 Fig. I2). Si maintenant l'agrégation et le contraste augmentent conjointement, deux cas de figure peuvent apparaitre : des grains de nature similaire

peuvent s'agréger (cas 4a, Fig. I2), l'hétérogénéité inter-patchs sera élevée mais l'hétérogénéité intra-patchs sera faible, (hétérogénéité grossière, Fig. I3) ; inversement, si des grains de natures différentes s'agrègent (cas 4b, Fig. I2), l'hétérogénéité intra-patchs (hétérogénéité fine, Fig. I3) sera élevée, et l'hétérogénéité inter-patchs dépendra de l'agrégation des grains.

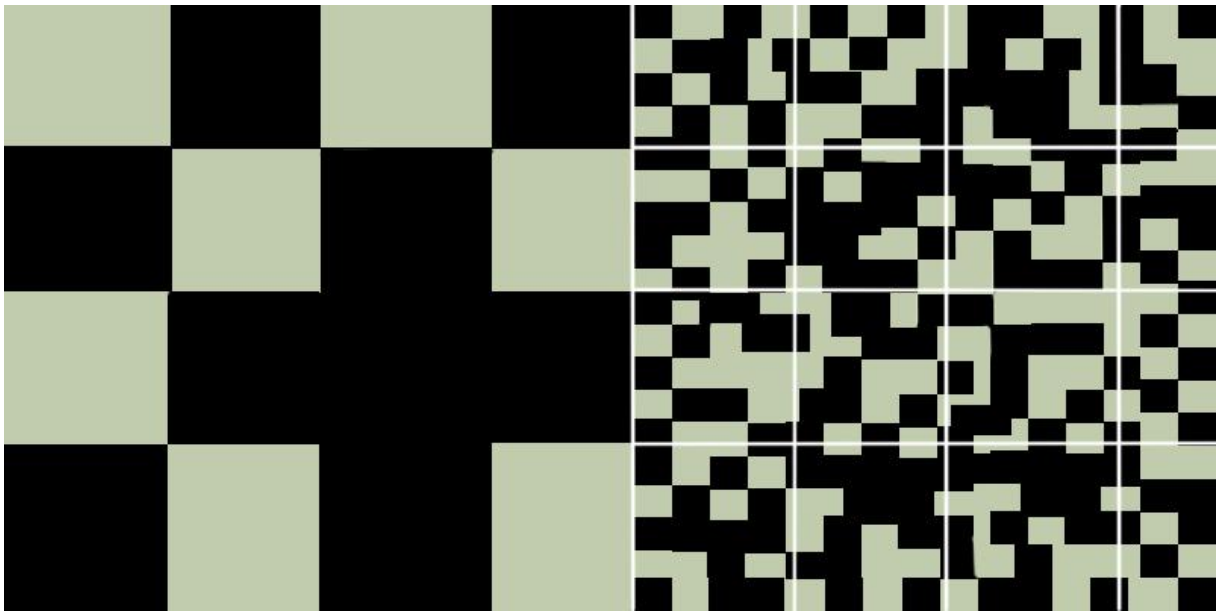


Fig. I3 : Morcellement de l'environnement. A gauche, le morcellement est grossier (*i.e.* hétérogénéité intra-patch faible et hétérogénéité inter-patchs élevée) ; à droite, le morcellement est fin (*i.e.* hétérogénéité intra-patch élevée et hétérogénéité inter-patchs faible). Les frontières entre patchs sont matérialisées par les lignes blanches, à droite.

I.2. Hétérogénéité temporelle

Le paysage n'est pas seulement hétérogène spatialement, il l'est également temporellement (Fig. I4, Turner *et al.*, 2015). Les changements temporels qui interviennent dans le paysage sont induits par la saisonnalité, définie comme « *a pattern that more or less repeats itself each year, although this pattern may drift or change in amplitude over time* » (Jaditz, 1994), par des cycles circadiens, lunaires (comme le phénomène des marées, par exemple (Pugh, 2004)), ou encore des perturbations, définies comme « *any relatively discrete event that disrupts the*

structure of an ecosystem, community, or population, and changes resource availability or the physical environment » (White & Pickett, 1985), comme les tempêtes, ouragans, crues, feux sauvages ou éruptions volcaniques par exemple (Turner *et al.*, 2015).

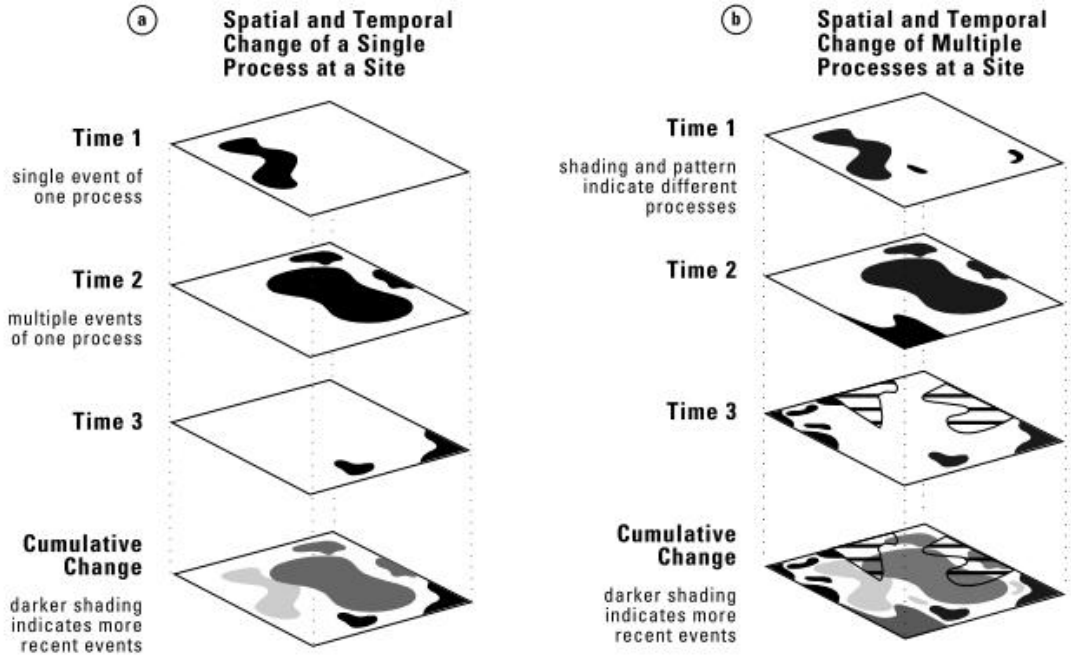


Fig. I4 : Représentation de la dynamique des patchs du paysage tirée de Turner *et al.* (2015). Représentation de la variation spatiotemporelle du paysage, après une perturbation intervenant à plusieurs reprises dans le temps (a) et de la variation spatiotemporelle du paysage après plusieurs perturbations simultanées intervenant plusieurs fois dans le temps.

Différents composants définissent une perturbation, tels que la surface perturbée, l'intensité, la fréquence, la prévisibilité et l'intervalle de temps entre perturbations (*i.e.* l'inverse de la fréquence) et les résidus (*i.e.* ce qui n'a pas subit de modification après la perturbation) (Turner *et al.*, 2015). Les changements temporels interviennent donc à des échelles spatiales différentes. La saisonnalité, par exemple, se ressent sur toute l'étendue spatiale perceptible par un organisme, alors qu'un incendie peut ne toucher que certains patchs (Turner *et al.*, 2015). Les changements interviennent également à des échelles temporelles différentes, ils peuvent apparaitre progressivement ou brutalement. Les saisons, par exemple, changent progressivement et durent quelques mois, un incendie dure quelques jours à

quelques semaines, alors qu'une tempête ne dure que quelques heures ou quelques jours (Turner, 2010).

Bien que cela soit une vision simpliste et arbitraire du fonctionnement de la dynamique spatiotemporelle du paysage (Mitchell, 2005), nous pouvons dresser plusieurs patrons de structure de l'hétérogénéité spatiotemporelle de celui-ci comme suit : à une échelle spatiale donnée, le paysage peut être hétérogène ou homogène spatialement et peut ne pas varier temporellement (*i.e.* consistance temporelle : pas de changement ou fluctuations minimales de la nature physique (biotique ou abiotique) des habitats (Turner *et al.*, 2015)), ou, au contraire, il peut varier temporellement de façon prévisible (*i.e.* saisons, cycles lunaires) ou non prévisible (*i.e.* perturbations, saisonnalité stochastique) (Jaditz, 1994; Turner, 2010).

I.3. Impact de l'Homme

A ces modifications naturelles s'ajoutent les modifications des habitats induites par les activités de l'Homme. Depuis des millénaires, l'Homme est responsable de perturbations spatiotemporelles des habitats, mais son impact s'est intensifié ces derniers siècles, notamment à cause de la forte croissance de l'espèce humaine (Millenium Ecosystem Assessment, 2005). La population humaine ayant augmenté, ses besoins ont augmenté également. Ainsi, il a fallu produire plus de nourriture, d'eau potable, de bois de chauffage, de médicaments, et exploiter davantage les forêts et minerais pour les constructions (Hooke, 2012). L'homme est donc à l'origine d'une partie majeure de la perte et de la fragmentation des habitats naturels dans le monde, mais également de l'homogénéisation de certains paysages (*i.e.* notamment dans les agrosystèmes) (Western, 2001; Bennett & Saunders, 2010; Laurance *et al.*, 2010) et l'on estime que 83% de la surface des terres de la planète est impactée par les activités anthropiques (Hooke, 2012). Ces modifications concernent tous les types d'habitat, en allant des forêts tropicales, aux forêts tempérées et boréales, en passant par les prairies, les déserts, les zones humides et les écosystèmes marins. A titre d'exemple, les surfaces cultivées représentent maintenant 24% de la planète (Fig. I5, Millenium Ecosystem Assessment, 2005). La dynamique spatiotemporelle du paysage est ainsi altérée d'une part parce que l'Homme modifie

le degré d'hétérogénéité du paysage et d'autre part car il modifie la dynamique temporelle du paysage par l'exploitation forestière, la rotation des cultures, l'exploitation des cultures, etc.

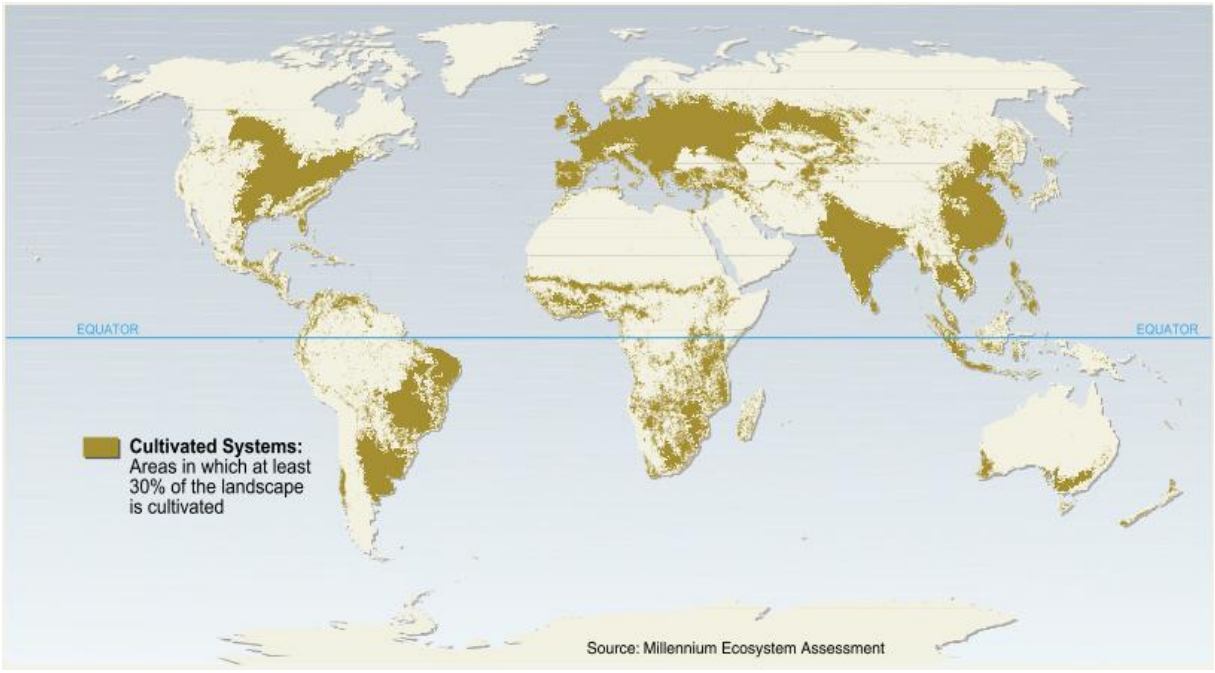


Fig. I5 : Carte de l'étendue de l'agriculture dans le monde. Carte tirée de Millenium Ecosystem Assessment, 2005.

II.Mouvements individuels

Le mouvement d'un animal résulte de l'interaction de plusieurs facteurs, individuels et environnementaux, qui vont façonner sa trajectoire (Nathan *et al.*, 2008). Tout d'abord, le mouvement d'un animal dépend de sa capacité de mobilité (*i.e.* marcher, courir, voler, nager, ramper), à savoir l'aspect biomécanique, puis de sa capacité de navigation (*i.e.* sa capacité à utiliser des indices pour se repérer et savoir où il va), à savoir l'aspect cognitif. Finalement, le mouvement d'un animal va dépendre de sa motivation (*i.e.* pourquoi a-t-il besoin de bouger) et de facteurs externes (*i.e.* en quoi l'environnement va influencer sa trajectoire) (Fig. I6, Nathan *et al.*, 2008). Pour mieux comprendre les motivations d'un animal à bouger, intéressons-nous d'abord à ce qui va modifier la valeur adaptative de cet organisme

(*fitness*, *i.e.* le taux de propagation des gènes dans les générations futures (Mcgraw & Caswell, 1996). C'est l'aptitude de cet organisme à survivre pour se reproduire dans un environnement particulier (Mills & Beatty, 1979)), puisque la valeur adaptative des individus résulte, en partie, de son comportement (McFarland, 1993).

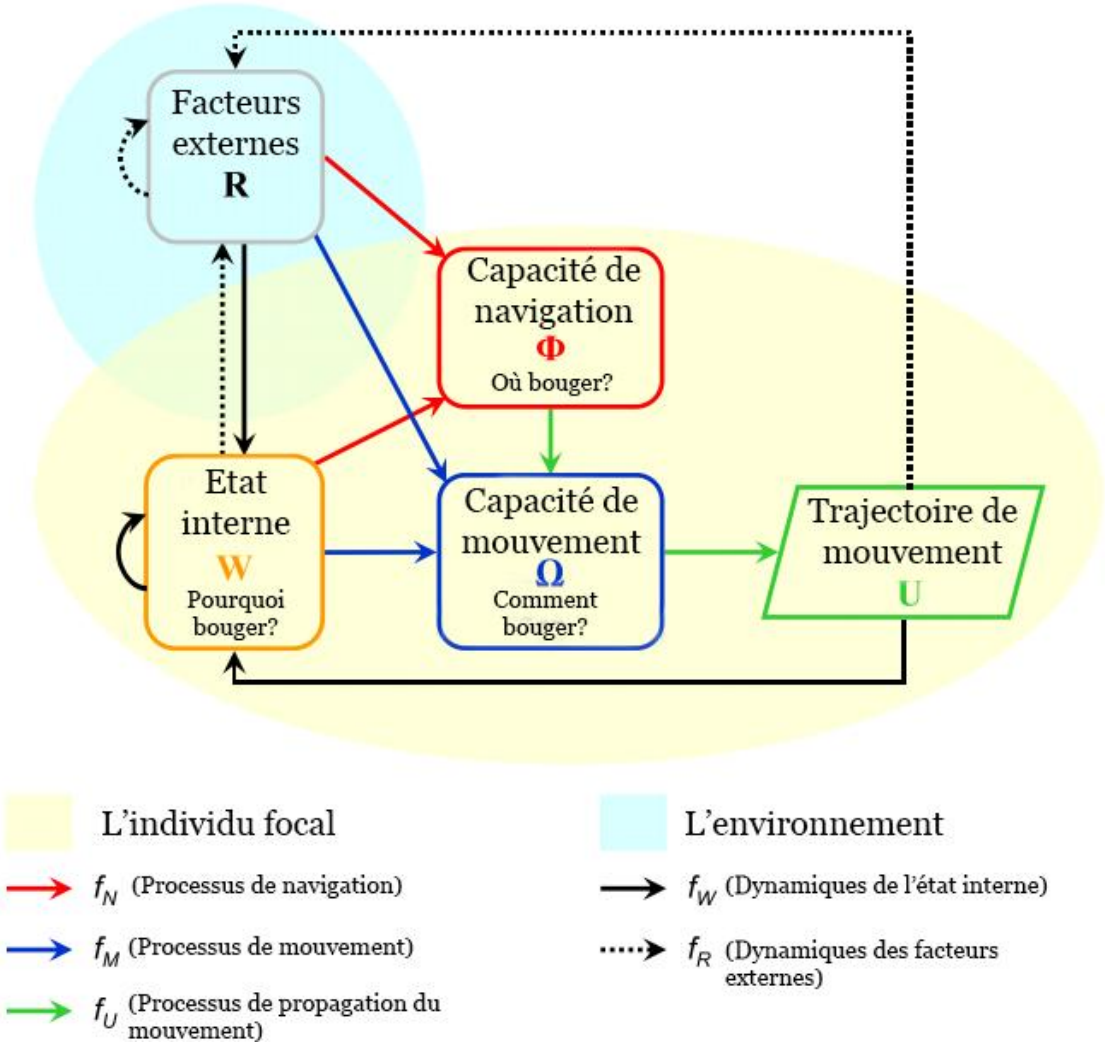


Fig. I6: Concepts clés de l'écologie du mouvement, d'après un schéma issu de Nathan *et al.* (2008). Ces concepts reposent sur 3 composants relatifs à l'individu focal (cercle jaune) : l'état interne de l'individu (W), sa capacité de mouvement (Ω, comment va-t-il bouger ?) et sa capacité de navigation (ϕ, où va-t-il aller ?) ; et sur 1 composant relatif aux facteurs externes : l'environnement (R, cercle bleu). Ces 4 composants agissent sur le mouvement de l'individu, en agissant les uns sur les autres via des processus spécifiques (flèches indiquant la direction de l'effet).

II.1. Survivre

Comme nous l'avons vu, la valeur adaptative d'un organisme correspond au taux de propagation de ses gènes dans les générations futures (McGraw & Caswell, 1996). En d'autres termes, cela correspond au nombre de descendants d'un individu, lui-même dépendant de la survie de celui-ci et de la survie et de la fécondité de sa progéniture (Mills & Beatty, 1979). La survie d'un individu provient, en partie, de l'acquisition d'énergie, puisque celle-ci permet de pallier les dépenses énergétiques liées au développement, à la reproduction, à la maintenance (au sens de renouvellement biologique), au mouvement (van Noordwijk & de Jong, 1986; Heino & Kaitala, 1999; Flatt & Heyland, 2011; Johansson *et al.*, 2014). Ainsi, pour augmenter sa survie, un individu va devoir choisir les meilleurs sites d'alimentation (Stephens *et al.*, 2007). Cependant, pour survivre, un animal ne se contente pas de choisir les sites fournissant les meilleures ressources alimentaires. Il doit également faire face à des dangers, comme le risque d'être prédaté ou le risque d'être parasité. La course aux armements entre prédateurs et proies amène à une stratégie (parmi d'autres) où les proies cherchent à éviter les zones où la densité de prédateurs est élevée, alors que les prédateurs ajustent leur distribution en fonction de celle de leurs proies (Sih, 2005). c'est pourquoi on considère bien souvent que les zones offrant une alimentation riche, où les proies se regroupent pour s'alimenter, ou en conditions limitantes, les zones où les ressources sont disponibles, comme les points d'eaux durant la saison sèche en Afrique, sont les zones où la probabilité de rencontre avec un prédateur est la plus élevée (Lima & Dill, 1990; Hopcraft *et al.*, 2005; Stephens *et al.*, 2007; Valeix *et al.*, 2009). Cela est également le cas pour la distribution des parasites. Par exemple, les zones fournissant une alimentation riche sont également celles dans lesquelles les huitriers pie (*Haematopus ostralegus*) sont les plus exposés aux helminthes, des parasites intestinaux, présents dans les coques dont se nourrissent les huitriers pie (Norris, 1999). Le paysage est hétérogène et dynamique, créant un paysage du risque, où les zones d'alimentation et les zones de risques varient spatialement mais aussi temporellement. Selon la théorie de l'alimentation optimale (*Optimal Foraging Theory*, OFT, Pyke, 1984), deux stratégies d'alimentation permettent de maximiser la valeur adaptative d'un individu : minimiser le temps passé à s'alimenter (*i.e.* se rendre dans un patch de bonne qualité, dans le but de satisfaire rapidement ses besoins énergétiques), lui permettant d'avoir

davantage de temps à allouer à d'autres activités, comme l'évitement des prédateurs par exemple, ou maximiser l'apport en nutriments (*i.e.* utiliser tout le temps disponible pour s'alimenter et ingérer un maximum de nourriture) (Belovsky, 1984).

Pour maximiser sa survie, un organisme a besoin de trouver des sites fournissant des ressources alimentaires de bonne qualité tout en évitant de s'exposer aux prédateurs et aux parasites. « *Food is generally good for the forager, but not if the forager is dead* » (Stephens *et al.*, 2007). L'acquisition des ressources et l'évitement du risque étant deux traits positivement corrélés à la survie, mais négativement corrélés entre eux, un animal doit alors faire un compromis entre ces deux traits ; c'est-à-dire qu'il devra équilibrer son choix afin d'optimiser sa valeur adaptative (van Noordwijk & de Jong, 1986; Norris, 1999; Hutchings *et al.*, 2001; Stephens *et al.*, 2007). Pour cela, l'animal peut adopter une stratégie de minimisation du temps passé à s'alimenter en comblant rapidement ses besoins nutritifs dans le but de pouvoir rapidement retourner dans une zone de refuge (ou s'adonner à une autre activité) (Belovsky, 1984, 1986). Lima & Dill (1990) ont également décrit plusieurs possibilités, en termes de réponses comportementales, qui s'offrent à un individu pour éviter d'être détecté par un prédateur. Parmi ces possibilités, un animal peut augmenter le temps passé à scruter l'environnement, pour détecter un prédateur avant qu'il ne le détecte ; s'alimenter en groupe, afin d'augmenter l'effet de dilution ainsi que pour augmenter les chances de détection d'un prédateur et diminuer le temps passé à scruter l'environnement pour chaque individu ; diminuer son niveau d'activité, car plus un animal est actif et plus il a de chances d'être détecté par un prédateur ; et enfin, les possibilités qui nous intéressent ici, choisir un habitat ou des ressources de moins bonne qualité mais pour lesquelles la probabilité de rencontrer un prédateur est plus faible que pour une qualité supérieure ; ou encore sélectionner, dans un habitat donné, les zones où il peut plus facilement détecter la présence d'un prédateur et fuir, le cas échéant (Lima & Dill, 1990).

II.2. Se reproduire

Finalement, puisque la valeur adaptative correspond au taux de propagation des gènes d'un individu dans les générations futures (Mcgraw & Caswell, 1996), elle est directement reliée à sa capacité à se reproduire. Dans le cas de la reproduction sexuée, un individu doit trouver des partenaires pour s'accoupler. Certaines espèces s'accouplent à des endroits définis, où les individus se regroupent, comme cela a été démontré chez le Cerf élaphe (*Cervus elaphus*), pour qui la reproduction a lieu à des places de brame (Georgii & Schröder, 1983), les tétras (sous-famille des Tetraoninae), qui s'accouplent à des endroits appelés leks (Klopfer, 1969), ou encore les saumons, qui remontent la rivière jusqu'à leur lieu de naissance pour se reproduire (Hayashida *et al.*, 2013). D'autres, étant distribués dans l'environnement, vont effectuer des excursions en dehors des zones où ils restreignent leurs mouvements habituels (*i.e.* leur domaine vital, définition Box 1) pour chercher des partenaires sexuels, comme le Chevreuil européen (*Capreolus capreolus*) (Debeffe *et al.*, 2014a). Certaines espèces devront également trouver un lieu d'élevage des jeunes adéquat, permettant la survie des jeunes. Les cygnes (*Cygnus sp.*) et les grèbes (famille des Podicipedidae), par exemple, élèvent leurs petits dans des zones touffues, qui permettent de se dissimuler des prédateurs (Klopfer, 1969). Le loup (*Canis lupus*), quant à lui, élève ses petits dans une tanière (Schmidt *et al.*, 2008). Ainsi, pour maximiser son succès reproducteur, il est important pour un individu de choisir un lieu de reproduction approprié, qui limite le risque de prédation et de parasitisme mais qui permet d'accéder à des ressources alimentaires suffisantes, pour se nourrir et nourrir sa descendance (Orians & Wittenberger, 1991; Boulinier *et al.*, 2005).

II.3. Des motivations variées

Ce sont les décisions, en termes de mouvement, de sélection de l'habitat ou encore de comportement, que va prendre l'individu qui affecteront sa survie ou son succès reproducteur. Ces décisions sont guidées par la motivation de l'individu, donc son état interne (*internal state*), et déterminent le chemin qu'il va emprunter, la trajectoire qu'il va effectuer (Nathan *et al.*, 2008), influençant sa trajectoire d'histoire de vie (Baguette *et al.*, 2014). Par exemple, la faim pousse un individu à commencer à

rechercher de quoi s'alimenter. Une fois qu'il a trouvé et consommé de la nourriture, le processus homéostatique va être complété et la motivation à s'alimenter va s'arrêter (Krashes *et al.*, 2009). Une fois ce circuit achevé, l'état interne de l'individu change, modifiant ainsi sa motivation. Il va par exemple avoir besoin de repos et va rectifier sa trajectoire dans le but d'atteindre une zone de repos, et ainsi de suite (Fig. I7). Lorsque l'animal a besoin de différents habitats, comme un habitat dans lequel il pourra s'alimenter et un habitat dans lequel il pourra se réfugier, voir plusieurs habitats de chaque, il procède alors à de la complémentation d'habitats. La complémentation d'habitats fait référence au déplacement entre différents habitats (*i.e.* patchs) nécessaires à la satisfaction de ses motivations (Dunning *et al.*, 1992).

Pour satisfaire une motivation particulière, plusieurs choix s'offrent à un animal et sa décision se fera en fonction de ses besoins, variables d'un individu à un autre, de sa connaissance de l'environnement (Dill, 1987). Par exemple, si certains types de nutriments favorisent la reproduction, alors que d'autres favorisent la durée de vie de l'individu, le statut reproducteur de l'individu va influencer ses décisions en le dirigeant vers différentes sources de nourriture suivant les nutriments que ces sources lui apportent (Piper *et al.*, 2013). L'étude de Corrales-Carvajal *et al.* (2016) sur la mouche du vinaigre (*Drosophila melanogaster*) en est un bon exemple, puisque les mouches non reproductrices ne se dirigent pas vers des nutriments favorisant la taille de ponte, alors que des femelles reproductrices se dirigent et s'alimentent davantage à partir de ces sources de nutriments. Pour des individus d'une même espèce, les dépenses énergétiques peuvent être plus importantes pour les individus les plus grands (Brown *et al.*, 1993). Le dimorphisme sexuel peut également entraîner des dépenses énergétiques accrues pour un des sexes (Illius & Gordon, 1990). Ces besoins différents amènent ces individus à choisir des ressources alimentaires ayant une valeur énergétique élevée. Le risque de prédation peut varier selon les individus, certains étant plus vulnérables que d'autres (par exemple les femelles suivies de leurs petits, les individus les plus âgés, les plus faibles, etc.), entrainant ces individus à moins s'exposer au risque et donc à chercher des zones plus en sécurité que les autres individus, moins vulnérables (Skov *et al.*, 2011; DeMars *et al.*, 2013). L'âge des individus peut également influencer leurs décisions, puisqu'un individu plus jeune aura moins d'expérience et passera peut-être plus de temps à rechercher des zones favorables pour répondre à ses besoins qu'un individu

plus âgé, qui aura une meilleure connaissance de son environnement (Van Moorter *et al.*, 2009).

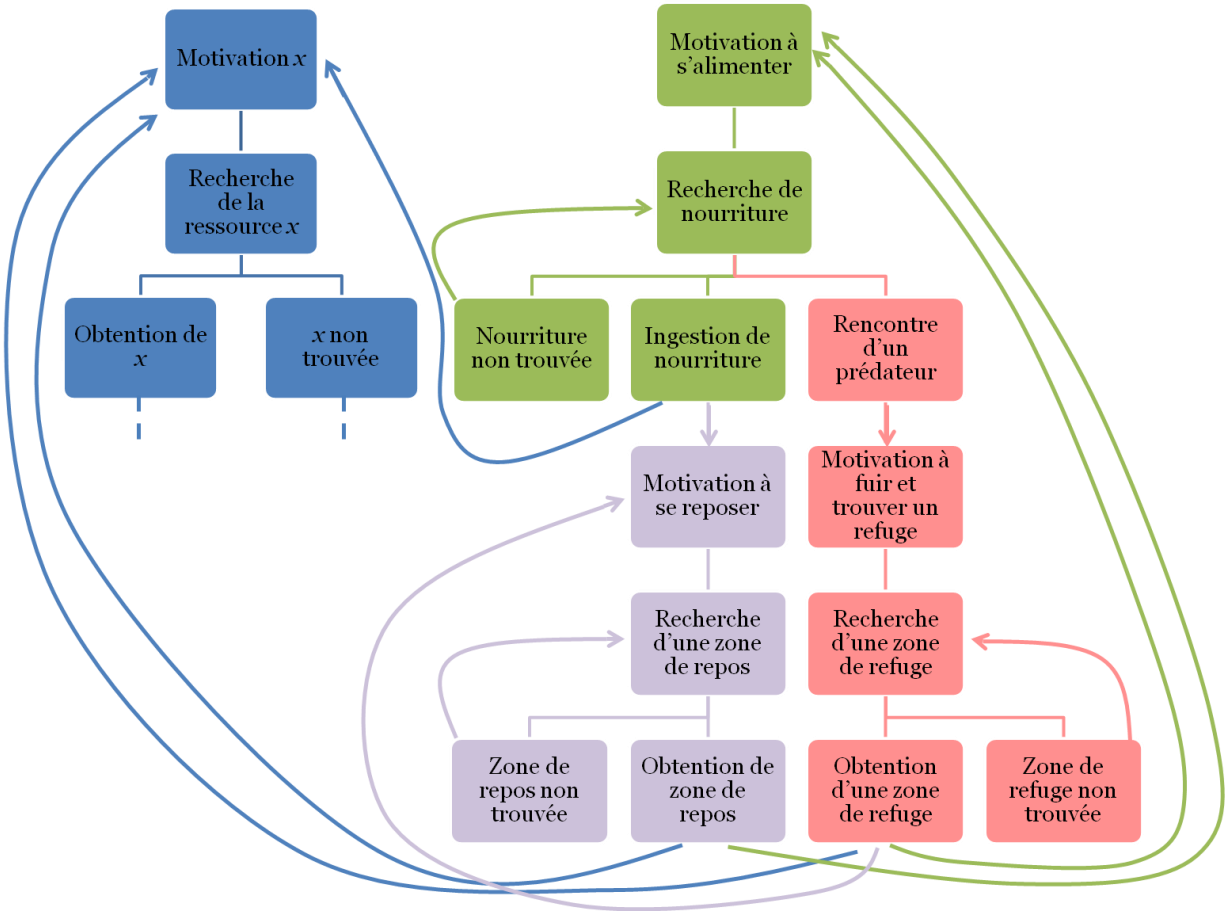


Fig. I7 : Exemple de processus de régulation de la motivation d'un individu. Chaque couleur correspond à une motivation particulière, par exemple en vert : la motivation est de s'alimenter. Les traits représentent les possibilités découlant de chaque motivation et les flèches représentent les nouvelles possibilités après que l'individu ait assouvit ses besoins.

II.4. En réponse à l'environnement

L'environnement étant dynamique, la distribution des ressources alimentaires, du risque et des partenaires sexuels varient spatialement et temporellement. Pour satisfaire ses besoins, un animal doit alors réaliser des mouvements lui permettant d'accéder aux différentes ressources nécessaires (Roshier & Reid, 2003). Sa trajectoire dépend d'une part de ses motivations, mais également de la distribution du risque, des congénères et des différentes ressources visant à satisfaire ses besoins dans l'environnement, tous ces facteurs interagissant les uns avec les autres sur le mouvement de l'animal (Fig. I7, Nathan *et al.*, 2008). En effet, pour un besoin particulier, la distance parcourue et la durée du mouvement effectué par un organisme pour accéder à la ressource nécessaire pour satisfaire ce besoin sont façonnées par le degré d'hétérogénéité de l'environnement. Un animal dans un environnement ayant une hétérogénéité avec un morcellement grossier effectuera de plus longues distances qu'un animal dans un environnement ayant une hétérogénéité avec un morcellement fin (Fig. I3 ; Van Moorter *et al.*, 2013). Cependant, la disponibilité des ressources ne dépend pas uniquement de l'hétérogénéité spatiale de la distribution de celles-ci dans l'environnement, puisque la distribution des ressources varie également de façon temporelle (Turner *et al.*, 2015). Ainsi, dans un environnement hétérogène où la distribution des ressources varie temporellement et de façon prévisible, un animal adoptera une tactique basée sur des mouvements orientés reposants sur la mémoire, dans le but d'accéder plus facilement aux ressources disponibles, alors que dans un environnement imprévisible, les mouvements reposants sur la mémoire ne procurant aucun avantage, l'animal adoptera une tactique basée sur des mouvements non orientés reposants sur des stimuli proches (Mueller & Fagan, 2008).

Puisque l'environnement est hétérogène et structuré de façon hiérarchique (cf. Fig. I1), le mouvement animal est analysé de façon hiérarchique, en réponse à la structure hiérarchique de l'environnement (Senft *et al.*, 1987; Owen-Smith *et al.*, 2010). Owen-Smith *et al.* (2010) supposent d'ailleurs que les décisions à fine échelle spatiotemporelle influencent les déplacements à une échelle plus large. Rettie et Messier (2000), quant à eux, suggèrent que la sélection de l'habitat se fait à large échelle et ainsi façonne les décisions à une échelle plus fine, selon la structure de

l'habitat sélectionné à l'échelle supérieure. Quoi qu'il en soit, cela suppose donc que les décisions d'un animal à une échelle donnée sont liées aux décisions à une échelle supérieure ou inférieure. Ainsi, les relations décrites ci-dessus s'appliquent aux différentes échelles spatiotemporelles ci-dessous.

A fine échelle spatiotemporelle, nous pouvons observer les mouvements de relocalisation intra-patch. Ces mouvements correspondent à des mouvements de recherche intensive de nourriture (Barraquand & Benhamou, 2008), puisque l'animal a besoin de s'alimenter (*internal state*). Dès que ce besoin est satisfait, la motivation de l'animal change. Il va alors chercher à satisfaire ce nouveau besoin (par exemple dormir). Il va donc se déplacer entre le patch où il s'alimentait, pour un patch dans lequel il pourra se reposer. Ces mouvements sont appelés mouvements inter-patchs (Barraquand & Benhamou, 2008).

A large échelle spatiotemporelle sont observés différents types de mouvement. Si un animal se trouve dans un environnement temporellement variable et imprévisible, il changera régulièrement de patchs et effectuera un mouvement diffusif depuis son point de départ, appelé également nomadisme (*i.e.* nomadisme de type I, définition box 1) (Mueller & Fagan, 2008). Si, au contraire, l'environnement est prévisible, un animal mémorise les patchs qu'il a visité, lorsque ceux-ci sont à nouveau utiles, il revisite ces patchs lui ayant fourni les ressources nécessaires (Van Moorter *et al.*, 2009). Ces mouvements récursifs conduisent à la formation d'un domaine vital stable (définition box 1), occupé pendant au moins une saison (Börger *et al.*, 2008; Berger-Tal & Bar-David, 2015). L'utilisation d'un domaine vital dans des environnements prévisibles est supposée maximiser la valeur adaptative d'un individu, car il a en mémoire la localisation des patchs fournissant des ressources les plus abondantes et de meilleure qualité, les zones de refuges appropriées, etc. au sein de son domaine vital (Klopfer, 1969; Powell, 2000; Piper, 2011). Si localement une des ressources habituellement utilisée par un animal vient à s'épuiser (surexploitée) ou autrement indisponible (par exemple monopolisée par un compétiteur) ou s'il y a un pic de disponibilité de ressources ailleurs, il va se déplacer au sein de son domaine vital pour accéder à cette ressource disponible (Alerstam *et al.*, 2003).

Cependant, il se peut qu'une ressource soit épuisée dans la totalité de son domaine vital. Dans ce cas, si cette ressource est disponible en dehors de son domaine vital, mais trop éloignée, il ne va pas pouvoir faire des allers-retours entre

une ressource disponible en dehors de son domaine vital et les autres ressources de son domaine vital, qui lui sont nécessaires (Van Moorter *et al.*, 2013). Il a alors plusieurs possibilités, supplémenter ou substituer la ressource devenue indisponible, par une autre ressource disponible dans son domaine vital (Dunning *et al.*, 1992), ou déplacer son domaine vital (Alerstam *et al.*, 2003; Mueller & Fagan, 2008). Lorsque les ressources varient de façon prévisible, notamment lors des variations saisonnières, ce patron peut être cyclique, avec des allers-retours saisonniers entre ces deux domaines vitaux, typique de la migration (définition box 1). Mais si ces ressources varient de façon imprévisible d'une saison à l'autre, ce patron peut correspondre à une relocalisation de son domaine vital à un endroit différent à chaque saison, typique du nomadisme (*i.e.* nomadisme de type II, définition box 1) (Mueller & Fagan, 2008).

Le mouvement permet d'accéder aux ressources disponibles pour satisfaire les besoins d'un animal et contribuent ainsi à maximiser sa valeur adaptative. Le fait de ne pas se déplacer lorsqu'une ou plusieurs ressources ne sont plus disponibles peut pénaliser un animal (*i.e.* avoir un effet négatif sur sa valeur adaptative comparé à s'il se délace pour accéder à des ressources disponibles), cependant la phase de mouvement n'est pas sans risques. En effet, le risque de prédation est accru pendant le déplacement. Par exemple, Yoder *et al.* (2004) révèlent que le risque de prédation est plus élevé lors de la dispersion de la gélinotte huppée (*Bonasa umbellus*), puisque les individus traversent des sites qui leur sont non familiers. Les cerfs migrateurs sont également exposés à un risque de prédation par le loup 1,7 fois plus élevé qu'en étant dans leur aire d'hivernage ou leur aire estivale (Hebblewhite & Merrill, 2007). Le risque de parasitisme est également plus fort dans les zones de transience (Westerdahl *et al.*, 2014). Par exemple, les individus migrateurs sont exposés à une diversité plus importante de parasites que les individus résidents, comme cela a été démontré chez plusieurs espèces d'oiseaux (Møller & Erritzoe, 1998). De plus, en se déplaçant dans un environnement anthropisé, un animal est susceptible de traverser des routes, autoroutes, voies ferrées, canaux et rivières, champs d'éoliennes, bateaux, centrales d'énergies marines, etc. augmentant ainsi le risque de collision, de noyade et d'être tué par la chasse (Newton, 2006; Wilson *et al.*, 2006; Gagnon *et al.*, 2007). Par exemple, chez de nombreuses espèces d'oiseaux, le risque de collision avec les éoliennes ou de mort, due à la chasse ou à un prédateur, n'est pas rare lors des longs trajets de migration (Hüppop *et al.*, 2006; Newton, 2006). Finalement, le

mouvement d'un animal comporte des coûts énergétiques, directement liés au mouvement, ou des coûts en termes de temps alloué au mouvement, qui ne peut être alloué à une autre activité (Bonte *et al.*, 2012). Ainsi, plus la distance parcourue est longue et plus l'énergie dépensée est élevée (Johansson *et al.*, 2014).

Notons que la dispersion natale (définition box 1) fait partie des mouvements remarquables à large échelle temporelle, mais n'est pas abordée ici, car les causes ultimes de la dispersion natale (évitement de la consanguinité, de la compétition pour la reproduction ou pour l'accès aux ressources avec des apparentés) ne sont pas les même causes que celles responsables de la migration, de la résidence ou du nomadisme (Bowler & Benton, 2005; Mueller & Fagan, 2008).

Box 1 : Définition des termes principaux

HABITAT : Description de la nature physique (biotique ou abiotique) d'un lieu d'intérêt pour un organisme, sans lien avec sa valeur adaptative (Kearney, 2006).

ENVIRONNEMENT : Résultat de l'interaction entre les caractéristiques de l'organisme et caractéristiques biotiques et abiotiques de l'habitat dans lequel il vit (Kearney, 2006).

PATCH : Un patch est une surface qui diffère des surfaces voisines, en particulier en termes d'apparence et de nature, créant une discontinuité dans un environnement homogène (Wiens, 1976).

DOMAINE VITAL : Un domaine vital est défini comme étant l'espace dans lequel un animal va accomplir la plupart de ses activités, à savoir : s'alimenter, dormir, se reproduire et procurer des soins à ses jeunes (Burt, 1943). Un domaine vital est généralement occupé pour une durée allant d'au moins une saison jusqu'à plusieurs années (Börger *et al.*, 2008).

RÉSIDENCE : La résidence est une tactique annuelle correspondant à un attachement à un site par des mouvements récursifs, c'est-à-dire une tendance à retourner dans des patchs déjà visités. Cela se traduit par l'occupation d'un domaine vital stable toute l'année (Roshier & Reid, 2003; Barraquand & Benhamou, 2008; Mueller & Fagan, 2008; Newton, 2012; Van Moorter *et al.*, 2016).

MIGRATION : La migration correspond à des mouvements périodiques et prévisibles entre deux domaines vitaux, généralement entre un domaine vital hivernal et un domaine vital estival (i.e. mouvements se produisant au printemps et à l'automne), impliquant un aller-retour (Orr, 1970; Roshier & Reid, 2003; Dingle & Drake, 2007; Mueller & Fagan, 2008; Hansson & Åkesson, 2014).

NOMADISME : Le nomadisme de type I est un mouvement perpétuel, irrégulier et imprévisible qui n'implique pas de retour au point de départ, et donc qui n'implique pas l'occupation d'un domaine vital stable (Orr, 1970). Le nomadisme a également été défini par (Mueller & Fagan, 2008) comme un mouvement imprévisible entre domaines vitaux saisonniers (*i.e.* qui ne se répète pas d'année en année) (*i.e.* nomadisme de type II).

DISPERSION NATALE : La dispersion natale est un mouvement effectué une seule fois au cours de la vie d'un animal, avant sa première reproduction, et qui va l'éloigner de façon permanente de son domaine vital de naissance (Stenseth & Lidicker, 1992).

III. Quelles conséquences

III.1. De l'individu aux populations…

Le mouvement d'un animal, ayant des conséquences sur sa valeur adaptative, va modifier la dynamique de la population dans laquelle il se trouve. En effet, la taille d'une population va dépendre de l'immigration, de l'émigration, de la naissance et de la mort des individus qui la composent (l'immigration et les naissances augmentant les effectifs d'une population ; l'émigration et la mort les diminuant) (Turchin, 1991; Revilla & Wiegand, 2008). Les mouvements individuels permettent aux populations de subsister dans un environnement changeant, les individus étant capables d'ajuster leur comportement spatial en fonction des changements environnementaux (Morales *et al.*, 2010), permettant la colonisation d'un nouvel habitat plus favorable et évitant ainsi les extinctions locales (Russell *et al.*, 2003). En effet, l'isolement des populations peut conduire à un risque d'extinction pour les espèces les plus menacées. Les routes, par exemple, peuvent être une barrière aux mouvements, augmentant ainsi le risque d'extinction des populations isolées (Fahrig & Merriam, 1994), comme cela a été suggéré chez le Massasauga (*Sistrurus catenatus*) (Shepard *et al.*, 2008).

Les mouvements des individus assurent également des flux de gènes au sein des populations et entre les sous-populations d'une métapopulation, s'ils sont suivis de reproduction, assurant ainsi un mélange des gènes dans la population (Morales *et al.*, 2010; Chapman *et al.*, 2012), et évitant la différenciation génétique (Bohonak, 1999). Les mouvements des individus permettent ainsi le maintien des populations, en évitant les extinctions locales ou encore la consanguinité pour les populations de petite taille. Cependant, ils sont également responsables de la transmission de pathogènes et peuvent participer à la propagation d'épidémies dans une population (Chapman *et al.*, 2012; Earl & Zollner, 2017). Une modification des mouvements habituellement réalisés au sein d'une population ou entre populations d'une métapopulation, une réduction des mouvements à cause de barrières (routes, barrages hydrauliques, etc.) ou une augmentation des mouvements dus à des changements de distribution des ressources, pourrait avoir des conséquences

considérables sur une population ou une métapopulation. Par exemple, les migrateurs et les résidents d'une population peuvent être en compétition, mais ne le sont que temporairement, car les migrateurs vont déplacer leur domaine vital saisonnier. Une diminution du nombre de migrateurs dans la population augmenterait le nombre de résidents et donc la pression de compétition dans cette population serait plus élevée toute l'année (Holdo *et al.*, 2011).

III.2. ...aux écosystèmes

Ces conséquences du mouvement individuel au niveau populationnel se répercutent sur la dynamique de tout l'écosystème. Les conséquences des mouvements individuels sur l'écosystème peuvent être diverses et souvent classées en deux catégories : les conséquences trophiques et les conséquences dites de transport (Chapman *et al.*, 2012; Earl & Zollner, 2017). Parmi les conséquences trophiques, on retrouve les effets en cascade vers les niveaux inférieurs (*top-down effects*) de la chaîne alimentaire. Les herbivores consomment des végétaux et, lorsqu'il s'agit d'individus migrateurs ou nomades, la pression d'herbivorie est répartie dans l'environnement, alors qu'elle est localisée et souvent intensive lorsqu'il s'agit d'individus résidents. L'herbivorie localisée et intensive va limiter la croissance des végétaux consommés et peut favoriser la croissance d'autres végétaux non consommés. Celle-ci peut également modifier le cycle de l'azote générant, à terme, une diminution du taux d'azote dans le milieu, dû à un lessivage de l'azote dans le sol, dans les zones où la pression exercée par les herbivores est forte, et conduire à un appauvrissement du sol (Holdo *et al.*, 2011; Chapman *et al.*, 2012). *A contrario*, si la pression d'herbivorie est faible ou modérée, le cycle de l'azote est stimulé, grâce à l'azote contenu dans les fèces et les urines, rapidement disponible pour les végétaux (Holdo *et al.*, 2011). Les effets peuvent également intervenir aux maillons supérieurs de la chaine alimentaire (*bottom up effects*). La modification du mouvement d'une espèce proie peut modifier la distribution spatiale d'un prédateur mais également son régime alimentaire (Holdo *et al.*, 2011). Ainsi, les maillons se situant au même niveau que l'espèce proie peuvent également être affectés si le prédateur reporte ses attaques sur lui ou si l'espèce ayant subit une modification dans son mouvement entre en

compétition directe pour la nourriture (Holdo *et al.*, 2011). Les conséquences de transport se rapportent au fait que, par son mouvement, un individu va transporter des graines, des nutriments, des polluants, des pathogènes ou encore des espèces commensales d'un habitat à un autre (Chapman *et al.*, 2012; Earl & Zollner, 2017). Ces transports peuvent être effectués via le pelage, dans les plumes (ou autre), les fèces, la ponte ou directement par l'animal, lui-même (*i.e.* en tant que source d'alimentation pour les prédateurs, charognards et décomposeurs) (Earl & Zollner, 2017). Par exemple, le chevreuil favorise l'augmentation du taux d'azote et de phosphore en milieu forestier, provenant des milieux agricoles (Abbas *et al.*, 2012). La mort d'un individu ayant accumulé des polluants dans un environnement sain peu entrainer une contamination (par exemple les métaux lourds qui s'accumulent en fin de chaîne alimentaire) (Earl & Zollner, 2017).

Les conséquences sur l'écosystème sont donc variées et cela peut avoir des impacts irréversibles sur les zones protégées, cultivées ou exploitées (Apollonio *et al.*, 2010; Grüss *et al.*, 2011).

IV. Objectifs de la thèse

Il est primordial de mieux comprendre le mouvement animal, en se demandant pourquoi, comment quand et où un animal bouge (Nathan *et al.*, 2008), puisque son mouvement a des implications multiples au niveau individuel mais également dans la dynamique de la population et le fonctionnement de l'écosystème dans lequel il se trouve.

Les mouvements à fine échelle spatiotemporelle, intra- et inter-patchs (par exemple, Fauchald, 1999 chez le Pétrel Antarctique (*Thalassoica antarctica*) ; Fritz *et al.*, 2003 chez l'Albatros hurleur (*Diomedea exulans*) ; Fronhofer *et al.*, 2013 pour la théorie ; Allen *et al.*, 2014 chez le Cerf élaphe), et à large échelle spatiotemporelle, entre domaines vitaux saisonniers (par exemple, Bunnefeld *et al.*, 2011 et Cagnacci *et al.*, 2011, 2015 chez plusieurs espèces d'ongulés ; Chapman *et al.*, 2011 pour une revue de plusieurs espèces de vertébrés; Singh *et al.*, 2016 chez l'Elan (*Alces alces*)), ont reçu une grande attention ces dernières années. Cependant, très peu d'études se sont intéressées à examiner les mouvements à des échelles intermédiaires entre les

mouvements journaliers et saisonniers (Table I1) (par exemple, Martin *et al.*, 2006; Delgado *et al.*, 2010; Northrup *et al.*, 2016). Les caractéristiques de l'environnement, comme la distribution des ressources alimentaires, des prédateurs ou des congénères ne varient pas seulement de façon saisonnière ou journalière, mais également de façon intra-saisonnière (Massé & Côté, 2013; Basille *et al.*, 2015). En effet, les patrons de l'environnement résultent d'interactions complexes entre facteurs biotiques et abiotiques à différentes échelles spatiotemporelles (Gillanders *et al.*, 2008; Turner *et al.*, 2015) et la distribution des ressources et du risque peuvent varier rapidement, notamment dans les paysages anthropisés. Il est donc pertinent d'analyser les mouvements à cette échelle, puisque la structure et les variations spatiotemporelles intra-saisonnières dans la distribution des ressources peuvent pousser un animal à se déplacer dans le but d'accéder à des ressources disponibles dans l'environnement. En effet, Les prairies pâturées, par exemple, sont très dynamiques et passent par de nombreux stades phénologiques de végétation qui peuvent survenir très rapidement selon la présence ou l'absence de bétail domestique (Lambin *et al.*, 2001). Les cultures participent également à des variations stochastiques de la dynamique de l'environnement, suivant les dates où elles sont semées et récoltées.

Durant ma thèse, je me suis intéressée au comportement spatial de deux grands herbivores de plaine très répandus en Europe, le Chevreuil européen et le Cerf élaphe. Ces deux espèces ont connu une expansion rapide et celle-ci a des conséquences considérables sur l'environnement dans lequel les deux espèces évoluent (Apollonio *et al.*, 2010). Il devient donc critique d'évaluer le rôle du mouvement individuel dans le fonctionnement spatial des populations. Durant ces trois années, j'ai focalisé mes travaux de recherche sur les mouvements individuels de ces deux espèces, à l'échelle intra-saisonnière. L'objectif étant de comprendre comment des modifications de l'environnement peuvent influer le fonctionnement spatial des grands herbivores, affectant ainsi leur dynamique locale. J'ai tout d'abord regardé dans quelle mesure les individus de ces deux espèces utilisent réellement des domaines vitaux saisonniers stables et comment les variations spatiotemporelles dans la distribution des ressources alimentaires dans l'environnement et les caractéristiques de l'environnement vont influencer leurs mouvements intra-saisonniers. Puisque l'environnement n'est pas seulement changeant entre les

saisons, dû aux conditions climatiques, mais également à plus fine échelle temporelle (Turner, 2010; Turner *et al.*, 2015), et puisque les mouvements individuels répondent aux variations spatiotemporelles dans la distribution des ressources dans l'environnement (Wiens, 1976; Johnson *et al.*, 1992), le chevreuil comme le cerf devraient, pour cela, utiliser leur domaine vital de façon hétérogène. Je m'attends ainsi à ce que les deux espèces réalisent des mouvements récursifs, les conduisant à occuper une unité spatiale stable, jusqu'à ce que la disponibilité des ressources varie spatialement et temporellement au cours de la saison, les amenant à se déplacer et utiliser une autre unité spatiale. L'ensemble de ces unités fonctionnelles occupées par un individu durant une saison formerait ainsi le domaine vital saisonnier de l'individu.

Table I1 : échelles spatiales et temporelles du mouvement des herbivores structurées de manière hiérarchique. Table tirée de Owen-Smith *et al.*, 2010.

temporal scale	spatial scale	defining behaviour	vegetation unit
1–2 s	bite	plucking, chewing and swallowing	plant part
2 s–2 min	feeding station	moving head, prehending, biting	plant (grass tuft, shrub)
0.5–30 min	food patch	feeding (eating), stepping	clump of plants
1–4 h	foraging area	feeding, walking, standing alert	habitat patch
12–24 h	daily range	foraging, travelling, drinking, ruminating, resting	set of habitats
3–12 months	home range	growth, reproduction, mortality	landscape region
several years	lifetime range	survivorship, fecundity, dispersal	geographical region

Dans le premier chapitre de ma thèse, j'ai analysé le comportement spatial du chevreuil et du cerf sur la quasi-totalité de leur aire de répartition en Europe. Dans ce chapitre, j'ai tout d'abord vérifié dans quelle mesure les individus utilisaient un domaine vital saisonnier stable ou, au contraire, occupaient des sous-unités fonctionnelles spatialement et temporellement distinctes de leur domaine vital saisonnier. Je me suis ensuite intéressée à l'influence de la variation spatiotemporelle dans la distribution des ressources dans l'environnement, en termes d'hétérogénéité spatiale et de prévisibilité temporelle, sur les mouvements intra-saisonniers, entre sous-unités fonctionnelles, dans des conditions environnementales contrastées. Pour cela, j'ai analysé des données GPS provenant des projets Eurodeer et Eureddeer (cf. Matériels et Méthodes).

Dans le deuxième et le troisième chapitre de ma thèse, j'ai focalisé mes recherches sur le chevreuil, afin de mieux comprendre les causes et les conséquences des mouvements intra-saisonniers en m'affranchissant des différences interspécifiques. Ces analyses ont été réalisées sur un site d'étude dans le Sud-ouest de la France (cf. Matériels et méthodes), pour écarter l'effet confondant induit par la grande variabilité des conditions environnementales entre les différents sites d'étude (notamment entre le Nord et le Sud de l'Europe). Ce site a la particularité d'être un paysage agricole très hétérogène, permettant d'étudier avec précision l'impact de la variation dans la distribution des ressources sur le mouvement individuel.

Dans le deuxième chapitre j'ai, en premier lieu, examiné si les mouvements intra-saisonniers permettaient aux individus d'accéder à des ressources alimentaires de bonne qualité, en 'surfant la vague verte' (Bischof *et al.*, 2012). Par la suite, j'ai cherché à déterminer les causes occasionnant des différences interindividuelles d'accès aux ressources de qualité et les conséquences que cela peut avoir sur des composants de la valeur adaptative des individus.

Enfin, dans le troisième chapitre, je me suis intéressée aux différences de comportement spatial entre mâles et femelles, guidées par la sélection sexuelle. J'ai ainsi étudié la réponse comportementale, en termes de surface du domaine vital, aux variations spatiotemporelles dans la distribution des ressources en fonction du sexe, en termes de variation de surface des sous-unités fonctionnelles du domaine vital saisonnier des individus.

Matériels et méthodes

Chevrette au lâcher, équipée de collier GPS. Photo prise lors d'une capture dans le site d'étude d'Aurignac (31).

I. Les modèles d'étude

Le Chevreuil Européen

***Capreolus capreolus* (Linnaeus, 1758)**

Fig. B1 : photographie de femelle (à gauche) et mâle (à droite) de Chevreuil européen

Le Chevreuil européen est un mammifère du super-ordre des ongulés, de l'ordre des cétartiodactyles et de la famille des cervidés. L'espèce compterai au moins deux sous-espèce, *C. c. italicus* et une autre encore controversée qui serait formée par l'anciennes sous-espèce *C. c. garganta* (Randi *et al.*, 2004; Groves & Grubb, 2011).

Il est le plus petit cervidé originaire d'Europe, avec un poids de 18 à 49 kg (Linnell *et al.*, 1998a). L'espèce présente un léger dimorphisme sexuel en faveur du mâle, qui pèse environs 10% de plus que la femelle. Le mâle porte des bois qui tombent et repoussent chaque année en hiver (source ONCFS) (Fig. B1 & B2). Le chevreuil est une espèce peu polygyne; en théorie, un mâle, appelé brocard, va se reproduire avec quelques femelles, appelées chevrettes, alors que chaque femelle n'est censée se reproduire qu'avec un mâle au cours d'une saison de reproduction, en juillet-août (Fig. B2, Emlen & Oring, 1977; Vanpé *et al.*, 2008).

Le Chevreuil Européen

(suite)

Le chevreuil est un herbivore ayant une alimentation très sélective, constituée de jeunes pouces et feuilles d'espèces ligneuses et semi-ligneuses ainsi que les graines et fruits lorsque ceux-ci sont disponibles (Tixier & Duncan, 1996). Cependant, l'espèce consomme également d'autres types de ressources, offertes par le milieu ouvert et notamment par l'agriculture, telles que les céréales ou les légumineuses (Hewison *et al.*, 2009; Abbas *et al.*, 2011).

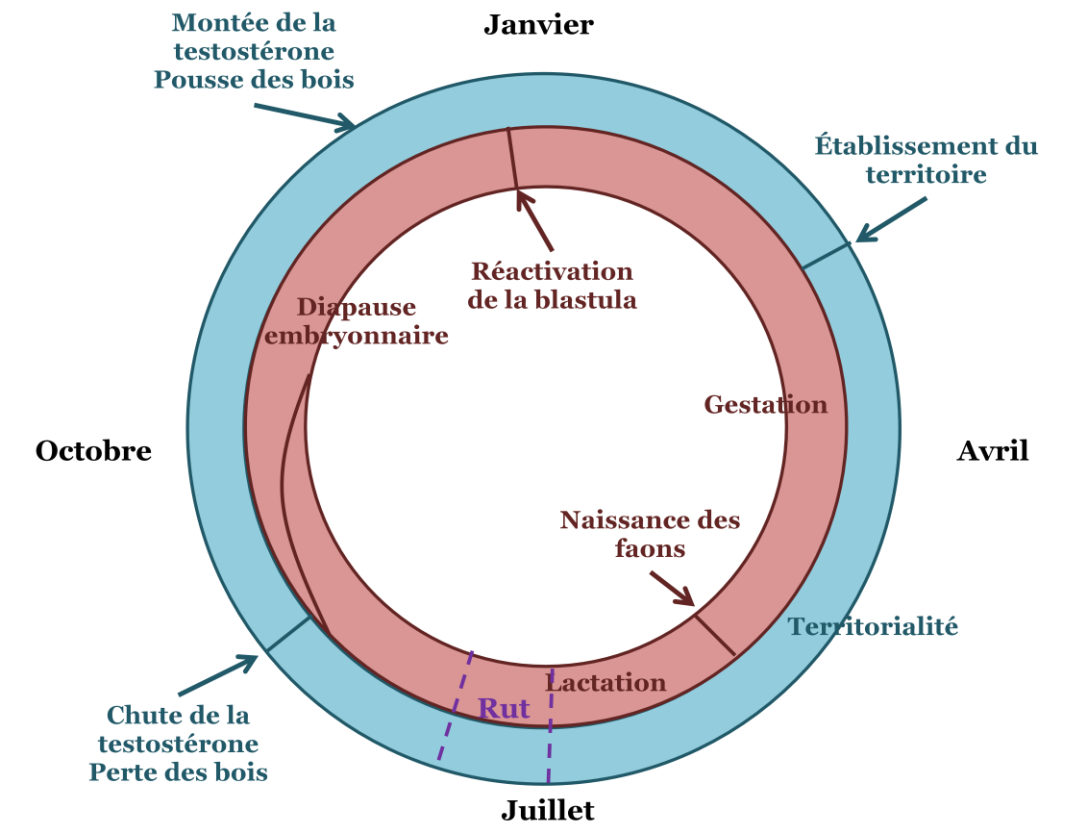


Fig. B2 : cycle biologique du chevreuil. En bleu, le cycle du mâle, en rouge, le cycle de la femelle.

Le Chevreuil Européen

(suite)

Le chevreuil est une espèce très peu grégaire, même s'il lui arrive de former de petits groupes en hiver, sauf en plaine, où les groupes formés sont plus grands (Hewison *et al.*, 1998). La taille et la composition de ces groupes est variable dans le temps et peut changer d'une heure à l'autre (Hewison *et al.*, 1998). Le reste du temps, les mâles sont généralement vus seuls, car territoriaux la majeure partie de l'année (de mars à fin août) (Liberg *et al.*, 1998). Cependant, tous les mâles ne sont pas territoriaux, généralement, seuls les mâles de plus de 3 ans et les mâles de deux ans les plus compétitifs peuvent prétendre à défendre un territoire et donc accéder à la reproduction (Vanpé *et al.*, 2009a). Les femelles ne sont pas territoriales mais montrent néanmoins une intolérance à la présence de congénères dans leur domaine vital les jours suivant la mise-bas en mai (Maublanc *et al.*, 2012). Certaines femelles vont effectuer des excursions de reproduction au moment du rut (fin juillet - début août) et retrouver les mâles dans leurs territoires, d'autres ont leur domaine vital chevauchant le territoire d'un mâle (Richard *et al.*, 2008; Debeffe *et al.*, 2014a). Une fois fécondé, l'ovule va entrer dans une phase de diapause embryonnaire avant de reprendre le développement embryonnaire en janvier (Lambert *et al.*, 2001). Une femelle donne généralement naissance de un à quatre faons qu'elle va allaiter quelques mois. Une fois sevrés, les petits vont rester à proximité de leur mère jusqu'à approximativement un an, âge auquel certains d'entre eux, mâles comme femelles, vont effectuer un mouvement de dispersion (Coulon *et al.*, 2006).

Hormis la dispersion de certains individus à un an, le chevreuil est une espèce manifestant une forte fidélité spatiale (Hewison *et al.*, 1998). Cependant, de par l'étendue de sa répartition, il est parfois confronté à des conditions rudes, notamment en hiver, conduisant certains individus à migrer entre aire hivernale et aire estivale. On parle généralement de migration partielle car tous les individus d'une même population ne vont pas migrer (Chapman *et al.*, 2011a). Cependant, tous les individus migrateurs ne se ressemblent pas ; il semblerait qu'il y ait une variabilité dans le comportement migratoire puisque certains individus vont réaliser plusieurs allers-retours entre leurs domaines saisonniers (Cagnacci *et al.*, 2011).

Le Chevreuil Européen

(suite)

De par sa plasticité comportementale et sa tolérance à l'Homme, le chevreuil, considéré comme une espèce essentiellement forestière, a pu coloniser les milieux agricoles et de nombreux habitats modifiés et occupés par l'Homme (Linnell *et al.*, 1998a; Hewison *et al.*, 2001; Abbas *et al.*, 2011; Morellet *et al.*, 2011). Le chevreuil a ainsi pu s'adapter rapidement à une grande variété d'habitats, l'autorisant à s'étendre de la Scandinavie à l'Espagne (Fig. B3) et, en dehors du sanglier, est considéré comme l'ongulé le plus répandu en Europe.

En France, l'espèce s'étend sur la quasi-totalité du territoire, à l'exception de la Corse, comme l'atteste la carte des réalisations de chasse par département (Fig. B4).

Fig. B3 : Aire de répartition du chevreuil en Europe. Photographie aérienne provenant de The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2017-1. En orange : aire de répartition actuelle, en rouge : aire où l'espèce s'est éteinte.

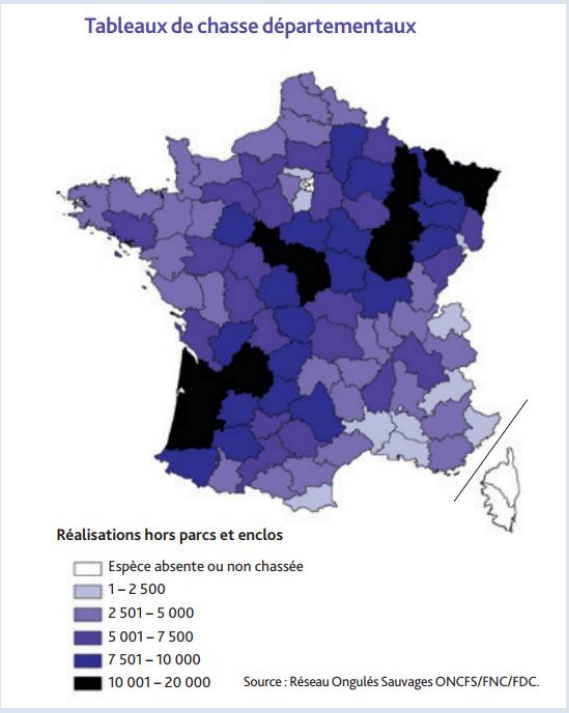


Fig. B4 : Carte des réalisations de chasse de chevreuil, en France. Carte issue de Saint-Andrieux & Barboiron, 2016.

Le Cerf élaphe

Cervus elaphus (Linnaeus, 1758)

Fig. B5 : photographie de femelle (à gauche) et mâle (à droite) de Cerf élaphe

Le Cerf élaphe fait également parti du groupe des cétartiodactyles et de la famille des cervidés. Pendant longtemps s'est posée la question de savoir si le Cerf élaphe et le wapiti, présents sur le continent Européen pour l'un et sur le continent Américain et Asiatique pour l'autre, étaient deux sous-espèces de la même espèce. Il est maintenant bien établi que le wapiti et le Cerf élaphe sont deux espèces différenciées appartenant au genre Cervus : *Cervus canadensis* et *Cervus elaphus*, respectivement (Ludt *et al.*, 2004; Groves & Grubb, 2011). Autrefois l'espèce *C. elaphus* était divisée en 6 sous-espèces, dont *C. e. corsicanus* et 5 autres sous-espèces ; désormais *C. e. corsicanus est* considérée comme une espèce à part entière (Groves & Grubb, 2011).

Le cerf pèse de 90 à 230 kg. Cette large étendue de la masse est liée à la sélection sexuelle très élevée chez le cerf. Les mâles entrent en compétition pour accéder à la reproduction, en formant des harems contenant jusqu'à plus de 20 femelles appelées biches (Clutton-Brock *et al.*, 1982). Cette compétition entre mâles entraine un fort dimorphisme sexuel ; le mâle a une croissance plus rapide que la femelle et est, en moyenne, 1.7 fois plus lourd que la femelle au moment de la saison de reproduction, en automne. De plus, seul le mâle est coiffé de bois massifs qui tombent en hiver et poussent au début du printemps (Clutton-Brock *et al.*, 1982). (Fig. B5 & B6).

Le Cerf élaphe

(suite)

Le cerf est un herbivore ayant une alimentation mixte. Il s'alimente principalement de monocotylédones en quantité, mais son régime alimentaire varié lui permet de reporter son alimentation sur d'autres types de végétaux lorsque la disponibilité vient à changer (Hofmann, 1989). Son système digestif lui permet, contrairement au chevreuil, de consommer des plantes plus fibreuses et donc peu digestes, retrouvées en abondance (Storms *et al.*, 2008).

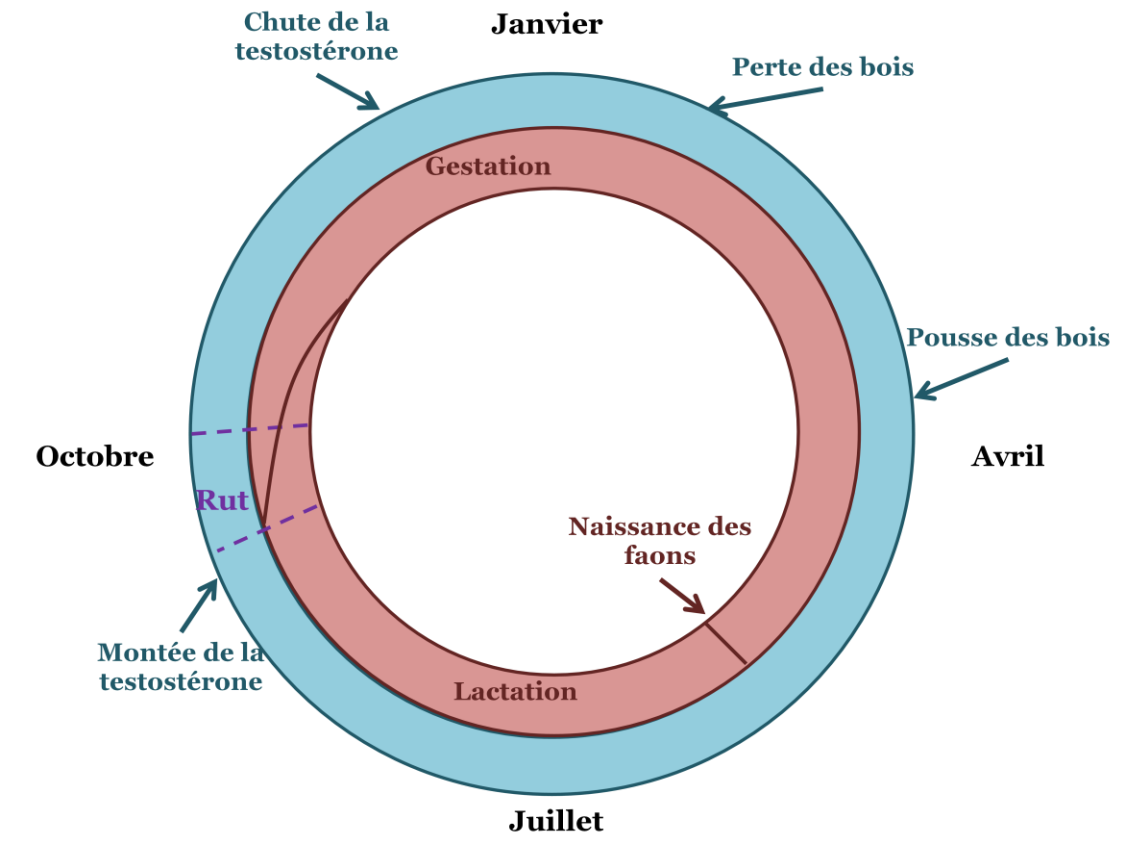


Fig. B6 : cycle biologique du cerf. En bleu, le cycle du mâle, en rouge, le cycle de la femelle.

Le Cerf élaphe

(suite)

Le cerf est un animal plutôt grégaire qui vit en groupes appelées hardes. Il y a une ségrégation sexuelle des hardes, ainsi nous retrouvons des hardes de mâles, qui se regroupent durant la période de pousse des bois jusqu'au rut (fin mars à septembre) (source ONCFS) ; et les hardes de femelles, qui sont bien souvent des hardes matriarcales, comprenant parfois plusieurs familles, où les petits restent avec leur mère jusqu'à leur deux ans. Les hardes de cerfs et les hardes matriarcales sont gouvernées par une hiérarchie, à savoir la présence d'un individu dominant et meneur suivi par des individus subordonnés. La composition des hardes varie continuellement d'une heure à l'autre (Clutton-Brock *et al.*, 1982). Les hardes de cerfs et de biches se retrouvent au moment du rut pour la reproduction, entre septembre et octobre. A ce moment, les mâles vont entrer en compétition, afin de former un harem dans lequel chaque mâle va tenter d'accaparer un maximum de biches (Clutton-Brock *et al.*, 1982). La reproduction est suivie d'une gestation de 7/8 mois, puis de la mise-bas, en mai - juin (Fig. B6). Au moment de s'émanciper, la plupart des jeunes mâles vont disperser et les jeunes femelles, quant à elles, restent généralement proche de leur mère ayant un domaine vital qui chevauche celui de leur mère (Clutton-Brock *et al.*, 1982).

Ainsi, à l'exception de la dispersion des mâles après leurs deux ans, le cerf est une espèce plutôt sédentaire mais connue pour effectuer des migrations dans les zones où le climat y est rude (Mysterud *et al.*, 2011; Bischof *et al.*, 2012). Les individus rejoignent notamment des aire d'hivernage lorsque les zones en altitude sont enneigées et que la nourriture y est inaccessible (Singh *et al.*, 2012). Comme pour le chevreuil et pour la plupart des ongulés, le cerf est un migrateur partiel, à savoir que dans une même population, tous les individus ne sont pas migrateurs (Bolger *et al.*, 2008; Mysterud *et al.*, 2012).

Le Cerf élaphe

(suite)

Tout comme le chevreuil, le Cerf élaphe est un des ongulés les plus répandus en Europe de l'Ouest. En effet, sa répartition s'étend du Sud de la Scandinavie à l'Espagne (Fig. B7, Groves & Grubb, 2011). Bien qu'étant, à l'origine, une espèce de milieux ouverts, l'espèce s'est accommodée à des environnements divers, lui permettant une expansion rapide à la suite des différentes opérations de repeuplement ayant eu lieu dans les années 60 (source ONCFS).

En France, le cerf occupe maintenant presque tous les départements, à l'exception de la Corse, où l'on trouve le Cerf de Corse (*Cervus corsicanus*) (Fig. B8).

Fig. B7 : Aire de répartition du Cerf élaphe en Europe. Photographie aérienne provenant de The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2017-1. En orange : aire de répartition actuelle, en rouge : aire où l'espèce s'est éteinte.

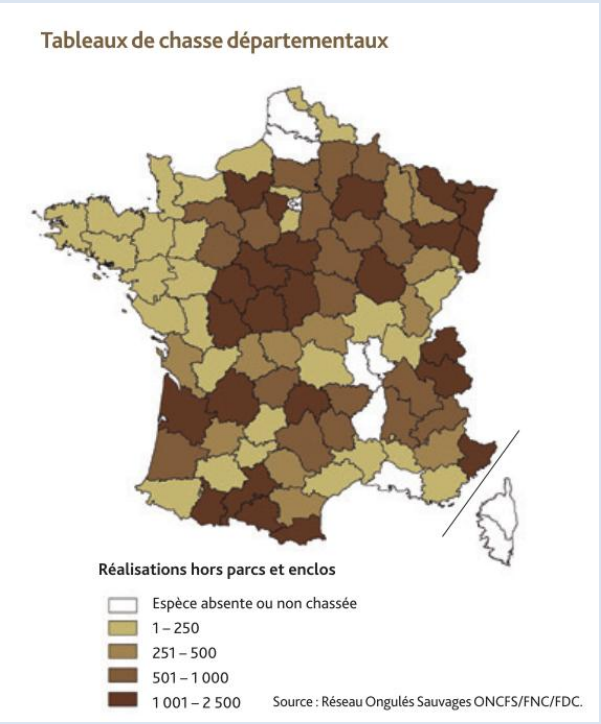


Fig. B8 : Carte des réalisations de chasse de Cerf élaphe, en France. Carte issue de Saint-Andrieux & Barboiron, 2016.

II. Pourquoi ces modèles d'étude ?

L'expansion rapide du chevreuil et du cerf, et des autres espèces d'ongulés très répandues, en Europe, n'est pas sans conséquences sur le paysage dans lequel les deux espèces évoluent. Certaines de ces conséquences sont en inadéquation avec le développement des activité humaines, d'autres au contraire sont bénéfiques (Apollonio *et al.*, 2010).

En s'alimentant et en sélectionnant préférentiellement certaines espèces végétales plutôt que d'autres, ou en sélectionnant préférentiellement certains végétaux ou parties des végétaux, comme par exemple les jeunes pouces ou les jeunes arbres, les ongulés ont des conséquences différentes, selon leur régime alimentaire, sur la composition et la diversité de la communauté végétale et ils peuvent engendrer des dommages sur les cultures ou les zones en cours de régénération (Ammer, 1996; Putman & Moore, 1998; Rooney & Waller, 2003). Ils sont également à l'origine de transport de nutriments ou de graines entre les différents types d'habitat qu'ils fréquentent, par exemple, le chevreuil va être responsable d'une augmentation du taux d'azote et de phosphore dans le milieu forestier, en venant s'alimenter en milieu agricole et en allant trouver refuge et se reposer en milieu forestier (Abbas *et al.*, 2012). Ainsi, de façon indirecte, les ongulés sont des espèces ingénieurs de l'écosystème, puisqu'ils créent des modifications physiques, maintiennent, ou créent des habitats, influençant les populations d'autres espèces herbivores et les prédateurs de ces espèces (Jones *et al.*, 1997; Flowerdew & Ellwood, 2001; Fuller, 2001). Ceci peut, à terme, être à l'origine de dis-services écosystémiques, en générant des difficultés dans la gestion forestière, l'agriculture ou encore la gestion de zones protégées. Mais cela peut également produire des services écosytémiques en maintenant un bon équilibre de l'écosystème (Gómez-Baggethun *et al.*, 2010).

L'Homme a, depuis plusieurs siècles, modifié l'environnement dans lequel il se trouve, l'expansion des populations humaines et l'adaptation rapide du cerf et du chevreuil aux milieux anthropiques résultent en une augmentation des rencontres entre ongulés sauvages et Homme ou animaux domestiques. Ainsi ongulés sauvages et troupeaux domestiques se retrouvent en contact, favorisant la transmission et la propagation de pathogènes mais également de zoonoses (Pastoret *et al.*, 1988; Jaenson & Tälleklint, 1992; Thoen *et al.*, 2009; Candela *et al.*, 2014). Outre le contact

avec les troupeaux, en se rapprochant des zones urbanisées, qui ont connu une croissance exponentielle ces dernières années (Antrop, 2004; Bennett & Saunders, 2010), les ongulés s'aventurent également sur les routes ou les voies ferrées, à l'origine de l'augmentation du nombre de collisions entre ongulés sauvages et véhicules motorisés (Bruinderink & Hazebroek, 1996; Hedlund *et al.*, 2003).

Au-delà de ces conséquences, qui, d'un point de vue anthropocentré peuvent être un frein au développement des activités humaines, l'expansion des ongulés sauvages en Europe permet, entre autre, de préserver les effectifs dans les troupeaux de bétail domestiques, puisque les prédateurs naturels vont reporter leurs attaques sur la faune sauvage plutôt que sur le bétail domestique (Meriggi & Lovari, 1996). Les pertes économiques dues aux prélèvement de quelques têtes d'un troupeau par des prédateurs, tels que le loup, sont considérables (Gazzola *et al.*, 2008), il est donc primordial de maintenir une population viable d'ongulés sauvages.

Le chevreuil et le cerf sont deux espèces dont la progression est en nette augmentation, entraînant une augmentation du nombre d'attributions aux plans de chasse (par exemple en France, Fig. M1 & M2). Les deux espèces génèrent ainsi des apports économiques majeurs en Europe, à travers la chasse de loisir et la chasse pour la venaison (Freese, 2012).

La présence et l'expansion des ongulés sauvages en Europe ont une fonction écologique dans l'écosystème et génèrent des services et dis-services pour l'Homme, révélant les enjeux socio-économiques des deux espèces. Il est donc primordial de réaliser une gestion raisonnée du chevreuil et du cerf, basée sur des recherches scientifiques visant à comprendre l'écologie et la biologie des espèces et la dynamique des populations. Cette gestion a ainsi pour but de maintenir un équilibre agro-sylvo-cynégétique ; « l'équilibre agro-sylvo-cynégétique consiste à rendre compatibles, d'une part, la présence durable d'une faune sauvage riche et variée et, d'autre part, la pérennité et la rentabilité des activités agricoles et sylvicoles. » (Code de l'Environnement, Article L.425-4).

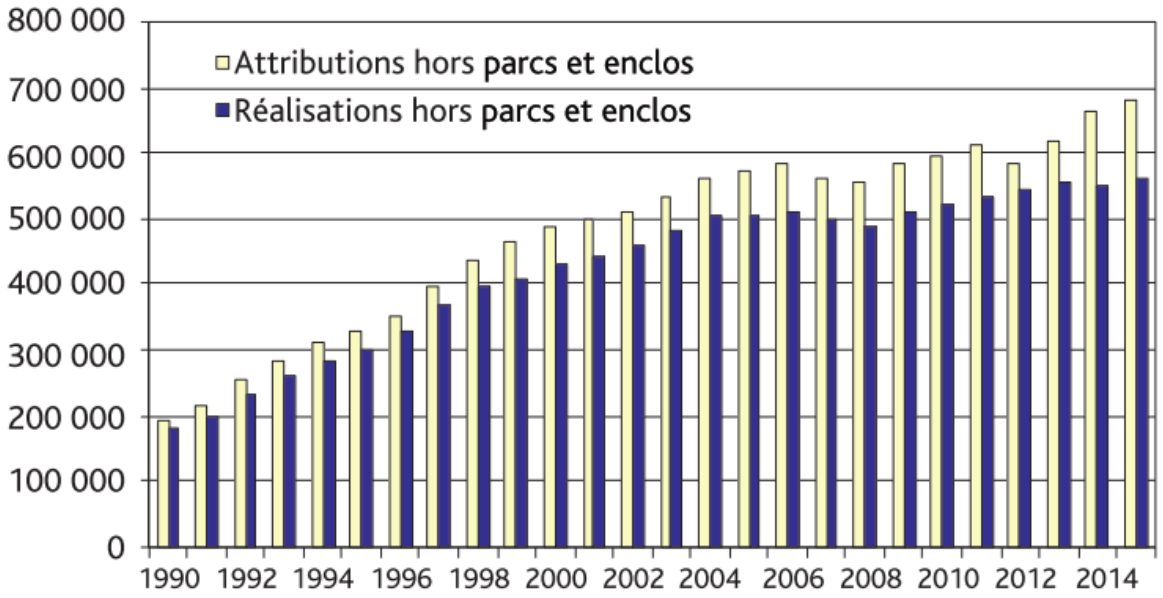


Fig. M1 : Nombre de chevreuils attribués aux plans de chasse en France et nombre de réalisations par année depuis 1990. Source Saint-Andrieux & Barboiron, 2014.

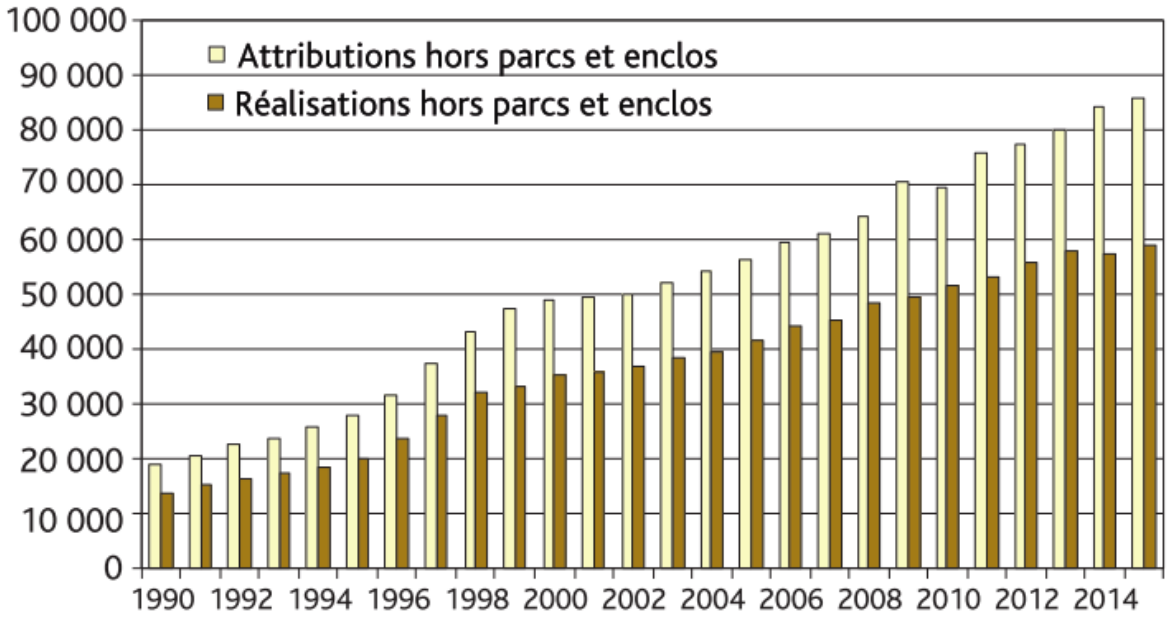


Fig. M2 : Nombre de Cerfs élaphes attribués aux plans de chasse en France et nombre de réalisations par année depuis 1990. Source Saint-Andrieux & Barboiron, 2014.

III. Les populations étudiées

III.1. EURODEER et EUREDDEER

Pour les travaux de ma thèse, j'ai utilisé des données provenant des projets EURODEER (EUropean ROe DEER, http://eurodeer.org) et EUREDDEER (EUropean RED DEER, http://eureddeer.org). Ces projets regroupent 39 équipes de recherche en tout et ont pour but d'étudier le comportement spatial des espèces concernées, sur leur aire de répartition, grâce à des données de suivis télémétriques par balise GPS. L'intérêt est d'étudier des populations dans des conditions contrastées en termes de conditions climatiques, couvert végétal, pression de prédation, pression de chasse, dérangement dû à l'activité humaine ou compétition avec d'autres espèces par exemple. L'objectif de ces projets est de généraliser les connaissances sur la biologie et l'écologie des deux espèces, permettant de tirer des patrons communs entre populations d'une même espèce, mais également de pouvoir faire des prédictions sur le comportement spatial et l'activité des animaux en réponse au changement climatique par exemple.

Les différents sites d'études utilisés dans cette thèse s'étendent de la Scandinavie au Sud de l'Italie, en passant par l'Est de la Pologne et le Sud-ouest de la France. La latitude varie de N 38°20' à N 61°30 et la longitude de E 0°90 à E 23°50 (pour les deux espèces confondues) (Fig. M3). La répartition des sites permet d'observer une large gamme de variation dans les conditions environnementales et climatiques. L'altitude entre populations varie de 60 à 1800 m. Les populations les plus au Nord de l'Europe et les plus en altitude sont exposées à des températures moyennes annuelles de -8 à -4°C et des précipitations annuelles comprises entre 1260 et 1630 mm. Les hivers sont rudes, avec un manteau neigeux d'une profondeur allant jusqu'à 80 cm. Les populations les plus au Sud sont, quant à elles, exposées à des températures moyennes annuelles de 11°C et des précipitations annuelles de 800 mm. Les hivers sont doux, avec très peu de neige. Les différentes populations se trouvent dans des milieux très différents, en allant des de la forêt primaire (forêt de Bialowieza), aux forêts de résineux, comprenant le pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) et l'épicéa commun (*Picea abies*), en passant par les forêts de feuillus, comprenant les chênes (*Quercus sp.*), hêtre commun (*Fagus sylvatica*) et charme commun (*Capinus*

betulus) et les forêts mixtes. D'autres sites d'études sont, au contraire, des sites très ouverts et agricoles ou encore des sites en milieu subalpin.

Les deux bases de données ont rassemblé les localisations GPS de 838 chevreuils (506 femelles et 332 mâles) et 470 cerfs (319 femelles et 151 mâles) depuis 2000 et 1997 respectivement. Dans chaque site d'étude, chevreuils et cerfs sont capturés en hiver en respectant les lois Européennes et locales sur le bien-être animal, à l'aide de filets, cages-pièges ou par télé-anesthésie. Les animaux sont sexés, généralement pesés et leur classe d'âge (*i.e.* jeune, yearling ou adulte) estimée à l'aide de la méthode d'usure dentaire pour le chevreuil et de l'éruption dentaire pour le cerf (Hewison *et al.*, 1999; Mysterud *et al.*, 2001). Puis les animaux sont bagués à l'aide d'étiquettes numérotées, disposées à chaque oreille et équipés de collier GPS provenant de différents constructeurs (E-obs, Followit, Lotek et Vectronic). Les animaux sont ensuite relâchés non loin du lieu de capture.

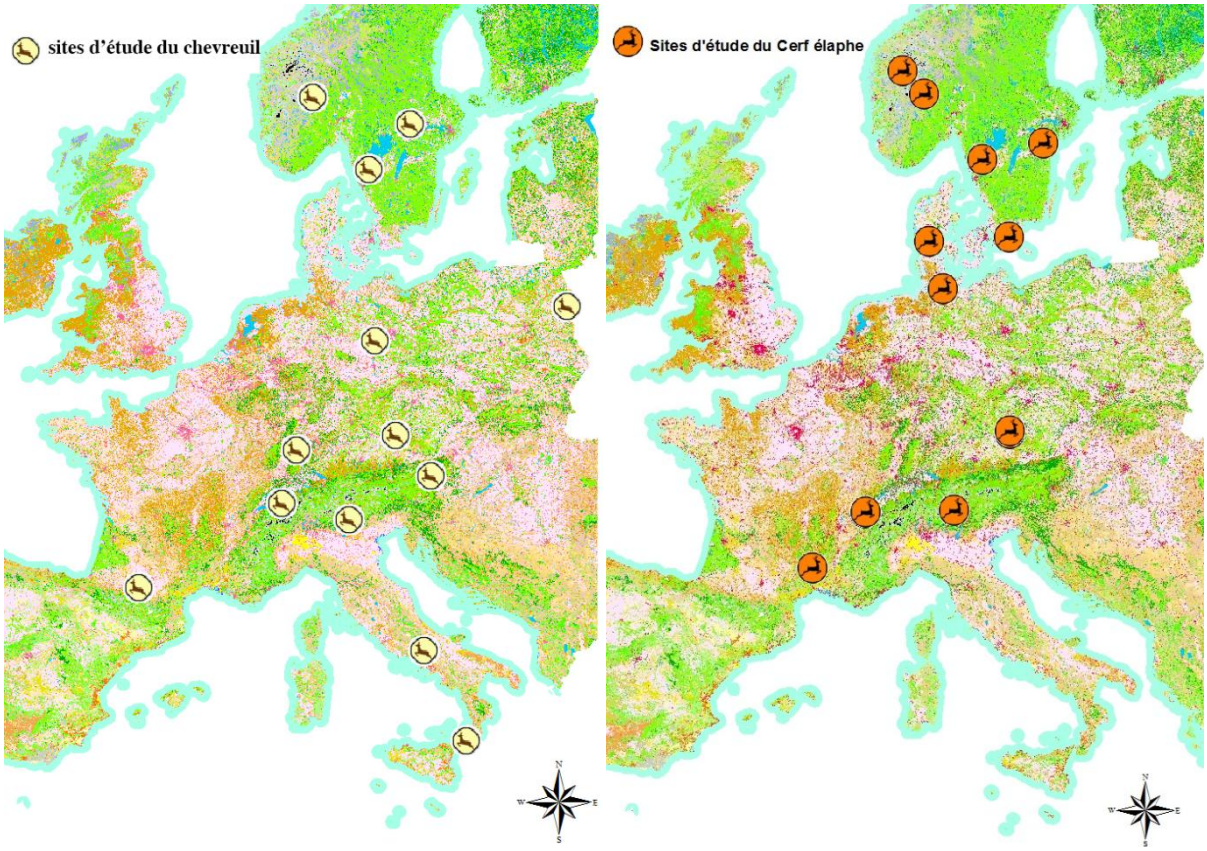


Fig. M3 : Cartes avec les positions géographiques des sites d'études de chevreuils (à gauche) et de cerfs (à droite).

Les colliers GPS sont programmés pour obtenir des localisations avec une fréquence allant de 10 min à 8 heures suivant les populations et la période de l'année. Dans un souci d'homogénéisation et pour pouvoir étudier et comparer les individus de toutes les populations, j'ai considéré seulement deux localisations par jour, la localisation la plus proche de midi et la localisation la plus proche de minuit, pour chaque individu.

Afin de décrire les conditions environnementales à cette échelle spatiale, à savoir sur l'aire de distribution du cerf et du chevreuil, seules des données environnementales obtenues par télédétection permettent de se procurer des relevés couvrant une telle étendue spatiale. Ainsi, les bases de données EURODEER et EUREDDEER mettent à disposition des informations environnementales telles que les données d'occupation des sols, fournies par la base de données Corine Land Cover, avec une résolution spatiale de 500 m (relevé en 1990, 2000, 2006 et 2012). Sont également disponibles des données de biomasse végétale, le Normalized Difference Vegetation Index (NDVI, Pettorelli *et al.*, 2005), capturé par le satellite de la NASA *MODerate resolution Imaging Spectroradiometer* (MODIS), avec une résolution spatiale de 250 m et une résolution temporelle de 16 jours. Les bases disposes également de données relatives à la présence de neige (Snow Cover MODIS), avec une résolution spatiale de 500 m et une résolution temporelle d'un jour. Finalement, des données de température, d'altitude, et de pente sont aussi disponibles. Dans cette thèse, j'ai utilisé le NDVI fourni par l'Université de Vienne (Boku), qui fournit des mesures de NDVI, lissées selon la méthode de Whittaker (Klisch & Atzberger, 2016), permettant de s'affranchir du bruit produit, par exemple, par la présence de nuages lors du relevé. A partir du NDVI, j'ai déterminé l'hétérogénéité spatiale et la prévisibilité temporelle de la distribution des ressources dans le paysage, pour chaque site d'étude (détaillé en partie V.1). Grâce à ces données, il est maintenant possible de relier les positions GPS des animaux aux conditions environnementales et climatiques locales.

III.2. La population d'Aurignac

Afin de mieux comprendre les réponses comportementales aux variations spatiotemporelles des ressources dans l'environnement local d'un animal, une grande partie de ma thèse est centrée sur une population de chevreuils dans le Sud-ouest de la France. Cette population est suivie sur un site d'étude de 12 000 ha, dans le département de la Haute-Garonne (31) et plus précisément dans le canton d'Aurignac (N 43°17, E 0°53). Le site d'étude est soumis à un climat tempéré à tendance océanique et méditerranéenne. Les températures moyennes annuelles sont de 11°C, avec des précipitations annuelles d'environs 800 mm. Ce site d'étude présente un paysage très fragmenté à dominante agricole, composé essentiellement de cultures (céréales, légumineuses… représentant 33% du site d'étude), de prairies (36% du site d'étude) et de parcelles d'élevage essentiellement d'ovins et de bovins. Deux massifs forestiers de 650 et 455 ha chacun sont présents sur le site. Le premier, la forêt de Fabas est une forêt mixte, composée essentiellement de sapin Douglas (*Pseudotsugo menziesii*), pins (*Pinus sp.*) et mélèzes (*Larix sp.*), pour les résineux, et de chênes (*Quercus sp.*), hêtre commun (*Fagus sylvatica*) et charme commun (*Capinus betulus*), pour les feuillus. Le second, la forêt de Mauboussin, est une forêt de feuillus, composée essentiellement de chênes et de charme commun. En plus de ces deux grands massifs forestiers, le site d'étude est parsemé de plus de 1400 petits bosquets et de haies, le tout représentant environ 25% du site d'étude, pour un total de 3 558 ha de milieu forestier. Finalement, le paysage est morcelé par un réseau routier avoisinant 270 km (Fig. M4).

La densité de chevreuils en milieu ouvert et fragmenté est d'environ 8 chevreuils par 100 ha, alors qu'en milieu forestier (forêt de Fabas), la densité est 4 à 8 fois plus élevée qu'en milieu ouvert (Hewison *et al.*, 2007). Cependant, en considérant la disponibilité en bosquets dans les paysages ouverts, il semblerait que la densité soit la même par surface de bosquet disponible, que celle en forêt.

Les causes de mortalité du chevreuil dans la zone d'étude sont diverses (Monestier *et al.*, 2015). La première cause de mortalité chez les faons est la prédation par le renard roux (*Vulpes vulpes*), dernier prédateur naturel présent dans la zone (à noter que les faons peuvent parfois être prédatés par des chiens *Canis lupus familiaris*). La seconde cause de mortalité des faons est la fauche des cultures,

souvent dans les premières semaines de vie des jeunes. Chez les adultes, la première cause de mortalité est la chasse (en battue en automne-hiver ou à l'approche en été). Les collisions sont également une cause de mortalité non négligeable.

D'autres ongulés sauvages sont présents dans la zone : le sanglier (*Sus scrofa*) est très présent et également chassé sur le site d'étude, et le Cerf élaphe a recolonisé les massifs forestiers du site ces dernières années, selon des observations visuelles, mais n'est, pour l'instant pas encore suffisamment présent pour être chassé sur le site d'étude.

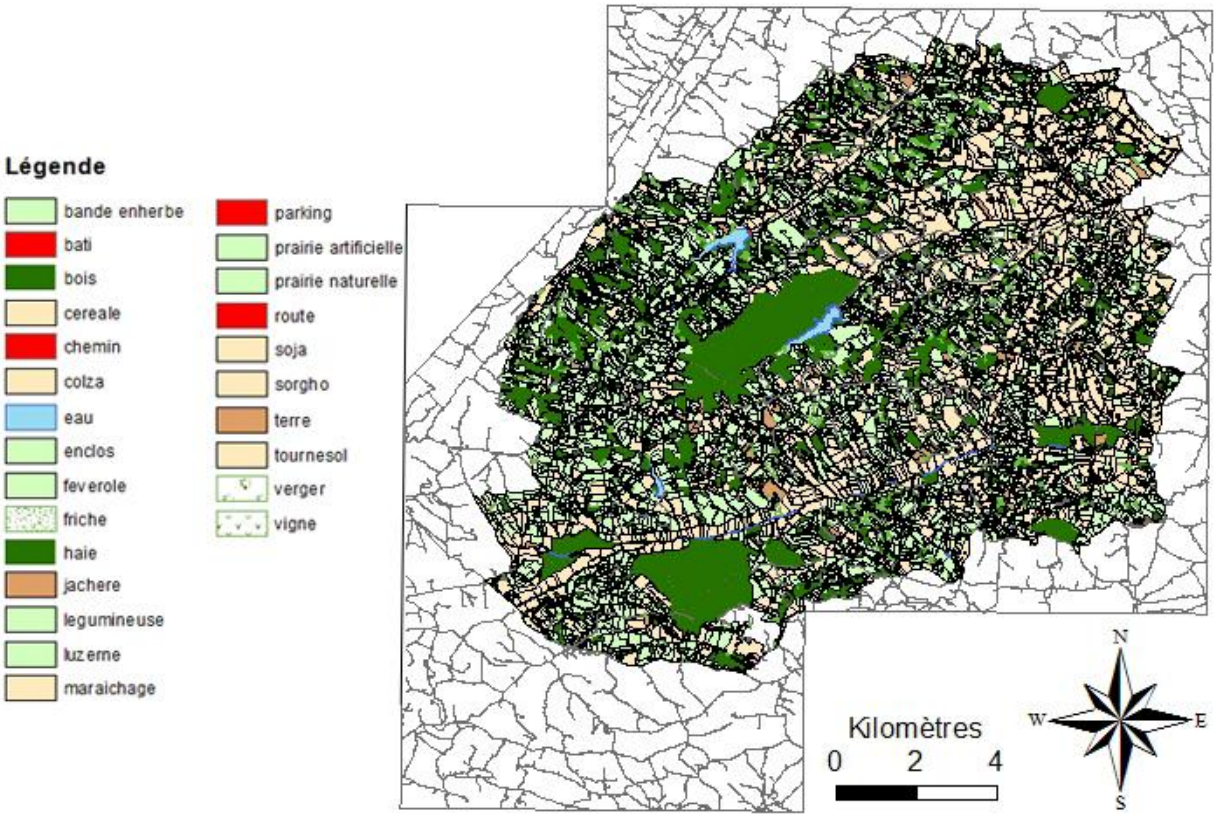


Fig. M4 : Carte et assolement du site d'étude d'Aurignac, exemple pour l'année 2013.

Les captures de chevreuils sont réalisées en accord avec les lois Françaises et Européennes sur le bien-être animal (autorisation préfectorale de capturer et de suivre des chevreuils par GPS, n°A31113001, approuvée par l'autorité départementale de la protection des populations de Haute-Garonne). Elles ont débuté en 1996 mais les animaux ont été équipés de colliers GPS seulement à partir de l'hiver 2002-2003. Depuis 2003, 475 chevreuils (dont 283 femelles et 192 mâles) ont été équipés de

collier GPS. Les captures ont lieu en hiver (de décembre à mars) sur 11 sites de capture, donnant des sous-échantillons représentatifs de l'hétérogénéité et des conditions environnementales locales du site d'étude. Lors des captures, 4 km de filets sont disposés autour de chaque site de capture. Des rabatteurs (plus de 100 personnes qui vont parcourir le secteur à pied) poussent les animaux vers les filets, où des capteurs sont disposés tous les 50 à 100 m, pour immobiliser les animaux pris dans les filets dans le but d'éviter toute blessure à l'animal. Une fois immobilisé, on injecte un sédatif léger à l'animal (*i.e.* acépromazine), puis on le libère minutieusement du filet avant de le placer dans une boîte de contention, occultante, pour que l'animal reste tranquille jusqu'à la fin de la capture et suffisamment étroite pour éviter à l'animal de se blesser en bougeant mais suffisamment grande pour que l'animal puisse se coucher à l'intérieur. Une fois la capture terminée, les animaux sont amenés à un lieu de marquage où ils sont, tour à tour (dans l'ordre chronologique de capture, ou en priorité si l'animal est blessé), sexés et pesés à l'aide d'une balance (précision : 20 g). Les individus sont ensuite âgés à l'aide de la méthode d'usure dentaire (Hewison *et al.*, 1999) et on leur prélève un échantillon de peau (à l'oreille) pour permettre leur génotypage. Sont également prélevés des poils et des fèces pour doser le cortisol et les parasites intestinaux, du sang pour doser les hématies, les anticorps, les pathogènes, la glycémie… Des mesures morphométriques sont réalisées, pour déterminer la longueur de la patte arrière, la circonférence du cou et la longueur de chaque bois pour les mâles. L'animal est finalement bagué à l'aide d'étiquette à numéro unique à chaque oreille puis équipé d'un collier GPS et relâché sur site. Durant toute la durée du marquage, on relève la température rectale toutes les deux minutes et le comportement de l'animal est noté durant chaque manipulation (depuis la capture jusqu'au lâcher).

Les colliers GPS sont programmés pour acquérir 4 localisations par jours, espacées de 6 heures (*i.e.* une à minuit, une à 6h, une à midi et une à 18h). Une fois par mois, la localisation GPS de chaque animal est relevée toutes les 10 minutes sur une durée de 24h. De plus, les colliers des adultes sont programmés pour effectuer une localisation par heure entre début mars et mi-mai, puis de début juillet à fin août, dans le but de mieux suivre le comportement spatial des individus lors de la mise bas et durant la période de reproduction. Les colliers posés sur les jeunes (<1 an au moment de la capture) sont programmés pour localiser l'animal toute les heures de début mars à fin mai, afin de suivre plus précisément la période de dispersion natale.

Par souci d'homogénéité des analyses réalisées au cours de ma thèse, j'ai également conservé 2 localisations par jour (*i.e.* la localisation la plus proche de midi et la localisation la plus proche de minuit) comme pour les données EURODEER.

Une carte détaillée du couvert végétal est réalisée chaque année, en été, à l'aide d'un système d'information géographique (SIG) (logiciel ArcGis 10.3, ESRI, 2011). Les unités spatiales homogènes de ce SIG, notamment bâtiments, routes, haies, forêt, prairies et cultures ont été délimitées manuellement sur la base de photographies aériennes (précision 50 centimètres, issues de la BD Ortho) (exemple Fig. M4). Ainsi, tous les ans, le site d'étude est parcouru en début d'été pour vérifier le SIG et déterminer visuellement l'assolement présent dans chacune des parcelles cultivées du paysage. En tout, 32 habitats sont recensés chaque année (par exemple : forêt, haie, terre nue, céréales, colza, sorgho, maraichage, légumineuses, tournesol, soja, vigne, prairies naturelles, prairies artificielles, etc.).

IV. Les tactiques de mouvement

Les études sur le mouvement animal se sont multipliées durant les trente dernières années, et ce grâce aux progrès technologiques et notamment à la banalisation de l'utilisation de balises GPS, permettant de suivre le déplacement d'un animal (Tomkiewicz *et al.*, 2010). Puisque la structure du paysage est hiérarchique (Kotliar & Wiens, 1990), le mouvement d'un animal dans ce paysage est présumé avoir une structure hiérarchique et opérer à différentes échelles spatiotemporelles (Johnson *et al.*, 1992). C'est pourquoi le mouvement animal a été étudié à différentes échelles spatiales et temporelle, souvent arbitraires (Benhamou, 2014). Le meilleur moyen de comprendre les mécanismes de mouvement en réponse à la variation spatiotemporelle de l'environnement est d'étudier le mouvement à des échelles spatiotemporelles biologiquement pertinentes. Benhamou (2014) suggère de s'intéresser aux phases stationnaires dans le mouvement d'un animal, afin de détecter ces échelles biologiquement pertinentes auxquelles nous pouvons observer les réponses comportementales d'un animal aux variations spatiotemporelles dans la distribution des ressources. Benhamou (2014) donne la définition de la stationnarité suivante : « *Stationarity involves a probability distribution that does not change in*

space and/or time. […] In practice, a spatial or temporal series of data over a given range can be said (at least roughly) stationary if the mean and variance (and possibly serial correlation) computed on a half-range width sliding window do not depend on the window location. » En d'autres termes, une phase stationnaire est une phase durant laquelle un animal va concentrer ses mouvements dans une zone avant de la quitter en effectuant un mouvement de plus grande envergure et en parcourant une distance suffisante, déplaçant ainsi le barycentre de ses localisations. Dans cet article, Benhamou (2014) décrit plusieurs échelles pertinentes pour étudier les phases stationnaires dans le mouvement d'un animal, et notamment l'échelle annuelle, échelle à laquelle sont observables l'utilisation de phases stationnaires saisonnières, correspondant aux domaines vitaux saisonniers utilisés par les migrateurs, ou l'échelle intra-saisonnière (*i.e.* les mouvements réalisés dans les domaines vitaux saisonniers) à laquelle l'animal va utiliser plusieurs sous-unités de son domaine vital saisonnier, spatialement et temporellement distinctes.

Dans cette thèse, je me suis intéressée aux mouvements intra-saisonniers du chevreuil et du cerf en réponse à la variation spatiotemporelle des ressources dans le paysage. Plus particulièrement, je me suis intéressée aux différentes phases stationnaires dans la trajectoire des individus, révélant l'utilisation de plusieurs sous-unités de leur domaine vital. Puisque les mouvements à large échelle masquent les mouvements à plus petite échelle dû à la structure hiérarchique du mouvement (Fauchiald *et al.*, 2000), j'ai tout d'abord déterminé la tactique de mouvement annuelle de chaque individu. Cela m'a permis, par la suite, d'analyser le comportement spatial des individus dans leurs domaines vitaux saisonniers.

IV.1. Tactiques de mouvement annuelles

Pour déterminer la tactique de mouvement annuelle des individus, j'ai gardé, pour chaque animal, les localisations GPS comprises strictement entre le 15 février et le 15 novembre. Puisque le suivi GPS de certains individus se termine avant la fin de l'année (par programmation ou dû à une défaillance technique ou la mort de l'animal), cette fenêtre temporelle semblait être le meilleur compromis pour considérer suffisamment d'individus et pour avoir une durée suffisante pour détecter

une tactique de mouvement annuelle. Je n'ai considéré que les individus adultes (≥ à 2 ans), dans le but de m'affranchir du comportement de dispersion, puisque les causes ultimes de la dispersion sont différentes de celles de la migration (Bowler & Benton, 2005; Chapman *et al.*, 2014). Les effectifs utilisés dans chacune des analyses de cette thèse seront énoncés au fur et à mesure des analyses.

Börger et Fryxell (2012), proposent une méthode pour discriminer la tactique annuelle de mouvement d'un animal parmi la résidence, la migration et la dispersion et le nomadisme. Dans cette étude, le nomadisme est considéré comme étant un mouvement diffusif d'un animal. Ce comportement spatial paraît peu probable pour le chevreuil et le cerf, étant décrits comme deux espèces occupant au moins un domaine vital saisonnier stable (Hewison *et al.*, 1998; Mysterud *et al.*, 2011; Bischof *et al.*, 2012). Ainsi, dans ma thèse, je n'ai considéré que la résidence, la migration et la dispersion. La méthode proposée par les auteurs est basée sur l'analyse de la variation du Net Squared Displacement (NSD) en fonction du temps. Le NSD, en français déplacement net au carré, est défini comme étant la distance au carré, entre la première localisation, comme localisation de référence, et chaque localisation suivante de la trajectoire d'un individu (Bunnefeld *et al.*, 2011, Fig. M5). J'ai calculé les trajectoires de chaque individu en utilisant la commande *ltraj* de la librairie *adehabitatLT* avec le logiciel R (version 3.3.2) (Calenge *et al.*, 2009).

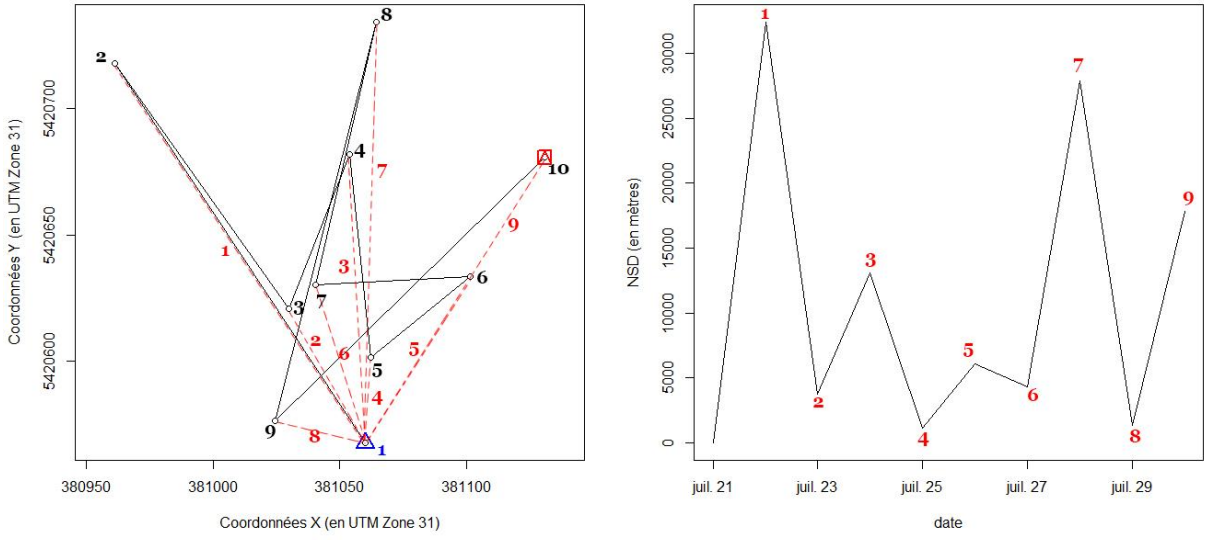


Fig. M5 : Trajectoire d'un individu (à gauche), avec le numéro de chaque localisation (en noir) et le numéro du déplacement net au carré (NSD) associé (en rouge) et graphique du NSD en fonction de la date de chaque localisation (à droite).

Comme proposé par Börger et Fryxell (2012), j'ai utilisé des modèles non linéaires à effet mixte (*nlme*, de la librairie *lme4*), basés sur des *a priori*, modélisant la variation du NSD en fonction du temps, pour déterminer la tactique de mouvement annuelle des individus. Ces modèles ont pour but de comparer le NSD théorique de chaque tactique de mouvement aux NSD des trajectoires individuelles, afin de déterminer quelle tactique de mouvement correspond le mieux à la trajectoire réalisée par chaque individu.

Un animal résident, occupant un domaine vital stable toute l'année, va restreindre ses mouvement dans une zone géographique. Le NSD correspondant à la trajectoire de cet individu ne devrait donc pas varier. Pour modéliser cette tactique de mouvement, j'ai considéré deux modèles différents. Dans le premier modèle décrivant la résidence, on considère que le NSD d'un individu ne varie pas au cours du temps. Ainsi, pour chaque individu, la constante du modèle est égale à la moyenne du NSD de la totalité de la trajectoire (Eq. M1, Fig. M6). Dans le second modèle décrivant la résidence, on considère que le NSD augmente et atteint très vite un plateau (Eq. M2 , Fig. M6), cela suppose que l'animal va avoir tendance à s'éloigner de sa première localisation au cours d'une première phase avant d'occuper un seul domaine vital stable au cours de l'année.

$$NSD = A \qquad \textit{Eq. M1}$$

Où A représente la moyenne du NSD de la trajectoire de chaque individu

$$NSD = Asym\ (1 - \exp(lrc * t)) \qquad \textit{Eq. M2}$$

Où $Asym$ représente la valeur moyenne du NSD à l'équilibre, lrc le logarithme de la vitesse normale de l'animal, correspondant à la distance moyenne parcourue entre deux localisations, divisée par le pas de temps moyen entre deux localisations et t le temps.

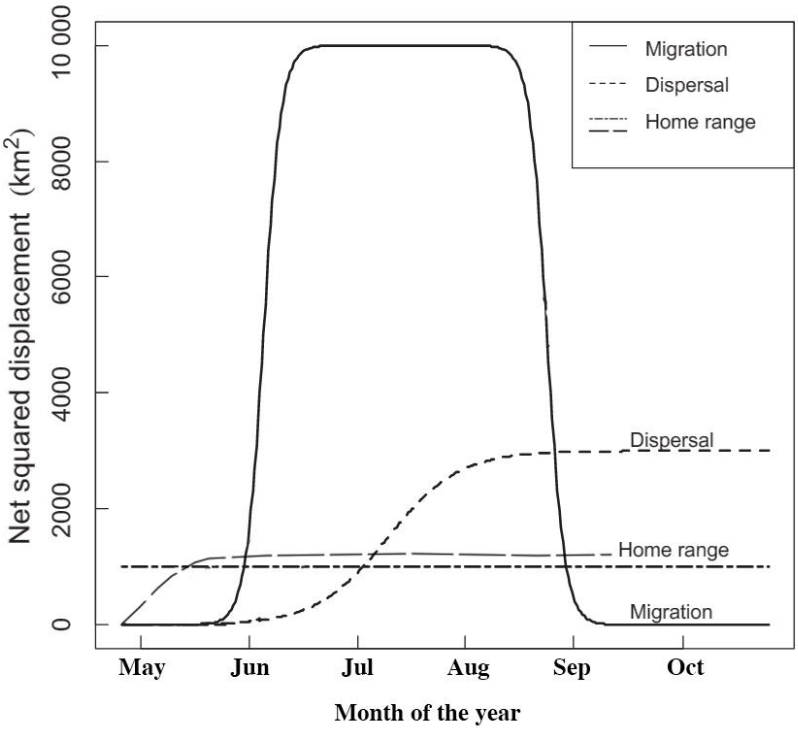


Fig. M6 : Variation théorique du déplacement net au carré (NSD) d'un individu, en fonction de la date, pour chaque tactique de mouvement annuelle (figure inspirée de Bunnefeld *et al.*, 2011).

Un individu migrateur va occuper un domaine vital hivernal jusqu'à sa migration printanière, durant laquelle il va rejoindre son domaine vital estival. Il va restreindre ses mouvements dans ce domaine vital avant d'effectuer sa migration automnale pour retourner dans son domaine vital hivernal. Le mouvement décrivant la migration considère alors que le NSD présente une phase stationnaire puis augmente rapidement avant d'atteindre un plateau, correspondant à la migration printanière, puis ne varie pas durant quelques temps avant de diminuer pour revenir à la valeur d'origine, correspondant à la migration d'automne et donc au retour de l'individu dans son domaine vital hivernal (Eq. M3, Fig. M6).

$$NSD = \frac{Asym}{1+exp(\frac{xmidA-t}{20})} + \frac{-Asym}{1+exp(\frac{xmidB-t}{20})} \qquad Eq.\ M3$$

Où *Asym* représente la distance de migration au carré, *XmidA* représentent le jour auquel l'animal aura effectué la moitié de la distance de sa migration printanière et

ScalA donne une idée de la durée de migration, *XmidB* et *ScalB* sont les équivalents de *XmidA* et *ScalA* pour la migration automnale.

Un animal disperseur va occuper un domaine vital pré-dispersion, dans lequel il va restreindre ses mouvements avant d'effectuer un mouvement de dispersion. Après sa dispersion, il va s'établir dans un domaine vital post-dispersion, dans lequel il va à nouveau restreindre ses mouvements. Le modèle de dispersion admet alors que le NSD présente une phase stationnaire durant la période pré-dispersion, puis va augmenter rapidement pour atteindre un nouveau plateau, correspondant au domaine vital où l'animal s'est établi après sa dispersion (Eq. M4, Fig. M6). J'ai considéré un modèle de dispersion, car même si nous n'avons considéré que des individus adultes dans cette thèse, pour s'affranchir du mouvement de dispersion, il n'est pas impossible que des chevreuils de plus d'un an aient un comportement comparable à une dispersion (Linnell *et al.*, 1998b), et le cerf disperse à partir de 2,5 ans et des individus de plus de 2,5 ans peuvent également disperser (Clutton-Brock *et al.*, 1982), dans quel cas il faudrait les exclure des analyses.

$$NSD = \frac{Asym}{1+exp(\frac{xmid-t}{scal})} \qquad Eq.\ M4$$

Où *Asym* représente la distance de dispersion au carré, *Xmid* représente le jour auquel l'animal aura effectué la moitié de la distance de dispersion et *Scal* informe sur la durée de ce trajet de dispersion.

J'ai construit les modèles non-linéaires correspondant décrivant chaque tactique de mouvement sur tous les individus, en mettant l'identité de l'individu en aléatoire. J'entre des valeurs *a priori* pour chaque paramètre décrit dans les équations, puis, lors d'itérations répétées (*i.e.* 50 itérations) les valeurs des paramètres vont être recalculées, jusqu'à converger vers une valeur fixe, pour chaque individu. Finalement, dans le but d'identifier le modèle qui décrit le mieux la trajectoire de chaque individu, je réalise une sélection basée sur le critère de corrélation (CC) (Eq. M5, Huang *et al.*, 2009; Börger & Fryxell, 2012). Ce coefficient prend en compte les écarts aux prédictions de chaque modèle pour chaque individu et

détermine ainsi l'ajustement du modèle aux données observées. Le modèle retenu est celui qui a le CC le plus élevé. Le CC doit être compris entre 0 et 1, un CC égal ou inférieur à 0 signifie que le modèle ne convient pas aux données (Huang *et al.*, 2009).

$$CC = 1 - \frac{\sum(y_{ij} - \hat{y}_{ij})^2}{\sum(y_{ij} - \bar{y})^2 + \sum(\hat{y}_{ij} - \bar{y})^2 + n_i(\bar{y} - \bar{\hat{y}})^2} \qquad \textit{Eq. M5}$$

Avec y_{ij} et $\hat{y}_{ij}$ les valeurs de NSD observées et prédites, respectivement, pour l'individu i, à chaque localisation j, $\bar{y}$ et $\bar{\hat{y}}$ les valeurs de NSD observée et prédite moyennes.

Cette méthode conduit systématiquement à sélectionner un modèle parmi les quatre modèles évalués. Dans certains cas, la sélection de modèles peut être discutable, c'est pourquoi j'ai ensuite réalisé une vérification visuelle de l'assignation d'une tactique de mouvement aux trajectoires individuelles (Bunnefeld *et al.*, 2011; Bischof *et al.*, 2012; Singh *et al.*, 2012). Pour cela, j'ai observé la variation du NSD de chaque individu au cours du temps et déterminé s'il s'agissait, selon moi, d'un résident, d'un migrateur ou d'un disperseur, selon les mêmes règles qu'énoncées précédemment.

Afin de m'assurer que les individus classés comme disperseurs ne sont pas, en réalité, des migrateurs pour qui la migration automnale apparaît en dehors de la période considérée (*i.e.* migration automnale après le 15 novembre), j'ai visuellement observé la totalité de la trajectoire disponible pour ces individus. Si ces individus effectuent un retour dans leur domaine vital hivernal au-delà du 15 novembre, ces individus sont classés comme migrateurs, mais ne présentent pas la phase de migration automnale pour la période retenue. Les vrais disperseurs sont quant à eux exclus des analyses pour les raisons évoquées précédemment.

IV.2. Dates de migration

Puisque la méthode utilisée précédemment pour discriminer la tactique de mouvement annuelle de chaque individu n'était pas adaptée pour certains individus,

j'ai déterminé les dates de migration printanière et automnale en segmentant le NSD de tous les individus (pour une question d'homogénéité de la méthode) en utilisant la méthode de Lavielle (1999), qui détecte des phases, que j'appelle ici segments, entre plusieurs points de rupture dans une série temporelle. J'ai réalisé cette segmentation en utilisant la commande *lavielle* grâce à la librairie *adehabitatLT* sur le logiciel R (version 3.3.2). Cette méthode requiert un nombre minimum de localisations par segment, un nombre maximal de segments sur la totalité de la série temporelle et le paramètre via laquelle il va déterminer les différents segments (*i.e.* est-ce que les différents segments sont déterminés par une variation de la moyenne du NSD, par une variation de la variance du NSD ou par la variation de la moyenne et de la variance). J'ai donc segmenté la trajectoire des individus et déterminé les dates de départ et de retour de migration pour chaque individu migrateur, et la date de départ en migration pour les individus migrateurs qui n'effectuent pas de retour de migration durant la période considérée. J'ai contraint la segmentation à détecter 3 segments, soit 2 points de rupture, pour les migrateurs effectuant deux migrations ; et 2 segments, soit 1 point de rupture, pour les migrateurs ne présentant qu'une migration printanière durant la période considérée. J'ai considérée un nombre de localisations minimal par segment de 28 localisations (*i.e.* 14 jours), et ai choisi de détecter les différents segments selon la variation de la moyenne du NSD. Dans le but d'analyser le comportement spatial intra-saisonnier de tous les individus et de pouvoir les comparer entre eux, j'ai calculé la date médiane de départ en migration, ainsi que la date médiane de retour de migration des migrateurs, afin de déterminer des périodes similaires chez les individus résidents. Pour éviter de considérer les localisations pendant la phase de mouvement de migration comme partie du domaine vital saisonnier des individus, j'ai supprimé les localisations GPS des trajectoires individuelles 3 jours avant et 3 jours après la date de migration pour tous les individus.

La trajectoire de chaque individu est donc découpée en trois saisons, correspondant aux saisons définies par la migration, l'hiver (*i.e.* période pré-migration printanière), l'été (*i.e.* période post-migration printanière) et le second hiver (*i.e.* période post-migration automnale).

IV.3. Tactiques de mouvement intra-saisonnières

J'ai ensuite segmenté le NSD des individus à chaque saison, en utilisant à nouveau la méthode de Lavielle (1999). L'objectif est de déterminer si l'individu est stationnaire durant une saison donnée (*i.e.* va se déplacer dans tout son domaine vital saisonnier de façon relativement homogène) ou s'il occupe une partie de son domaine vital saisonnier pendant quelques jours, semaines avant de se déplacer et d'occuper une autre partie de son domaine vital saisonnier, et ainsi de suite. Ainsi, il occuperait plusieurs sous-unités de son domaine vital saisonnier, spatialement et temporellement séparées, que l'on appellerait domaines vitaux sous-saisonniers (*sub-seasonnal functional home ranges* : sfHR, Benhamou, 2014). Cette méthode requiert un nombre minimal de localisations comprises dans un segment (*i.e.* un sfHR) et le nombre maximal de segments possible. J'ai choisi 14 localisations, soit 7 jours, comme durée minimale d'occupation d'un sfHR, car c'est ce qui me semblait le meilleur compromis, puisque les trajectoires sont calculées en considérant deux localisations par jour, une durée minimale trop petite pourrait seulement refléter l'utilisation de quelques patchs proches les uns des autres et sur-estimer le nombre de sfHR occupés par un animal, alors qu'une durée plus élevée pourrait sous-estimer le nombre d'occupation de sfHR en passant à côté de sous-unités biologiquement pertinente pour l'animal. Le nombre maximal de sfHR occupés pendant une saison a été déterminé selon le nombre maximal pouvant être atteint sur la durée totale de la saison si chaque sfHR était occupé pendant 7 jours. La méthode se base sur le calcul d'une fonction de contraste, qui va être calculée à chaque ajout d'un segment supplémentaire. J'ai retenu le nombre de segments le plus parcimonieux, à savoir, le nombre de segments pour lequel la fonction de contraste diminue de façon significative (pour cela, j'ai choisi une valeur seuil de 0.75, comme conseillé par Lavielle (2004), exemples de segmentation en Fig. M8).

Puisque cette méthode détecte au minimum l'occupation de deux sfHR durant une saison, alors qu'un individu pourrait être stationnaire sur toute la durée de la saison (*i.e.* ne pas occuper plusieurs sfHR dans son domaine vital saisonnier, mais l'occuper entièrement et de façon relativement homogène), j'ai construit un modèle non linéaire à effet mixte (nlme), décrivant l'occupation de plusieurs sfHR durant une saison donnée. Dans ce modèle, l'occupation de plusieurs sfHR correspond à

moyenner le NSD des individus pour chaque segment déterminé par la méthode de segmentation. Ainsi, le modèle comprend plusieurs constantes, correspondant à plusieurs phases stationnaires (Fig. M7). J'ai comparé ce modèle à deux modèles de résidence (*i.e.* les modèles élaborés par Börger et Fryxell (2012)), adaptés à chaque saison pour chaque individu. J'ai retenu le modèle ayant le CC le plus élevé afin de discriminer la tactique de mouvement intra-saisonnière de chaque individu pour chaque saison entre résidence ou occupation de plusieurs sfHR.

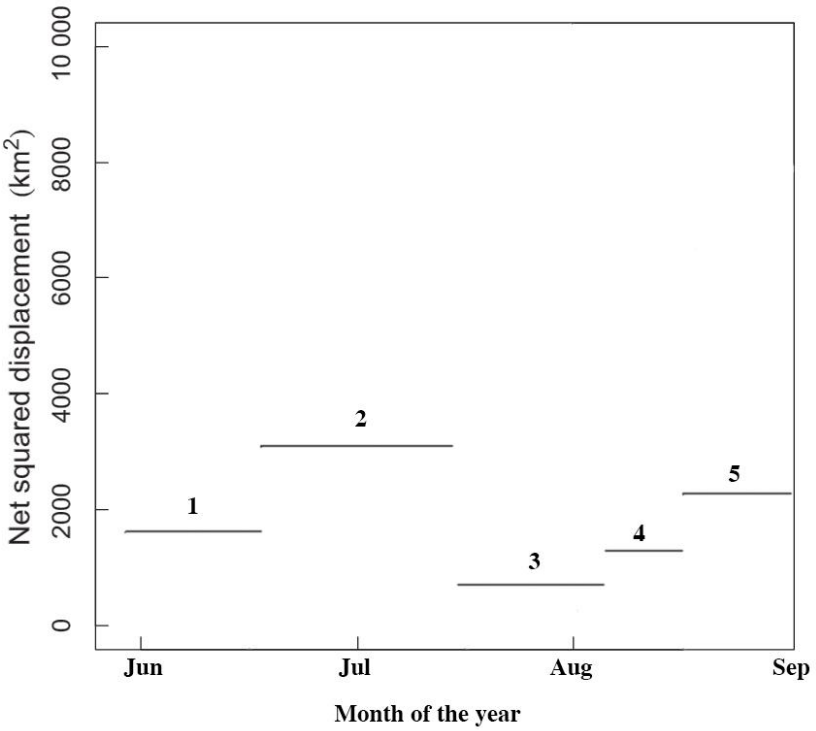
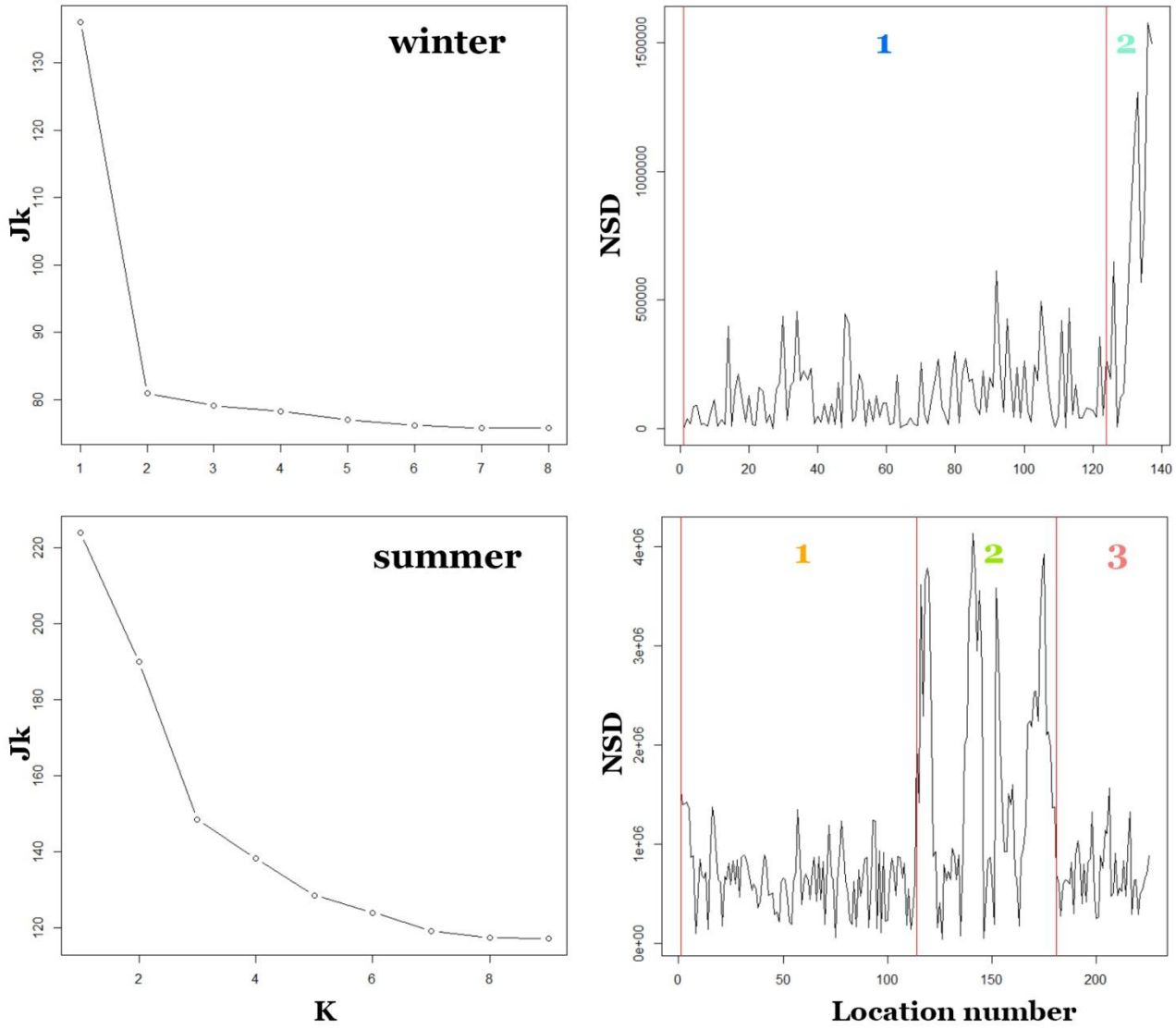


Fig. M7 : Variation théorique du déplacement net au carré (Net squared displacement, NSD) d'un individu, en fonction de la date pour l'occupation de plusieurs domaines vitaux sous-saisonniers (sfHR) durant la saison estivale. Les chiffres correspondent au numéro du sfHR.

Fig. M8 : exemple de segmentation des trajectoires en hiver (en haut) et en été (au milieu) de deux individus (l'individu résident 11 suivi en 2006 (page de gauche), et l'individu migrateur 1367 suivi en 2008 (page de droite)). Les graphiques de gauche correspondent à la fonction de contraste (Jk) en fonction du nombre de segments (K). Le nombre de segments retenu est celui après lequel la diminution de la fonction de contraste n'est plus suffisamment marquée (valeur de contraste inférieure à 0.75). Les graphiques de droite sont la représentation du NSD en fonction des localisations par ordre chronologique. Les droites verticales rouges sont les points de rupture dans la trajectoire, retenus selon le nombre de segments (K). Ainsi, 2 segments sont retenus pour l'individu 11 en hiver et 3 en été et 3 et 5 pour l'individu 1367. Les graphiques du bas représentent les domaines vitaux sous-saisonniers (sfHR) correspondant aux différents segments définis (numéros et couleurs). Le remplissage bleu correspond au chevauchement commun de tous les sfHR hivernaux d'un individu, le remplissage vert correspond au chevauchement commun de tous les sfHR estivaux et le remplissage rouge correspond au chevauchement commun de tous les sfHR toutes saisons confondues. A noter qu'il n'y a pas de chevauchement commun entre tous les sfHR estivaux de l'individu 1367.

Individu 11



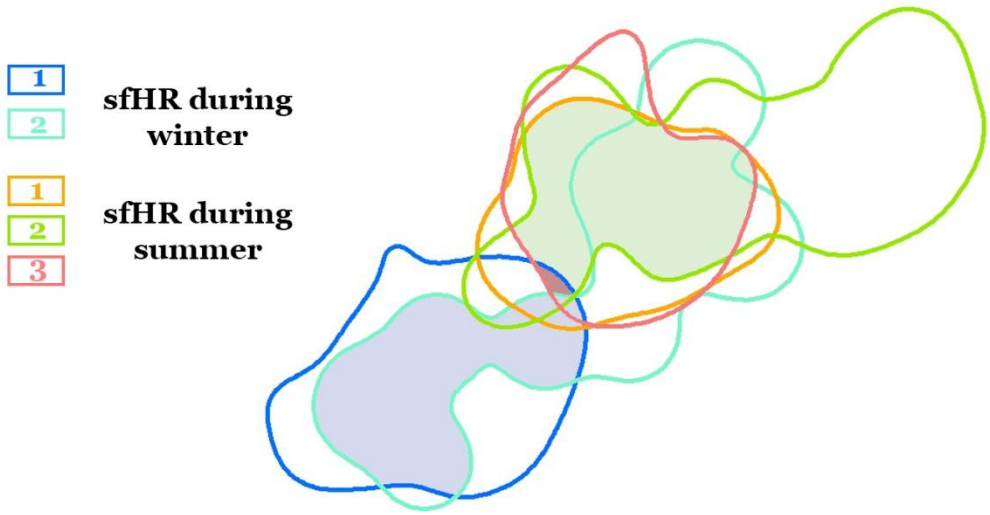


Fig. M8

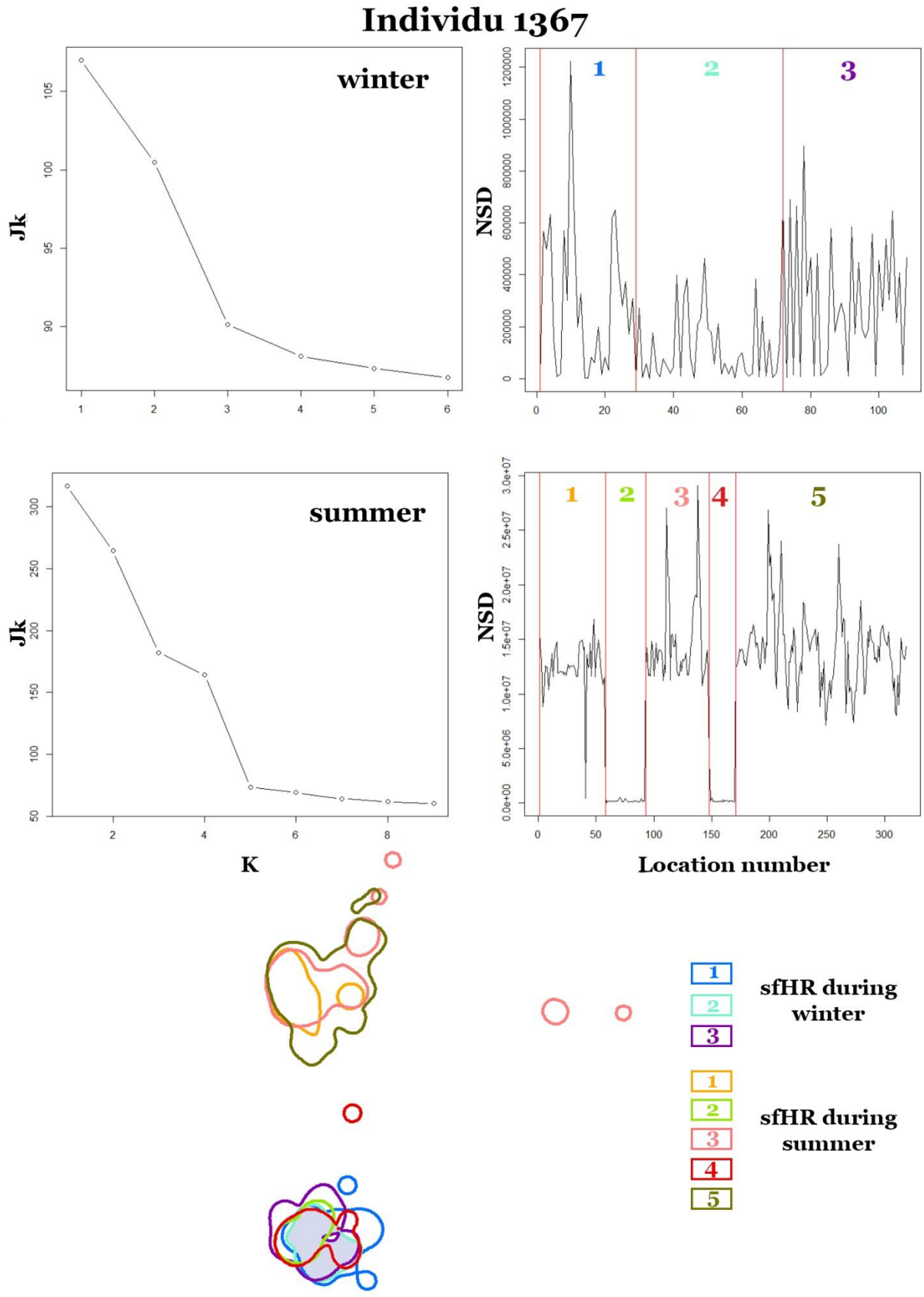

Individu 1367
winter
Jk
NSD
1
2
3
summer
Jk
NSD
1
2
3
4
5
K
Location number
sfHR during winter
sfHR during summer

Fig. M8

V. Conditions environnementales

Durant cette thèse, j'ai voulu examiner l'influence des conditions environnementales sur la tactique de mouvement du chevreuil et du cerf, à l'échelle intra-saisonnière, à savoir l'occupation de plusieurs sfHR pendant une saison donnée. Pour cela, j'ai décrit l'hétérogénéité spatiale et la prévisibilité temporelle des ressources dans l'environnement à plusieurs échelles spatiales et temporelles.

V.1. Distribution des ressources dans l'environnement

Dans un premier temps, j'ai déterminé l'hétérogénéité et la prévisibilité des ressources pour chaque saison (*i.e.* hiver et été, définie par les dates de migrations) et pour chaque site d'étude, en utilisant le NDVI. Le NDVI est considéré comme étant un très bon proxy de la productivité végétale en général et un bon proxy de la variabilité spatiotemporelle de la disponibilité des végétaux pour les herbivores (Hamel *et al.*, 2009b; Pettorelli *et al.*, 2011; Borowik *et al.*, 2013).

Les limites spatiales des sites d'étude ont été définies en créant une zone tampon d'un kilomètre autour des polygones convexes minimum à 100% (*minimum convex polygon,* MCP), comprenant les localisations de tous les individus de chaque site d'étude.

J'ai décrit l'hétérogénéité spatiale des ressources en calculant un indice d'hétérogénéité du NDVI pour chaque site d'étude et chaque saison. J'ai calculé la déviation standard de tous les pixels de NDVI d'un site d'étude par semaine, puis j'ai calculé la moyenne de ces déviations standards hebdomadaires par saison (*i.e.* hiver et été) et par année pour chaque site (Coops *et al.*, 1998; Coops & Culvenor, 2000). Les valeurs les plus faibles correspondent à des sites d'études où les ressources sont distribuées spatialement de façon homogène, alors que les valeurs élevées correspondent à des sites d'études où les ressources sont distribuées spatialement de façon hétérogène.

J'ai décrit la prévisibilité temporelle des ressources en calculant la consistance du NDVI entre années pour chaque saison et pour chaque site d'étude, en suivant la méthode proposée par Colwell (1974). La consistance est une composante de la prévisibilité qui s'étend entre 0 et 1 (d'une faible prévisibilité ou stabilité temporelle à une très forte prévisibilité ou stabilité temporelle). Pour calculer la consistance du NDVI par site et par saison entre années, j'ai trié les valeurs moyennes de NDVI par site et par semaine en 10 classes égales (*i.e.* 10 classes allant de 0 à 1 avec un intervalle de 0.1). J'ai ensuite construit une matrice, comprenant, en lignes les classes de NDVI (*i.e.* 10 lignes) et en colonnes, les semaines correspondantes, toutes années confondues. Les valeurs de chaque cellules correspondent au nombre d'années pour lesquelles le NDVI prenait la valeur de la classe i lors de la semaine j (English *et al.,* 2012). J'ai ensuite calculé la consistance selon l'équation M6.

$$Consistance = 1 + \frac{\sum\left(\frac{\sum_{j=1}^{n} NDVI_{ij}}{\sum_{i=1}^{n}\sum_{j=1}^{n} NDVI_{ij}} * log \frac{\sum_{j=1}^{n} NDVI_{ij}}{\sum_{i=1}^{n}\sum_{j=1}^{n} NDVI_{ij}}\right)}{log\ (s)} \qquad Eq.\ M6$$

où *i* représente la classe de NDVI, *j* la semaine de l'année, indépendamment de l'année, et *s* le nombre total de classes de NDVI.

V.2. Distribution des ressources dans le domaine vital des individus

Pour déterminer dans quelle mesure la distribution des ressources dans le domaine vital des individus affecte la tactique de mouvement à l'échelle intra-saisonnière (*i.e.* l'occupation de plusieurs sfHR), j'ai calculé la surface correspondant aux différents sfHR. Pour ce faire, j'ai considéré une isoplèthe à 90% (*i.e.* correspondant à la surface dans laquelle nous avons 90% de chances de trouver l'animal à un moment t), étant le meilleur compromis pour déterminer le domaine vital d'un individu tout en réduisant l'influence des erreurs de localisation (Börger *et al.*, 2006), et utilisé la méthode du kernel fixe basée sur une méthode de lissage *ad hoc* (h_{ref}) (Worton, 1989). Finalement, j'ai considéré la valeur médiane de h_{ref} pour estimer les surfaces des sfHR de tous les individus (Pellerin *et al.*, 2008).

J'ai ensuite déterminé la composition des sfHR des individus en utilisant la carte détaillée des habitats du site d'étude en utilisant Arc GIS 10.3 (ESRI, 2011). A partir des habitats recensés, j'ai calculé un indice de diversité d'habitats basé sur la totalité des sfHR d'un individu : l'indice de diversité de Simpson (SIDI) (Eq. M7, Nagendra 2002).

$$SIDI = 1 - \sum_{i=1}^{n} p_i^2 \qquad Eq.\ M7$$

avec p_i la proportion du type d'habitat i dans les sfHR et n le nombre total de types d'habitat dans les sfHR

Par la suite, les différents types d'habitat ont été regroupés en 4 catégories : le milieu fermé (comprenant les forêts, les haies et les friches), la prairie naturelle, les cultures (comprenant le blé, l'orge, le sorgho, le maïs…) et le milieu risqué (comprenant les routes, les habitations et autres infrastructures humaines), afin de déterminer la proportion de chacune de ces catégories dans les sfHR des individus.

L'hétérogénéité spatiale de la distribution des ressources dans l'environnement peut être déterminée par la densité de lisières, puisque les lisières représentent une discontinuité dans la structure de l'environnement. Une augmentation de la longueur de lisières est donc liée à une augmentation de l'hétérogénéité des ressources dans le paysage (Clark & Gilbert, 1982). A partir de la carte détaillée, j'ai donc calculé la densité de lisières (en mètre par hectare) entre milieu fermé et milieu ouvert (comprenant les prairies naturelles et les cultures) sur la totalité des sfHR de chaque individu.

Finalement, j'ai calculé les mêmes indices d'hétérogénéité et de consistance du NDVI que ceux détaillées en partie V.1 correspondant cette fois à chaque sfHR de chaque individu sur leur durée d'occupation.

Chapitre I.
La tactique de multi-range, une tactique permettant aux herbivores d'acquérir des ressources dans un environnement fluctuant

Chevreuil mâle. Crédit photo : G. Grèzes

Avant-propos

Comme nous l'avons vu en introduction, il est maintenant admis que l'hétérogénéité spatiotemporelle des ressources a un rôle primordial dans le mouvement d'un animal. En effet, l'environnement étant hétérogène, un animal va devoir se déplacer afin d'accéder aux ressources qui lui sont nécessaires et qui sont dispersées dans l'environnement (Wiens, 1976). La plupart des études (Mueller & Fagan, 2008; Chapman *et al.*, 2011b) ont examiné l'impact de la saisonnalité des ressources sur le mouvement animal en étudiant le mouvement à l'échelle inter-saisonnière, c'est-à-dire les mouvements de migration. D'autres études se sont intéressées à l'impact de la distribution des ressources sur les mouvements de recherche alimentaire, intra- et inter-patchs d'alimentation, et donc des mouvements à très fine échelle spatiotemporelle. L'échelle intermédiaire (*i.e.* intra-saisonnière) reste peu étudiée, et il est d'ailleurs décrit dans la littérature que la plupart des espèces sont sédentaires dans leurs domaines vitaux saisonniers (Börger *et al.*, 2008). Cependant, dans la mesure où les ressources varient également temporellement, indépendamment des variations saisonnières (Blair *et al.*, 1977; Chapin *et al.*, 1980; Barraquand & Benhamou, 2008), les individus pourraient être amenés à présenter une tactique de mouvement alternative à la sédentarité stricte à l'échelle intra-saisonnière pour favoriser l'acquisition des ressources alimentaires.

Ma thèse a pour but d'étudier le mouvement individuel du Chevreuil européen (*Capreolus capreolus*) et du Cerf élaphe (*Cervus elaphus*), deux espèces d'ongulés largement répandues en Europe ayant un fort enjeu socio-économique (Apollonio *et al.*, 2010). Dans ce chapitre, je me suis donc intéressée à l'impact de la variation spatiotemporelle des ressources dans l'environnement, en termes d'hétérogénéité et de prévisibilité, sur le mouvement individuel de ces deux espèces. Pour cela, j'ai utilisé des données GPS des deux espèces sur leur aire de répartition en Europe, considérant 15 et 13 sites d'études pour le chevreuil et le cerf, respectivement, permettant d'étudier la variation du comportement spatial des deux espèces dans des conditions d'hétérogénéité et de prévisibilité des ressources contrastées. Puisque les ressources varient spatialement et temporellement, indépendamment des variations saisonnières, je m'attendais à ce que les individus des deux espèces ne soient pas

strictement sédentaires dans leurs domaines vitaux saisonniers, et ce d'autant plus dans des environnements très hétérogènes et/ou lorsque les ressources varient fortement et de façon imprévisible à l'échelle intra-saisonnière. Cependant, les deux espèces étant différentes sur plusieurs aspects, tels que leur masse corporelle, leur régime alimentaire ou encore leur cycle biologique, les catégorisant dans des niches écologiques différentes, je m'attends à des différences inter- et intra-spécifiques en réponse à la variation spatiotemporelle des ressources. Concernant la reproduction par exemple, la période de rut chez le chevreuil intervient en juillet-août et plus de 40% des femelles effectuent des excursions de reproduction, dans le but d'accéder à des partenaires sexuels (Richard *et al.*, 2008; Debeffe *et al.*, 2014), tandis que les mâles défendent des territoires de mars à août permettant d'assurer leur succès reproducteur (Vanpé *et al.*, 2009). Chez le cerf, les mâles et les femelles se rejoignent à des places de brame, juste avant la période de rut, qui a lieu à la fin de l'été, début de l'automne (septembre-octobre) (Clutton-Brock *et al.*, 1982; Stopher *et al.*, 2011). Sur le plan alimentaire, le chevreuil est un herbivore très sélectif (Tixier & Duncan, 1996), qui sélectionne les graines, les jeunes pouces sur les arbustes ou les ronces et qui privilégie la qualité à la quantité, tandis que le cerf est herbivore mixte (Hofmann, 1989), s'alimentant principalement de monocotylédones privilégiant davantage la quantité à la qualité (Storms *et al.*, 2008). Finalement, l'une des plus grosses différences entre ces deux espèces repose sur la sélection sexuelle. Bien que ces deux espèces soient polygynes, la sélection sexuelle est très marquée chez le cerf, résultant en un fort dimorphisme entre mâles et femelles (Clutton-Brock *et al.*, 1982; Illius & Gordon, 1990), alors que la sélection sexuelle, bien que présente, est beaucoup moins marquée chez le chevreuil, résultant en un faible dimorphisme entre mâles et femelles (Andersen *et al.*, 1998). Je m'attends donc à ce que la réponse aux fluctuations des ressources soit très contrastée entre mâles et femelles chez le cerf et moins chez le chevreuil. C'est pourquoi les analyses ont été réalisées séparément pour les deux espèces.

La première partie de ce chapitre concerne le comportement spatial du chevreuil, ayant donné lieu à un article soumis dans *Oecologia* le 05 Avril 2017 (article soumis disponible en Annexe partie I). La seconde partie, en revanche, concerne le comportement spatial du cerf.

I. 1. Truly sedentary? The multi-range tactic as a response to resource heterogeneity and unpredictability in a large herbivore

Article soumis à Oecologia le 05 Avril 2017

Ophélie Couriot[1], A. J. Mark Hewison[1], Sonia Saïd[2], Francesca Cagnacci[3], Simon Chamaillé-Jammes[4], John D. C. Linnell[5], Atle Mysterud[6], Wibke Peters[7], Ferdinando Urbano[8], Marco Heurich[9,14], Petter Kjellander[10], Sandro Nicoloso[11], Anne Berger[12], Pavel Sustr[13], Max Kroeschel[14,15], Leif Soennichsen[16], Robin Sandfort[17], Benedikt Gehr[18] and Nicolas Morellet[1]

[1] CEFS, Université de Toulouse, INRA, Castanet Tolosan, France

[2] Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Direction Recherche et Expertise, Unité Ongulés Sauvages, 85 bis Avenue de Wagram, 75017 Paris, France

[3] Biodiversity and Molecular Ecology Department, Research and Innovation Centre, Fondazione Edmund Mach, Via Mach 1, 38010 San Michele all'Adige, TN, Italy

[4] Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, UMR 5175, CNRS - Université de Montpellier - Université Paul-Valéry Montpellier - EPHE, 34293 Montpellier Cedex 5, France

[5] Norwegian Institute for Nature Research, PO Box 5685 Sluppen, NO-7485 Trondheim, Norway

[6] Centre for Ecological and Evolutionary Synthesis (CEES), University of Oslo, Blindern, P.O. Box 1066, 0316 Oslo, Norway

[7] Bavarian State Institute of Forestry (LWF), Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 1, 85354 Freising, Germany

[8] Freelance Eurodeer Database Manager, Milan, Italy

[9] Bavarian Forest National Park ,Department of Conservation and Research, Freyunger Str. 2, 94481 Grafenau, Germany

[10] Grimsö Wildlife Research Station, Department of Ecology, Swedish University of Agricultural Sciences, Riddarhyttan, Sweden

[11] Research, Ecology and Environment Dimension (D.R.E.Am. Italia), Via Enrico Bindi 14 51100 Pistoia, PT, Italy

[12] Leibniz-Institute for Zoo and Wildlife Research, Alfred-Kowalke-Str. 17, 10315 Berlin, Germany

[13] Department of Biodiversity Research, Global Change Research Centre, Academy of Sciences of the Czech Republic, Brno, Czech Republic, Šumava National Park, Vimperk, Czech Republic

[14] Chair of Wildlife Ecology and Management, University of Freiburg, Tennenbacher Straße 4, 79106 Freiburg, Germany

[15] Forest Research Institute of Baden-Wuerttemberg, Wildlife Ecology, Wonnhaldestraße 4, 79100 Freiburg, Germany

[16] Mammal Research Institute, Polish Academy of Sciences, Białowieza, Poland

[17] Institute of Wildlife Biology and Game Management, Department of Integrative Biology and Biodiversity Research, University of Natural Resources and Life Sciences, Vienna

[18] Department of Evolutionary Biology and Environmental Studies, University of Zurich, Winterthurerstrasse 190, 8057 Zurich

Abstract

Much research on large herbivore movement has focused on the annual scale to distinguish between resident and migratory tactics, and assumes that individuals are sedentary at the within-season scale. However, apparently sedentary animals may occupy a number of sub-seasonal functional home ranges (sfHR), particularly when the environment is spatially heterogeneous and/or temporally unpredictable. The roe deer (*Capreolus capreolus*) experiences sharply contrasting environmental conditions due to its widespread distribution, but appears markedly sedentary over much of its range. Using GPS monitoring from 15 populations across Europe, we evaluated the propensity of this large herbivore to be truly sedentary at the seasonal scale in relation to variation in environmental conditions. We studied movement using net square displacement to identify the possible use of sfHR. We expected that roe deer should be less sedentary within seasons in heterogeneous and unpredictable environments, while migratory individuals should be seasonally more sedentary than residents. Our analyses revealed that, across the 15 populations, all individuals adopted a multi-range tactic, occupying between two and nine sfHR during a given season. In addition, we showed that (i) the number of sfHR was not impacted by variation in resource distribution, but decreased with increasing sfHR size; and (ii) the distance between sfHR increased with increasing heterogeneity and predictability in resource distribution, as well as with increasing sfHR size. We suggest that the multi-range tactic is likely widespread among large herbivores, allowing animals to track spatiotemporal variation in resource distribution and, thereby, to cope with changes in their local environment.

Key words: *migration, residency, sub-seasonal functional home range, spatial heterogeneity, temporal predictability*

I. 1. 1. Introduction

Movement is a fundamental characteristic of life which influences the survival and reproduction of organisms and, more generally, individual fitness and population dynamics (Turchin, 1991; Revilla & Wiegand, 2008). Following the Marginal Value Theorem (Charnov, 1976), while foraging, an individual moves within a patch (sensu Wiens 1976), searching intensively for food, before leaving to search more widely for a new patch when the energetic benefit of the first patch has decreased below the average value of the alternative patches (Charnov, 1976; Van Moorter *et al.*, 2009). Individuals are assumed to memorise the value and location of a given patch (Riotte-Lambert et al. 2015), returning to previously visited patches periodically. This process leads to the emergence of a stable home range to which individuals restrict their movements in order to maximise resource acquisition (Brown & Orians, 1970; Riotte-Lambert *et al.*, 2015). Therefore, individuals of many species appear to be sedentary at this spatiotemporal scale, occupying a stable home range over a long time span (season, year). Site fidelity is widespread in the animal kingdom and has fundamental consequences for ecological processes (Börger *et al.*, 2008).

An individual's lifetime track is an aggregation of successive elementary units with potentially different functionality (Baguette *et al.*, 2014). Indeed, as stated by Van Moorter et al. (2016) "animals do not move for the sake of changing their geographic location, but rather for changing environmental conditions associated with changes in location". In general, an individual decides to move in order to satisfy its requirements in terms of refuge and resources (Nathan *et al.*, 2008) which encompass changes in environmental space (Van Moorter *et al.*, 2013). For example, since favourable sites for feeding or taking refuge do not necessarily occur at the same location, and since conditions vary in space and time, animals have to move to cope with spatiotemporal heterogeneity in their environment (Pyke, 1984; Mueller & Fagan, 2008; Chapman *et al.*, 2014). As a result of variation in conditions over time, an animal must shift from one suitable patch to another in order to fulfil its requirements, in which case it cannot be considered truly sedentary, even at the seasonal scale (Chapin *et al.*, 1980; Barraquand & Benhamou, 2008). Indeed, animals may use several spatiotemporally distinct suitable units, particularly in

spatially heterogeneous and/or temporally unpredictable environments. While there has been considerable focus in recent years on movements associated with seasonal migration, between seasonally distinct home ranges (Cagnacci *et al.*, 2011, 2015; Peters *et al.*, 2017), there has been relatively little work on finer scale movements at the within season scale. The use of sub-seasonal functional home ranges (sfHR) has previously been described in two African herbivores, the sable antelope (*Hippotragus niger*) and the African savanna buffalo (*Syncerus caffer brachyceros*) (Owen-Smith *et al.*, 2010; Cornélis *et al.*, 2011; Benhamou, 2014). However, no study has yet attempted to link the propensity of individuals to adopt this multi-range tactic with spatial and temporal variation in the prevailing environmental conditions.

Here, we used the EURODEER database (http://www.eurodeer.org, see methods) to analyse space use of roe deer (*Capreolus capreolus*) across widely contrasting environments, from the southern part of their geographic range, in Italy, to the northern part of their range, in Scandinavia. We focused on the roe deer as it is Europe's most widespread large wild herbivore and is considered highly sedentary over the majority of its range (Hewison *et al.*, 1998). However, this species also exhibits a considerable degree of behavioural plasticity (Jepsen & Topping, 2004), and is described as partially migratory in more extreme environments (Cagnacci *et al.*, 2011). Hence, we first analysed whether roe deer are truly sedentary within a given season, or whether they adopt a movement tactic based on the use of a series of sfHR. Secondly, we hypothesised that the propensity of an animal to adopt this multi-range tactic should depend on spatiotemporal variations in environmental conditions. More specifically, we predicted that individuals should be less sedentary in heterogeneous compared to homogeneous environments (Mueller & Fagan, 2008; Mueller *et al.*, 2011). Analogously to the nomadic movement tactic (Mueller & Fagan, 2008), we also expected individuals to be less sedentary in unpredictable environments, or at least in environments where resources vary more markedly over time at the within-seasonal scale, compared to more predictable environments. Finally, we expected that, within a given seasonal range, migratory animals would be more sedentary than residents since they migrate during spring and fall so that they are able to adjust their habitat use to seasonal variations in food resource abundance and/or quality at this scale (Fryxell & Sinclair, 1988).

I. 1. 2. Material and methods

I. 1. 2. a. Study areas and GPS data

This study was based on the database assembled by the EURODEER consortium, a data sharing project to investigate the movement ecology of European deer along environmental gradients (http://eurodeer.org, accessed on April 2016). We analysed data on 251 adult roe deer (286 individual-years) from 15 study sites (see Table I.1) encompassing widely contrasting environmental conditions (latitude varied from 38.2°N to 60.7°N; longitude varied from 0.9 °E to 23.5 °E; Fig. I.1). Roe deer were captured from 2003 to 2014 using drive nets, net traps or box traps depending on study site. All capture and marking procedures were done in accordance with local and European animal welfare laws. Deer were equipped with GPS collars programmed to obtain a GPS fix with intervals ranging from 10 minutes to 12 hours. In order to standardise the data for inter-population comparisons, for each individual, we restricted monitoring to the period from the 15th of February to the 15th of November, and retained the two locations per day that were closest to noon and midnight.

I. 1. 2. b. Discrimination of individual movement tactics and detection of sub-seasonal functional home ranges

In order to discriminate the annual movement tactic of individuals, we performed the steps described in the part Matériel et méthodes IV.1. Then, for detecting sub-seasonal functional home ranges (sfHR, Benhamou, 2014), we followed the steps described in the part Matériel et méthodes IV.2 (See Annexe I.A2).

Our data set included 193 residents and 93 migratory individuals. Dates of departure from the winter range ranged from the 6th of March to the 3rd of August (median = 4th of May, sd = 32 days), while return ranged from the 7th of May to the 28th of October (median = 10th of September, sd = 42 days).

We did not analyse data from the post-return period, (the second winter), since monitoring was too short to characterise individual movement during this period.

Table I.1: Number of males, females, migratory individuals and residents per study site.

Study site id	Study site name	Migrants	Residents	Females	Males
a	Aspromonte – Italy	4	2	4	2
b	Aurignac – France	20	86	66	40
c	Baden-Wurttemberg – Germany	5	19	22	2
d	Bavarian Forest National Park - Germany	28	35	36	27
e	Šumava National Park – Czech republic	0	2	1	1
f	Bernese Oberland – Switzerland	9	15	19	5
g	Bialowieza National Park - Poland	2	5	7	0
h	Brandeburg – Germany	2	0	2	0
i	Grimso – Sweden	1	0	0	1
j	Koberg – Sweden	5	9	10	4
k	Leoben – Austria	4	4	5	3
l	Matese – Italy	0	3	3	0
m	Monte Bondone – Italy	4	4	4	4
n	Rendena Giudicarie – Italy	6	3	6	3
o	NINA west – Norway	3	6	5	4
	Total	**93**	**193**	**190**	**96**

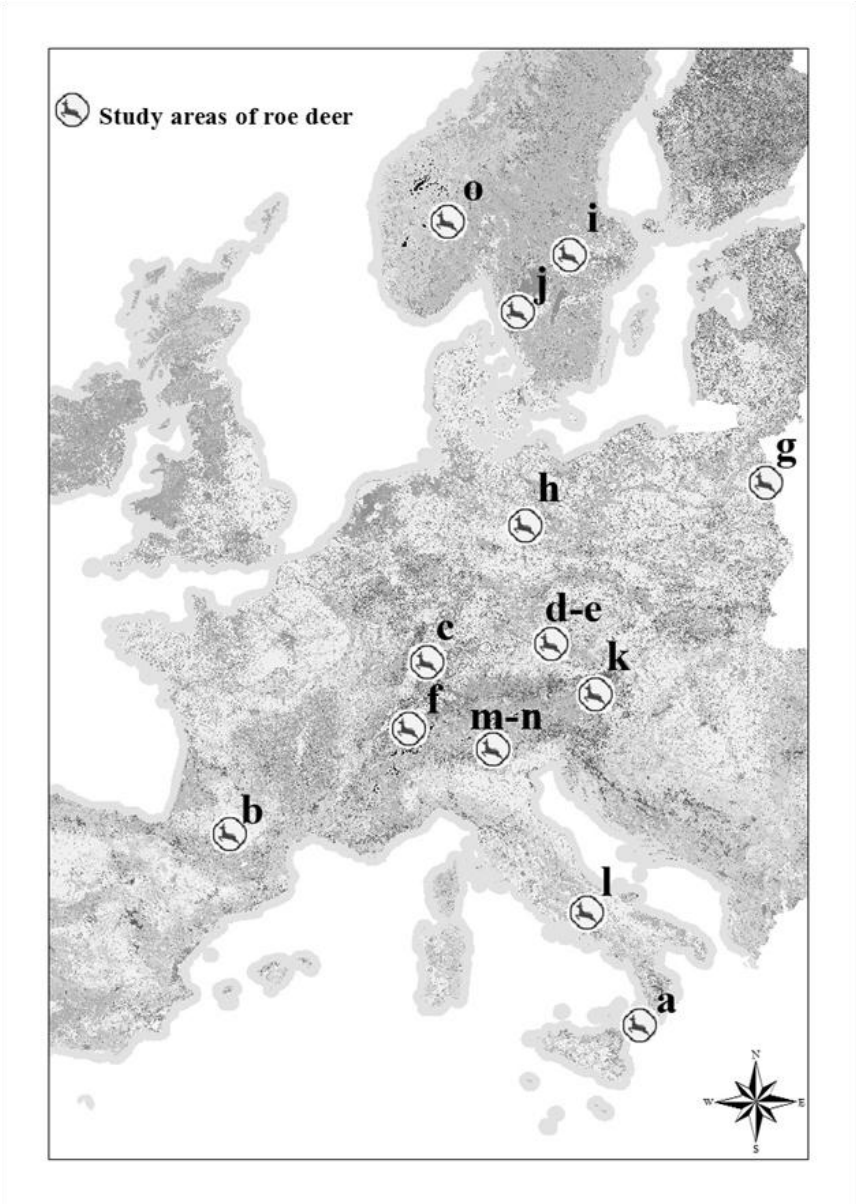


Fig. I.1: Location of study sites where roe deer were monitored using GPS collars. Letters correspond to the 'study site id' in Table I.1.

I. 1. 2. c. Describing site-specific environmental conditions

In order to explore the influence of environmental conditions on the propensity of roe deer to use a number of sfHR within a given season, we described forage resources at each site in terms of spatial heterogeneity and temporal predictability for both the winter and summer periods following methods described in the part Matériels et méthodes V.1.

Spatial heterogeneity in NDVI ranged from 0.03 (low heterogeneity) to 0.23 (high heterogeneity). Temporal predictability in NDVI ranged from 0.17 (low temporal predictability or stability) to 0.91 (high temporal predictability or stability).

As resource heterogeneity was negatively correlated with resource predictability during both seasonal periods ($r = -0.50$, $p < 0.001$ during winter, $r = -0.88$, $p < 0.001$ during summer), we used the residuals of the linear regression between resource predictability and resource heterogeneity to index temporal predictability in resource distribution. Hence, positive values indicate that temporal predictability is higher than expected for a given level of resource heterogeneity.

I. 1. 2. d. Statistical analyses

To analyse the link between space use behaviour of roe deer with spatial heterogeneity and temporal predictability in resource distribution, we exploited the extremely marked variation among study sites in environmental conditions, performing the analyses at the population level. We were unable to analyse within-population (*i.e.* individual level) variation in these relationships due to the difficulty in measuring the distribution of resources within each study site at a sufficiently fine-scale. To describe space use behaviour, we used two individual-based metrics. First, we calculated the number of sfHR used by each individual during each period to describe the degree to which an individual was truly sedentary within a given

seasonal range. Second, we calculated the median distance between the centres of all pairs of sfHR for each individual and each period to index the degree of spatial separation among functional ranges (sfHR distance). We log-transformed this quantity to achieve normality.

First, we used cumulative link mixed models, which are appropriate for ordinal data (clmm, Christensen 2015a), to analyse variation in the number of sfHR within an individual's seasonal range (wintering or breeding period) in relation to annual movement tactic (resident *vs*. migratory), sex (male *vs*. female, because males are seasonally territorial in this species, Vanpé *et al.*, 2009) and two continuous descriptors of site-specific resource distribution: spatial heterogeneity and temporal predictability. We included the individual's period-specific log-transformed median sfHR size as an additive factor to control for variation in absolute resource availability among individuals (Morellet *et al.*, 2013). For that, we calculated sfHR size using the fixed kernel method with the 90% isopleths. Thus, the most complex model contained two three-way interactions among movement tactic, sex and resource heterogeneity and among movement tactic, sex and resource predictability, plus the logarithm of the median sfHR size as a fixed effect, and the study site as a random effect to control for repeated measures (individuals) per population. As preliminary analyses showed that all individuals occupied at least two sfHR per season, but that most individuals used less than six, we analysed the number of sfHR as a categorical variable with five modalities from two to six or more (Annexe I.A8). Note, to simplify interpretation, we only present results contrasting the probabilities of occupying '2' or '6 or more' sfHR (we present complete results in Annexe I.A9 & I.A10).

Second, we used linear mixed-effects models (lmer) to investigate variation in log-transformed inter-sfHR distance, including period, movement tactic, sex and resource heterogeneity and resource predictability for each study site. We built the equivalent set of models described above for analysing variation in inter-sfHR distance.

For model selection, we used Akaike's Information Criterion (AIC, Burnham and Anderson 2002) and the number of parameters to select the most parsimonious model that best described the data. All analyses were performed in R version 3.1.2 (R Development Core Team, 2014).

I. 1. 3. Results

I. 1. 3. a. Roe deer use sub-seasonal functional home ranges: the multi-range tactic

All individuals occupied more than one sfHR during a given season. Indeed, the model based on the occupation of more than one sfHR received more support than the two residency models (the CC value was highest for the multi-range model in all 572 cases, corresponding to 286 individuals for each period). Individuals occupied a sfHR for at least 7 days (by definition, see Methods), and up to 186 days, during the wintering period (median = 10 days), and for at least 7 days, and up to 223 days, during the breeding period (median = 24 days).

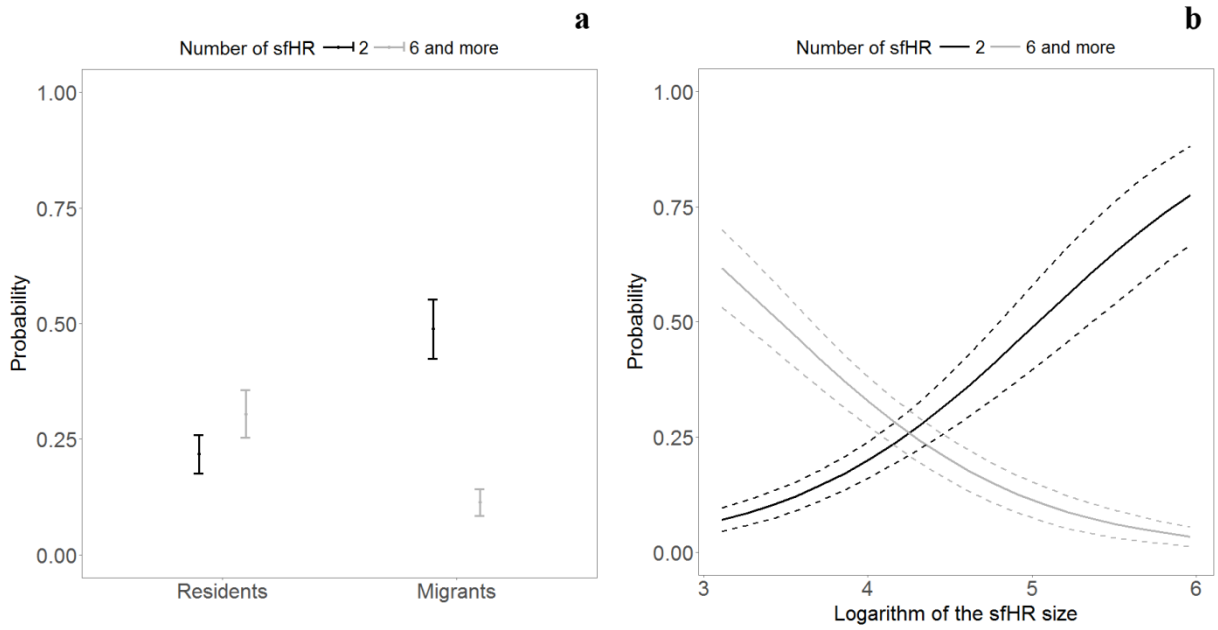


Fig. I.2: Graphical representation of the best model describing variation in the number of sub-seasonal home ranges (sfHR) during the winter period, represented here by the probability of occupying either '2' or '6 or more' sfHR (for simplification, intermediate values of sfHR are excluded from the graph, see Annexe I.A9), as a function of movement tactic (a) and the log-transformed sfHR size (b). Dotted lines represent the 95% confidence intervals resulting from the model predictions. We fixed the log-transformed sfHR size at the mean and movement tactic as residency when not represented in the following figures.

I. 1. 3. b. How many sub-seasonal functional home ranges?

The most parsimonious model describing variation in the number of sfHR (from two to six or more) during the winter period included movement tactic and the log-transformed sfHR size (ΔAIC = 0.0, AIC weight = 0.413, df = 7) (Annexe I.A5 & I.A7). During the winter period, the results were partially in accordance with our expectations. First, in accordance with our prediction, migratory individuals occupied fewer sfHR than resident individuals: for migrants, the probability of occupying '2' sfHR was 331% higher than the probability of occupying '6 or more' sfHR, while for resident individuals the probability of occupying '2' sfHR was 29% lower than the probability of occupying '6 or more' sfHR (Fig. I.2 a). Second, the number of sfHR that individuals used decreased as the median size of the sfHR they occupied increased. Indeed, the probability of occupying '6 or more' sfHR was 92% lower than the probability of occupying '2' sfHR for an individual occupying a large (sfHR size = 410 ha) sfHR, whereas it was 771% higher for an individual occupying a small (sfHR size = 22 ha) sfHR (Fig. I.2 b).

The most parsimonious model describing variation in the number of sfHR (from two to six or more) during the summer period included sex and the log-transformed sfHR size (ΔAIC = 0.92, AIC weight = 0.148, df = 7) (Annexe I.A5 & I.A7). During the summer period, both sexes had a much higher probability of using 2 sfHR than '6 or more' sfHR, but this difference was slightly more marked among females (the probability of using '6 or more' sfHR was 98% lower than the probability of using 2 sfHR) than among males (the probability of using '6 or more' sfHR was 96% lower than the probability of using 2 sfHR) (Fig. I.3 a). Finally, as above, the number of sfHR that individuals used decreased as the median size of the sfHR they occupied increased. Indeed, the probability of occupying '6 or more' sfHR was 99% lower than the probability of occupying '2' sfHR for an individual occupying a large (sfHR size = 450 ha) sfHR, whereas it was 620% higher for an individual occupying a small (sfHR size = 20 ha) sfHR (Fig. I.3 b).

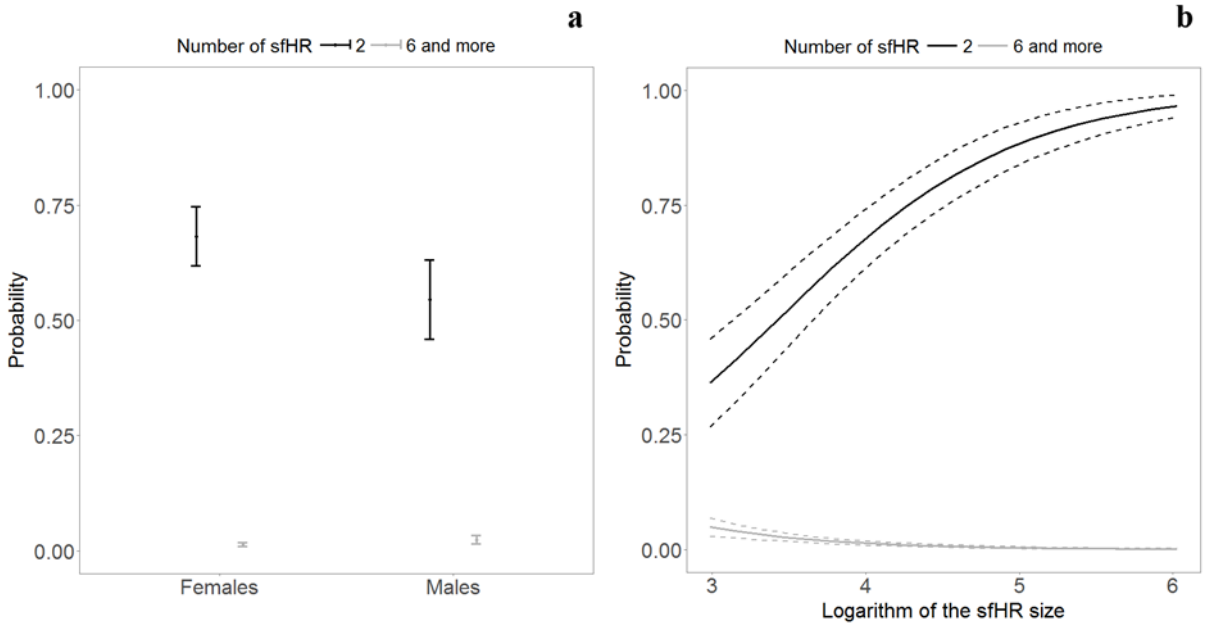


Fig. I.3: Graphical representation of the best model describing variation in the number of sub-seasonal home ranges (sfHR) during the summer period, represented here by the probability of occupying either '2' or '6 or more' sfHR (for simplification, intermediate values of sfHR are excluded from the graph, see Annexe I.A10), as a function of sex (a) and the log-transformed sfHR size (b). Dotted lines represent the 95% confidence intervals resulting from the model predictions. We fixed the log-transformed sfHR size at the mean and sex as female when not represented in the following figures.

I. 1. 3. c. Spatial separation among sub-seasonal functional home ranges

The most parsimonious model describing variation in the log-transformed distance among sfHR during the wintering period included the two two-way interactions between resource heterogeneity and movement tactic and between resource heterogeneity and sex, with the additive effect of the log-transformed sfHR size (ΔAIC = 0.6, AIC weight = 0.274, df = 9) (Annexe I.A6 & I.A7). First, in accordance with our prediction, spatial separation between pairs of sfHR during the wintering period increased with increasing resource heterogeneity, except among resident females (Fig. I.4 a & I.4 b). Indeed, when resource heterogeneity was high

(resource heterogeneity = 0.26), the log-transformed inter-sfHR distance was, on average, 13% (5% for resident males and 27% for migratory males) higher than for an individual living in the least heterogeneous study site (resource heterogeneity = 0.08). However, for resident females, this distance was 13% lower when resource heterogeneity was high. Finally, spatial separation among sfHR during the winter period was 87% higher for an individual which occupied the largest sfHR (median sfHR size = 410 ha) compared to an individual occupying the smallest sfHR (median sfHR size = 22 ha) (Fig. I.4 c).

The best model describing variation in the log-transformed inter-sfHR distance during the summer period included resource predictability in addition to sex and the median log-transformed sfHR size (ΔAIC = 1.86, AIC weight = 0.143, df = 6) (Annexe I.A7 & I.A7). First, contrary to our prediction, the distance between sfHR was 12% higher in the most predictable study site compared to the most unpredictable one (Fig. I.5 a). Secondly, the distance between sfHR was 10% higher for females than for males (Fig. I.5 b). Finally, the spatial separation among sfHR during the summer period was 94% higher for an individual inhabiting the largest sfHR (median sfHR size = 450 ha) compared to an individual inhabiting the smallest sfHR (median sfHR size = 20 ha) (Fig. I.5 c).

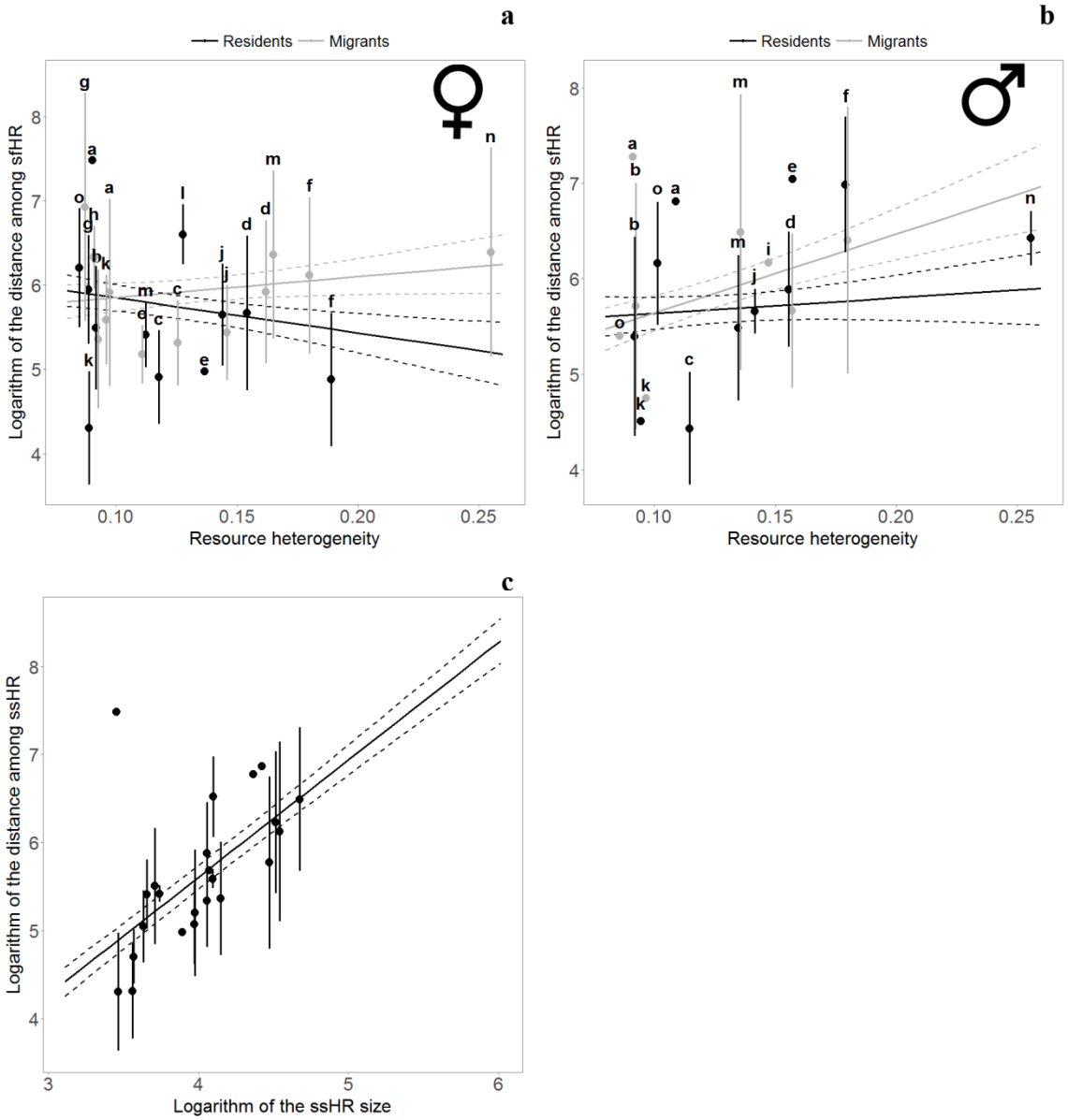


Fig. I.4: Graphical representation of the best model describing variation in the log-transformed distance among sub-seasonal home ranges (sfHR) during the winter period, as a function of the two-way interaction between resource heterogeneity and movement tactic and between resource heterogeneity and sex, represented as a three-way interaction (a: females, b: males), and the log-transformed median sfHR size (c). In order to better visualize the raw data, we plotted the mean log-transformed sfHR distance for each study site. Dotted lines represent the 95% confidence intervals resulting from the model predictions, error bars represent the standard deviation of log-transformed inter-sfHR distance, and the letters correspond to the 'study site id' in Table I.1. We fixed resource heterogeneity and the log-transformed sfHR size at the mean, movement tactic as residency and sex as female when not represented in the following figures.

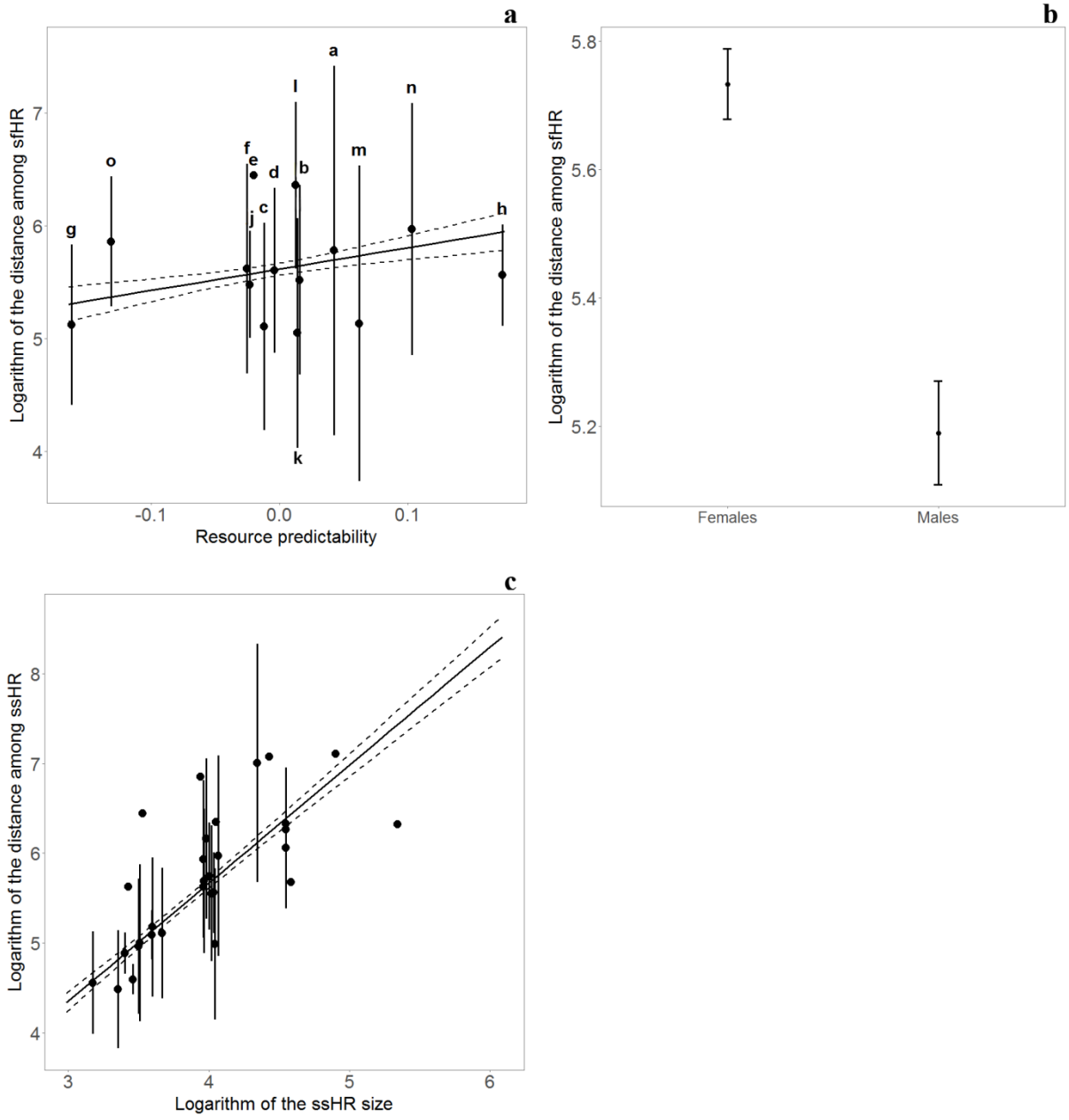


Fig. I.5: Graphical representation of the best model describing variation in the log-transformed distance among sub-seasonal home ranges (sfHR) during the summer period, as a function of resource predictability (a), sex (b) and the log-transformed median sfHR size (c). In order to better visualize the raw data, we plotted the mean log-transformed sfHR distance for each study site. Dotted lines represent the 95% confidence intervals resulting from the model predictions, error bars represent the standard deviation of log-transformed inter-sfHR distance, and the letters correspond to the 'study site id' in Table I.1. We fixed resource predictability and the log-transformed sfHR size at the mean and sex as female when not represented in the following figures.

I. 1. 4. Discussion

Animals are considered sedentary when their routine movements are centred on revisited areas (Papi, 1992), leading to the emergence of a stable home range which may be occupied for a season, or for several years (Börger *et al.*, 2008). Sedentary behaviour is a defining feature of the resident movement tactic, however, migratory animals may also be seasonally sedentary within each of their distinct seasonal ranges (Börger *et al.*, 2008; Mueller & Fagan, 2008; Van Moorter *et al.*, 2009). Here, we focused on movements at the within-season scale, when many large herbivores (Börger *et al.*, 2008) and, in particular, roe deer (Hewison *et al.*, 1998), are presumed to be sedentary, whether or not they migrate. Based on a comprehensive analysis of movement behaviour of 15 populations across Europe, we demonstrated that roe deer are never truly sedentary at the seasonal scale. Instead, within any given season, both migratory individuals and residents occupied at least two (and up to nine) spatially distinct sfHR. We suggest that this constitutes an overlooked movement mode, the multi-range tactic, which allows large herbivores to track spatiotemporal variation in the distribution of available resources and, thereby, to cope with changing environmental conditions. Indeed, we found that this space-use behaviour varied in relation to variation in environmental conditions across the European continent.

At the annual scale, we were able to assign a given individual to either a residency or a migratory tactic. However, when we analysed space use behaviour at the finer within season temporal scale, we found that all roe deer in this study, covering widely contrasting environmental conditions, adopted the multi-range tactic during a given season. A similar pattern of space use behaviour has been documented in two African large herbivores, the sable antelope, the African savannah buffalo (Owen-Smith *et al.*, 2010; Cornélis *et al.*, 2011; Benhamou, 2014). These authors showed that the ranges of these animals were composed of several distinct areas which were exploited for several days or weeks. Thus, the use of multiple sfHR to track available food resources seems to be potentially widespread among large herbivores. Here, to understand the proximal drivers of this seasonal space use behaviour, we explored how spatial heterogeneity and temporal predictability of

resource distribution influenced variation in the number and the spatial distribution of the sub-seasonal ranges that an individual exploits.

Mueller et al. (2011), focusing on movements at the annual scale, documented longer seasonal migrations among species inhabiting areas where primary productivity was spatially heterogeneous at a large-scale, but shorter migrations for species inhabiting environments with relatively low spatial heterogeneity. In an analogous fashion, but at the seasonal scale, we expected individuals to be less sedentary in heterogeneous environments than in homogeneous environments, occupying a higher number of more spatially distant sfHR. Our analyses only partially supported this prediction as, in heterogeneous study areas, the distance between sfHR was indeed higher compared to homogeneous sites, but only during winter. Furthermore, the number of sfHR that deer occupied did not vary in relation to resource heterogeneity. One explanation for this discrepancy could be linked to the relatively coarse spatial resolution of the NDVI metric that limits our ability to quantify small-scale variations in resource distribution at a level that is informative for individuals. Indeed, Van Moorter et al. (2013) have shown that movements at a particular scale are driven by changes in the net profitability of trophic resources at the corresponding scale. As a result, a finer-scale measure of spatial heterogeneity could help us to better understand why roe deer use a number of spatially distinct sub-seasonal functional home ranges, even in apparently homogeneous habitats.

Because nomadism is considered to be a response to unpredictability (Mueller & Fagan, 2008), we expected roe deer to be less sedentary in unpredictable environments than in predictable environments. We found little support for this prediction. Our results indicated that, while controlling for resource heterogeneity, resource predictability had no effect on variation in the number of sfHR, and only a very weak effect on the distance among sfHR, and this only during summer. During this period, roe deer adopted a space use behaviour that was somewhat more similar to a nomadic tactic when in more predictable environments, moving further among sub-seasonal functional ranges than in unpredictable environments. Given the lack of support for our predictions, we suggest that other factors such as predation risk or human disturbance could drive roe deer to switch periodically from one locality to another. Theory predicts that prey should perform frequent random movements to

minimise the probability of encountering predators (Mitchell & Lima, 2002). Indeed, previous studies have shown that herbivores modify their habitat selection or switch location after an encounter with a predator (Latombe *et al.*, 2014; Lone *et al.*, 2016).

From the point of view of landscape complementation (Dunning *et al.*, 1992), an animal's home range must necessarily contain a combination of all non substitutable resources required for survival and reproduction. Indeed, variation in home range size has previously been shown to reflect variation in resource availability, integrating interactions among local weather, climate and environmental seasonality (Morellet *et al.*, 2013). Hence, all things being equal, animals will occupy larger home ranges when resources are more sparsely distributed in space (Saïd *et al.*, 2005; Van Beest *et al.*, 2011). Our analyses demonstrated strong relationships between sub-seasonal range size with both the number of sfRH and the distance between them. These results indicate that when resources are abundant, deer sequentially exploit a number of short-term functional ranges that are within close proximity. In contrast, when resources are limiting, deer tend to relocate less frequently, possibly due to the costs of doing so in terms of predation risk, mortality or energy (Hein *et al.*, 2012; Johansson *et al.*, 2014), but move greater distances when they do so to locate a new functional sub-seasonal range. This individual variation in space use is further demonstration of the extensive behavioural plasticity that roe deer express in relation to prevailing environmental conditions (Cagnacci et al., 2011; Morellet et al., 2013; Lone et al., 2016) which has driven the undoubted recent success story of this species across Europe (Linnell *et al.*, 1998a).

Finally, as expected, migratory individuals occupied fewer sfHR than resident individuals. Seasonal migration is a tactic designed to cope with seasonal changes in the spatial distribution of resources (Fryxell & Sinclair, 1988; Mueller & Fagan, 2008). As a result, it seems that migratory individuals do not have to shift their ranges within seasons, as they are able to adjust their movements to spatial variation in the distribution of available forage at the between-season scale.

In conclusion, we suggest that the multi-range tactic is an individual-level behavioural response to cope with spatiotemporal variation in the distribution of resources when this occurs at the within seasonal scale. This tactic appears to be ubiquitous in the roe deer, occurring across its entire European distribution, and

encompassing a wide gradient of environmental conditions. We suggest that large herbivores may adopt this tactic when environmental conditions fluctuate spatially and temporally, independently of seasonal variations. In the present context of climate change, predictions of more frequent and intense climatic events (IPCC, 2014) may mean that an increasing number of large herbivore populations adopt the multi-range tactic, combining more frequent spasmodic movements interspersed with short periods of sedentarism, to track available resources.

I. 1. 5. Acknowledgments

This study was conducted within the EURODEER collaborative project. The co-authors are grateful to all members for their support for the initiative. The EURODEER data base is hosted by Fondazione Edmund Mach. For France, we would like to thank the local hunting associations and the Fédération Départementale des Chasseurs de la Haute Garonne for allowing us to work in the Comminges, as well as numerous co-workers and volunteers for their assistance. The Norwegian data collection was funded by the Norwegian Environment Agency and the county administration of Buskerud country. J Linnell was also funded by the Research Council of Norway (grant 251112). Financial support for GPS data collection in the Bavarian Forest was provided by the EU-programme INTERREG IV (EFRE Ziel 3) and the Bavarian Forest National Park Administration.

Ethical approval: All applicable institutional and/or national guidelines for the care and use of animals were followed.

Data accessibility: Data used for this study are accessible on EURODEER website (http://eurodeer.org) on demand.

I. 2. Analyses complémentaires : La tactique de multi-range, une généralité chez les grands herbivores ?

Dessin de Michaël Masson

Résumé

Le mouvement d'un animal est bien souvent guidé par la variation spatiotemporelle des ressources. L'impact de la saisonnalité et de la variation dans la distribution des ressources sur le mouvement animal est maintenant bien connu. Cependant, les ressources fluctuent également au sein d'une saison, indépendamment des oscillations saisonnières. Pour faire face à ces fluctuations certains herbivores utilisent des '*foraging arenas*' ou des domaines vitaux sous-saisonniers afin de suivre les ressources disponibles. Nous avons voulu étudier le comportement spatial du Cerf élaphe (*Cervus elaphus*) face à différentes conditions de variation spatiotemporelle des ressources. Nous nous attendons à ce que, dans un environnement hétérogène et/ou imprévisible, les cerfs soient moins sédentaires, que dans un environnement homogène et/ou prévisible et qu'ils adoptent la tactique de multi-range. Nous nous attendons également à ce que la qualité ou l'abondance des ressources affecte le comportement spatial des cerfs et qu'ils soient relativement sédentaires lorsque les ressources sont de bonne qualité et/ou abondantes. Nous nous attendons également à ce que les individus migrateurs soient plus sédentaires que les individus résidents. Finalement, le cerf étant une espèce très dimorphique, nous nous attendons à ce que les mâles et les femelles n'aient pas le même comportement spatial, et ce surtout en été, saison précédant la période de brame, très coûteuse en énergie pour les mâles et saison pendant laquelle les femelles sont allaitantes. Pour tester ces hypothèses, nous avons examiné les trajectoires de 144 cerfs de treize populations en Europe. Les résultats montrent que le cerf adopte la tactique de multi-range pour faire face à la variation temporelle des ressources au sein d'une saison, mais également pour pallier la faible disponibilité des ressources. Cependant, nous ne pouvons conclure sur une différence de sédentarité selon le sexe ou la tactique de mouvement annuelle, probablement car pour se reproduire, tous les individus, peu importe leur tactique de mouvement annuelle ou leur sexe, se déplacent pour rejoindre les zones d'accouplement Quoi qu'il en soit, ces résultats confirment l'importance, pour les espèces herbivores, d'avoir accès à des ressources de qualité et prévisibles dans le temps.

Mots-clés : *Tactique de multi-range, domaines vitaux sous-saisonniers, résidence, migration, hétérogénéité des ressources, prévisibilité des ressources*

I. 2. 1. Introduction

Pour n'importe quel animal, l'environnement présente une certaine hétérogénéité. Cela signifie qu'il existe une discontinuité des caractéristiques de l'environnement entrainant une variation spatiale de la distribution et de la hiérarchie des patchs utilisés par cet organisme (Kotliar & Wiens, 1990). L'hétérogénéité de l'environnement n'est pas seulement spatiale mais aussi temporelle. On note, par exemple, les variations climatiques saisonnières, les variations des précipitations induisant une variabilité temporelle de la disponibilité et de la croissance des végétaux en zones arides et semi-arides ou encore l'avancée du printemps et de la croissance des végétaux dû au changement climatique (Root *et al.*, 2003; Moen *et al.*, 2006; Snyder & Tartowski, 2006). Pour pallier à cette variabilité spatiotemporelle dans la distribution des ressources et accéder à des ressources disponibles, plusieurs possibilités s'offrent à un animal, dont le mouvement (Massé & Côté, 2013).

La manière dont un animal va répondre à l'hétérogénéité spatiotemporelle dans la distribution des ressources de l'environnement dépend de l'échelle considérée (Introduction Fig. 1, Senft *et al.*, 1987; Owen-Smith *et al.*, 2010). Plusieurs études se sont focalisées sur l'impact de l'hétérogénéité des ressources sur les mouvements à fine échelle spatiotemporelle, à savoir les mouvements de recherche alimentaire, intra- et inter-patchs d'alimentation, ou les mouvements inter-patchs permettant de satisfaire de satisfaire des besoins complémentaires par exemple entre patchs alimentaires et patchs refuges (Johnson *et al.*, 2002; Frair *et al.*, 2005; Börger *et al.*, 2008). D'autres études se sont intéressées aux mouvements à large échelle temporelle, à laquelle nous pouvons observer les mouvements de migration, entre domaines vitaux saisonniers (Mueller & Fagan, 2008; Cagnacci *et al.*, 2011, 2015; Chapman *et al.*, 2011b; Shaw & Couzin, 2013). Cependant, les ressources varient également au cours d'une saison, dû, notamment, à la croissance ou la dégénérescence des végétaux, mais également dû à des évènements climatiques imprévisibles (Blair *et al.*, 1977; Chapin *et al.*, 1980; Barraquand & Benhamou, 2008). Certains auteurs ont démontré l'utilisation de plusieurs '*foraging arenas*', chez des herbivores africains, correspondant à des aires d'alimentation occupées

durant plusieurs jours ou semaines consécutifs (Cornélis *et al.*, 2011; Owen-Smith & Martin, 2015), une façon pour les animaux d'accéder à des ressources dont la distribution est temporellement variable. De façon similaire, nous avons souligné, chez le chevreuil Européen (*Capreolus capreolus*) en Europe, l'existence d'une tactique de mouvement consistant à occuper plusieurs domaines vitaux sous-saisonniers (sfHR), la tactique de multi-range (Couriot *et al. Unpublished data*), permettant de pallier la variation spatiotemporelle dans la distribution des ressources.

L'objectif est d'étudier la réponse du Cerf élaphe (*Cervus elaphus*), un grand ongulé en expansion en Europe (Milner *et al.*, 2006), face à la variation spatiotemporelle dans la distribution des ressources. La variation dans la distribution spatiotemporelle des ressources ayant le même impact sur la distribution des individus, quelle que soit l'espèce (Mueller & Fagan, 2008), nous nous attendons à des réponses similaires du cerf, vis-à-vis de la distribution des ressources, que le chevreuil. Nous nous attendons notamment à ce que le cerf soit moins sédentaire dans un environnement hétérogène que dans un environnement homogène ainsi que dans un environnement imprévisible plutôt que dans un environnement prévisible (Mueller & Fagan, 2008). Cependant, le cerf ayant un régime alimentaire mixte (*i.e.* composé d'une grande variété de végétaux) (Storms *et al.*, 2008), nous pouvons nous attendre à une réponse peu marquée face à l'hétérogénéité et la prévisibilité de la distribution des ressources alimentaires. La qualité et l'abondance des ressources étant connues pour influencer les mouvements des individus à plusieurs échelles spatiotemporelles (Rémy *et al.*, 2011; Avgar *et al.*, 2013; Teitelbaum *et al.*, 2015), nous nous attendons à ce que les individus dans un environnement de bonne qualité et/ou fournissant des ressources en abondance aient moins besoin de se déplacer pour accéder à des ressources disponibles que les individus dans un environnement de mauvaise qualité et/ou pauvre en ressources. Les migrateurs et les résidents ne devraient pas non plus répondre à la variation des ressources de la même manière, puisque la migration permet aux individus d'accéder à des ressources de bonne qualité à l'échelle saisonnière (Fryxell & Sinclair, 1988), leur permettant potentiellement des mouvements moins fréquents à l'échelle intra-saisonnière, et ce quelle que soit la distribution des ressources. Finalement, les mâles et les femelles ne devraient pas répondre à la variation spatiotemporelle des ressources de la même

manière, puisque les besoins énergétiques diffèrent fortement entre sexes (Illius & Gordon, 1990). En effet, le cerf présentant un fort dimorphisme sexuel, nous nous attendons à des différences de comportement spatial entre mâles et femelles (Clutton-Brock *et al.*, 1982; Illius & Gordon, 1990), et ce surtout en été, saison précédant la période de brame, très coûteuse en énergie et saison durant laquelle les femelles allaitent les jeunes (Clutton-Brock *et al.*, 1982; Georgii & Schröder, 1983).

I. 2. 2. Matériel et méthodes

I. 2. 2. a. Sites d'étude et données de localisation

Cette étude a été menée en complément de l'étude précédente (Partie I.1), en considérant des données de Cerf élaphe provenant de la base de données EUREDDEER, projet Européen collaboratif visant à étudier le mouvement des grands ongulés (http://eureddeer.org/, données exportées en avril 2016). Cette étude se base sur 113 cerfs âgés d'au moins deux ans et demi (soit 144 individu-années), dans 13 sites d'études répartis en Europe et soumis à des conditions environnementales et climatiques différentes (latitude variant de 44.3°N à 61.3°N et longitude variant de 3.8°E à 16.5°E) (voir table I.2 & Fig. I.6). Les cerfs ont été capturés à l'aide de cages pièges et anesthésiés à distance par fusil hypodermique, puis marqués en respectant les lois locales et Européennes pour la protection animale. Les individus ont été équipés de colliers GPS programmés pour enregistrer leur localisation à intervalles de temps allant de 30 minutes à 3 heures. Dans un souci d'homogénéisation et de comparaison entre individus, nous avons retenu deux localisations par jour (les localisations les plus proches de midi et de minuit) et restreint la période de suivi entre le 15 février et le 15 novembre de chaque année, pour chaque individu.

Table I.2 : Sites d'études et effectifs associés en nombre de migrateurs, résidents, femelles et mâles.

Identifiant du site d'étude	Nom du site d'étude	Migrateurs	Résidents	Femelles	Mâles
a	Bavarian Forest National Park - Germany	12	5	15	2
b	Buskerud – Norway	13	0	13	0
c	Cévennes – France	1	1	2	0
d	Hunneberg – Sweden	1	1	2	0
e	Kolmarden – Sweden	13	11	17	7
f	Schleswig Holstein - Germany	8	11	11	8
g	Skåne – Sweden	6	6	10	2
h	Stelvio National Park – Italy	16	4	12	8
i	Store Hjoellund – Denmark	0	1	1	0
j	Šumava National Park – Czech republic	4	5	7	2
k	Sunnfjord – Norway	10	3	11	2
l	Versoix – France	8	4	8	4
	Total	**92**	**52**	**109**	**35**

I. 2. 2. b. Détermination de la tactique de mouvement annuelle et détection des domaines vitaux sous-saisonniers

Nous avons déterminé la tactique de mouvement annuelle (*i.e.* résidence ou migration), et le nombre de domaines vitaux sous-saisonniers (sfHR) occupés pendant chaque saison (*i.e.* hiver et été), en suivant la méthode détaillée en partie Matériels et méthodes IV (Annexe II.A1).

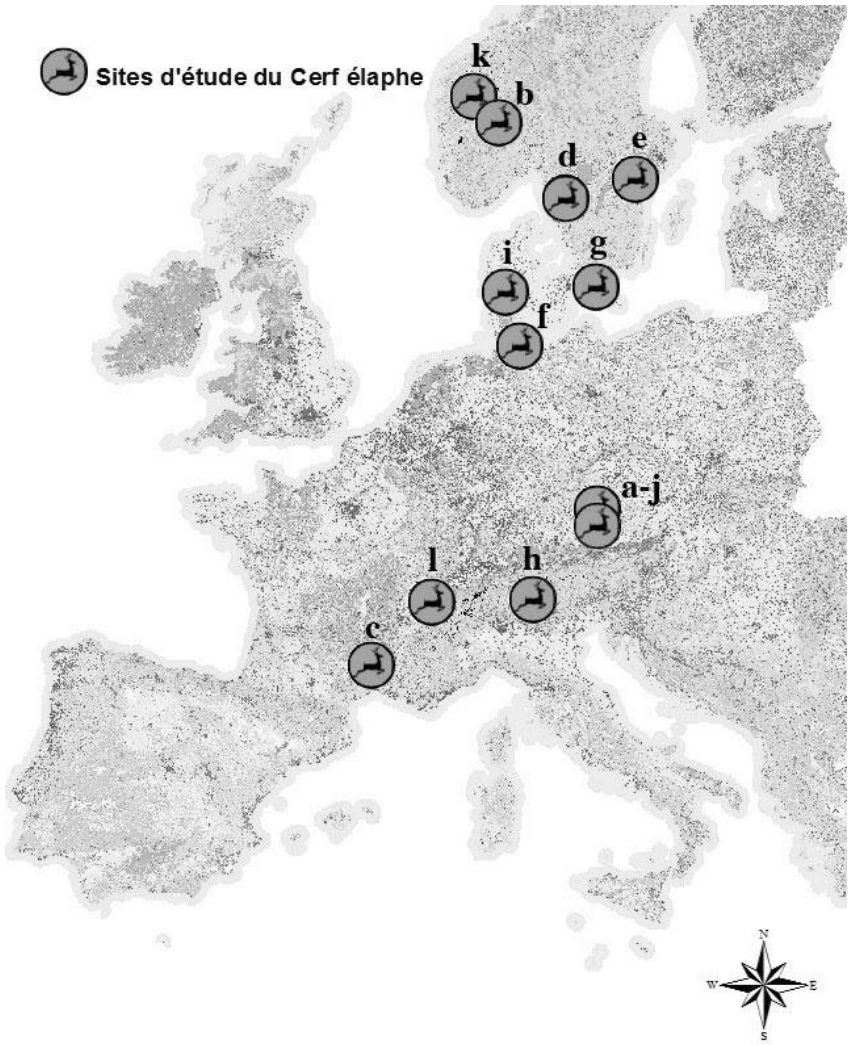


Fig. I.6 : Position géographique des sites d'études du Cerf élaphe. Les lettres correspondent à l'identifiant du site d'étude dans la Table I.2.

I. 2. 2. c. Analyses statistiques

Afin d'étudier l'influence de l'hétérogénéité et de la prévisibilité des ressources sur le mouvement du cerf, à l'échelle intra-saisonnière, nous avons calculé un indice d'hétérogénéité et de prévisibilité pour chaque site d'étude, en suivant les méthodes décrites en matériels et méthodes V.1. Nous avons indexé la qualité du milieu en prenant la surface médiane des sfHR de la saison concernée. En effet, la surface du

domaine vital est un bon proxy de la qualité du milieu, plus le milieu est riche, plus de domaine vital est petit (Richard *et al.*, 2011; Morellet *et al.*, 2013).

Afin de définir la sédentarité ou non des individus à l'échelle intra-saisonnière nous avons mesuré la variation du nombre de sfHR utilisés par les individus. Ensuite, dans le but d'étudier la séparation spatiale entre les différents sfHR occupés par un individu, nous avons considéré la variation de la distance médiane entre les sfHR, pour chaque saison (cf. Partie I.1.2.e pour plus de détails).

Les analyses ont été réalisées à l'échelle populationnelle (*i.e.* en comparant les différentes populations), car l'hétérogénéité et la prévisibilité des ressources ont été déterminées par site d'étude et non au niveau individuel. En effet, les pixels de mesure du NDVI ayant une résolution de 250 mètres, il était impossible d'assigner une valeur d'hétérogénéité et de prévisibilité des ressources de façon précise au niveau individuel.

Pour examiner la variation du nombre de sfHR, nous avons construit des modèles de régression logistique ordinale (Cumulative Link Models, clm, Christensen, 2015). Nous avons analysé le nombre de sfHR, en cinq catégories (de deux à six et plus, puisque la majorité des individus occupaient entre deux et six sfHR, voir Annexe II.A5), en fonction de l'hétérogénéité et de la prévisibilité des ressources, de la surface médiane des sfHR, de la tactique de mouvement annuelle (*i.e.* résident ou migrateur) et du sexe. Afin d'évaluer le support statistique pour nos hypothèses, nous avons considéré deux triples interactions entre l'hétérogénéité des ressources, la tactique de mouvement annuelle et le sexe et entre la prévisibilité des ressources, la tactique de mouvement annuelle et le sexe, ainsi que l'effet additif du logarithme de la surface médiane des sfHR pour notre modèle le plus compliqué. Par simplification de ce modèle, nous avons construit de nouveaux modèles (plus simples) afin de sélectionner celui expliquant au mieux la variation du nombre de sfHR.

Ensuite, nous avons étudié la variation de la distance médiane entre les sfHR, pour chaque saison, que nous avons transformé par le logarithme népérien, afin de linéariser la variable dépendante. Nous avons ensuite construit des régressions linéaires du logarithme de la distance médiane entre sfHR d'une saison en

considérant le même jeu de modèles utilisé pour décrire la variation du nombre de sfHR par saison.

La sélection de modèles a été réalisée à l'aide du critère d'information d'Akaike (AIC, Burnham & Anderson, 2002) et du nombre de paramètres, afin de sélectionner le modèle le plus parcimonieux (*i.e.* le modèle comprenant le moins de paramètres et dont la différence d'AIC, par rapport à celui qui avait le plus petit AIC, était inférieure à 2).

I. 2. 3. Résultats

I. 2. 3. a. La tactique de multi-range chez le cerf

En hiver comme en été, le comportement spatial du cerf suit la tactique de multi-range. En effet, le modèle de mouvement reposant sur l'occupation de plusieurs sfHR est retenu pour tous les individus, en hiver comme en été (Annexe II.A1). La durée d'occupation d'un sfHR est au minimum de 7 jours (durée minimale considérée pour ce modèle), et au maximum de 156 jours en hiver et de 142 jours en été. La durée médiane d'occupation est de 17 jours (± 26 jours) en hiver et de 23 jours (± 29 jours) en été.

I. 2. 3. b. Nombre de domaines vitaux sous-saisonniers

Le modèle le plus parcimonieux expliquant la variation du nombre de sfHR pour chacune des saisons (*i.e.* hiver et été) est le modèle nul (ΔAIC = 1.1, nombre de paramètres = 4) (Annexe II.A2). Le nombre de sfHR occupés par les cerfs ne semble pas dépendre de l'hétérogénéité ou de la prévisibilité des ressources, de leur tactique de mouvement annuelle, de leur sexe ou de la surface des sfHR qu'ils occupent.

I. 2. 3. c. Distance parcourue entre domaines vitaux sous-saisonniers

En hiver comme en été, le modèle le plus parcimonieux expliquant la variation du logarithme de la distance médiane entre sfHR est le modèle comprenant l'effet additif de la prévisibilité des ressources et du logarithme de la surface médiane des sfHR à chaque saison ($\Delta AIC_{hiver} = 1.6$, nombre de paramètres $_{hiver} = 4$; $\Delta AIC_{été} = 0.1$, nombre de paramètres $_{été} = 4$) (Annexe II.A3 & II.A4).

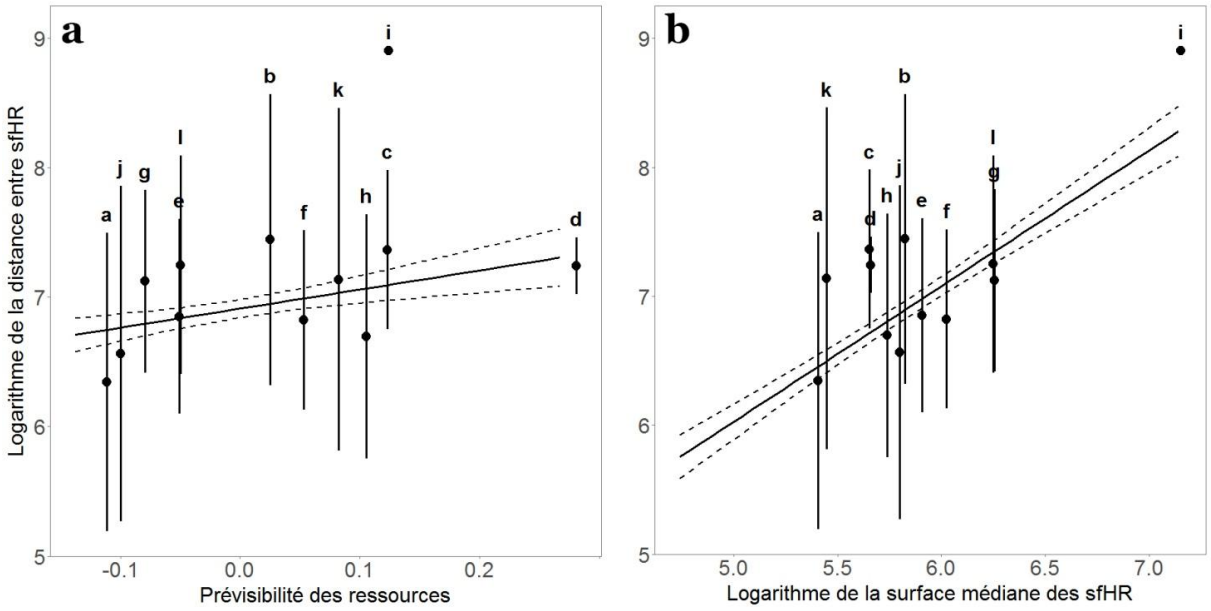


Fig. I.7 : Représentations graphiques du modèle le plus parcimonieux expliquant la variation du logarithme de la distance médiane entre domaines vitaux sous-saisonniers (sfHR) en hiver, en fonction de l'effet additif de la prévisibilité des ressources (a) et du logarithme de la surface médiane des sfHR (b). Afin de garantir une meilleure visibilité des représentations graphiques, les points représentent les moyennes par site d'étude du logarithme de la distance médiane entre sfHR en fonction de la prévisibilité moyenne des ressources (a) et de la surface moyenne des sfHR (b) par site d'étude. Les barres d'erreur représentent la déviation standard du logarithme de la distance médiane entre sfHR pour chaque site d'étude et les lettres correspondent à l'identifiant du site d'étude (Table I.2). Enfin, Les courbes en pointillé représentent l'intervalle de confiance à 95% des prédictions du modèle. Chaque variable explicative a été fixée à sa moyenne lorsqu'elle n'est pas représentée graphiquement.

Les résultats montrent qu'en hiver, la distance parcourue entre sfHR est plus grande pour les individus dans un environnement prévisible que pour ceux dans un environnement imprévisible. En effet, les individus dans un environnement prévisible (prévisibilité des ressources = 0.27) parcourent 1500 mètres en moyenne entre sfHR, comparé à 820 mètres pour ceux dans un environnement imprévisible (prévisibilité des ressources = -0.14) (Fig. I.7 a). Enfin, l'individu qui occupe les plus grands sfHR (surface médiane = 1260 ha) parcourt 3944 mètres entre ses sfHR, comparé à 314 mètres pour celui qui occupe les plus petits sfHR (surface médiane = 115 ha) (Fig. I.7 b).

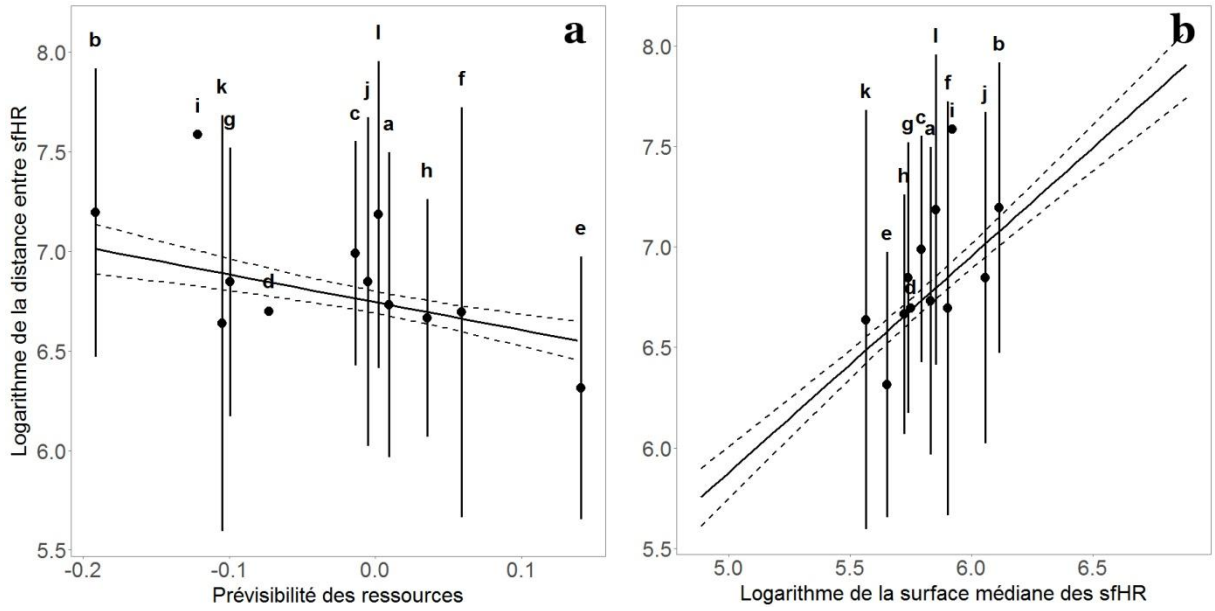


Fig. I.8 : Représentations graphiques du modèle le plus parcimonieux expliquant la variation du logarithme de la distance médiane entre domaines vitaux sous-saisonniers (sfHR) en été, en fonction de l'effet additif de la prévisibilité des ressources (a) et du logarithme de la surface médiane des sfHR (b). Afin de garantir une meilleure visibilité des représentations graphiques, les points représentent les moyennes par site d'étude du logarithme de la distance médiane entre sfHR par site d'étude en fonction de la prévisibilité moyenne des ressources (a) et de la surface moyenne des sfHR (b) par site d'étude. Les barres d'erreur représentent la déviation standard du logarithme de la distance médiane entre sfHR pour chaque site d'étude et les lettres correspondent à l'identifiant du site d'étude (Table I.2). Enfin, Les courbes en pointillé représentent l'intervalle de confiance à 95% des prédictions du modèle. Chaque variable explicative a été fixée à sa moyenne lorsqu'elle n'est pas représentée graphiquement.

Finalement, les résultats révèlent qu'en été la distance parcourue entre sfHR est plus petite pour les individus dans un environnement prévisible que pour ceux dans un environnement imprévisible, contrairement à l'hiver. En effet, les individus qui sont dans un environnement prévisible (prévisibilité des ressources = 0.13), ne parcourent que 700 mètres en moyenne entre sfHR, contre 1107 mètres en moyenne pour les individus présents dans un environnement imprévisible (prévisibilité des ressources = -0.19) (Fig. I.8 a).L'individu ayant les plus grands sfHR en été (surface médiane = 982 ha) parcourt les plus grandes distances entre sfHR (distance médiane = 2700 mètres), comparé à celui qui occupe les plus petits sfHR (surface médiane = 133 ha, distance médiane = 315 mètres, Fig. I.8 b).

I. 2. 4. Discussion

Le mouvement d'un animal dépend principalement de la distribution des différentes ressources qui lui sont nécessaires (Wiens, 1976; Dunning *et al.*, 1992). En effet, dans un environnement où la distribution des ressources varie spatialement mais aussi temporellement, un animal va se déplacer, dans le but d'accéder à des ressources disponibles, et ceci à différentes échelles spatiales et temporelles (Senft *et al.*, 1987; Mueller & Fagan, 2008; Owen-Smith *et al.*, 2010). Nous constatons que le comportement spatial des cerfs suivis à l'échelle intra-saisonnière dans les 13 populations en Europe, adoptent la tactique de multi-range en hiver comme en été. Cette tactique correspond à l'utilisation de plusieurs sous-unités du domaine vital saisonnier des individus, appelés domaines vitaux sous-saisonniers (sfHR). Le nombre de sfHR occupés par les individus ne semble pas dépendre de la variation dans la distribution des ressources, de la tactique de mouvement annuelle des individus ou même de leur sexe. Néanmoins, la séparation entre les différents sfHR est influencée par la prévisibilité des ressources ainsi que par la surface des sfHR à chaque saison.

Le cerf et le chevreuil (Couriot *et al. Unpublished data*) adoptent la tactique de multi-range. Cependant, contrairement au chevreuil, le nombre de sfHR et la séparation spatiale des sfHR ne dépendent pas ou peu de la variation

spatiotemporelle des ressources dans l'environnement, en termes d'hétérogénéité spatiale et de prévisibilité temporelle au sein d'une saison. Storms *et al.* (2008) ont montré, dans une étude comparative entre le cerf et le chevreuil, que les deux espèces occupent des niches écologiques différentes, puisqu'elles n'ont pas exactement le même régime alimentaire. Le chevreuil est sélectif et va consommer des ressources de qualité, alors que le cerf a un régime alimentaire mixte et va, quant à lui, consommer des ressources en quantité plutôt que des ressources de qualité (Hofmann, 1989). Cette différence dans le régime alimentaire des deux espèces pourrait être à l'origine d'un comportement spatial différent. En effet, lorsque la distribution des ressources varie spatialement et que les ressources de qualité utilisées par le chevreuil viennent à manquer, il est amené à se déplacer pour accéder à de nouvelles ressources (Couriot *et al. Unpublished data*). A contrario, le cerf ayant un régime alimentaire plus flexible, peut changer de ressources, lorsque celles qu'il utilisait ne sont plus disponibles (Redjadj *et al.*, 2014), sans nécessairement changer de sfHR.

La variation temporelle des ressources dans l'environnement semble tout de même avoir un effet sur le comportement spatial du cerf. Lorsque les ressources varient temporellement et de façon imprévisible, le nomadisme est la meilleure tactique pour accéder aux ressources disponibles (Mueller & Fagan, 2008). Ainsi, nous nous attendions à ce que les individus soient moins sédentaires lorsque les ressources varient de façon imprévisible. Cependant, les résultats sont mitigés, puisque seule la distance parcourue entre les sfHR est influencée par la prévisibilité des ressources. De plus, la prévisibilité des ressources a un effet contradictoire sur la distance entre sfHR. En effet, les résultats révèlent qu'en hiver, les individus ont une séparation spatiale plus grande entre leurs sfHR lorsque les ressources variaient de façon prévisible, alors qu'en été, ils étaient effectivement moins sédentaires lorsque les ressources variaient de façon imprévisible, contrairement à ce qui a été trouvé chez le chevreuil (partie I.1). Le cerf se nourrit essentiellement de monocotyledones et de ronces. En hiver, la disponibilité des ressources est fortement modérée par la présence de neige (Cagnacci *et al.*, 2011), les individus vont se déplacer pour avoir accès à des ressources disponibles, mais puisque les déplacements dans la neige ou dans le froid sont coûteux, essentiellement dû à la thermorégulation (Fryxell & Sinclair, 1988; Potapov *et al.*, 2011; Singh *et al.*, 2012), ils se déplaceront surtout lorsque les ressources sont prévisibles. En été, lorsque les ressources sont

imprévisibles et deviennent indisponibles, les dépenses énergétiques liées au mouvement sont moins élevées qu'en hiver. En effet, les déplacements sont moins coûteux qu'en hiver, notamment puisqu'il n'y a pas présence de neige et de températures très basses et parce que les ressources étant abondantes à cette saison, un individu aura de fortes chances de trouver des ressources disponibles en se déplaçant.

Les cerfs parcourent de plus grandes distances entre leurs sfHR lorsqu'ils occupent de grands domaines vitaux sous-saisonniers, souvent interprété comme l'indice d'un habitat contenant des ressources peu abondantes ou de mauvaise qualité (Van Beest *et al.*, 2011; Morellet *et al.*, 2013). Plutôt que de changer de sfHR, le cerf ajusterait la surface de ses sfHR et, lorsque la disponibilité des ressources vient à diminuer, il déplacerait son sfHR en parcourant une distance nécessaire pour accéder à des ressources disponibles. Ce résultat, identique à celui du chevreuil (partie I.1), souligne l'importance de la qualité et/ou de l'abondance des ressources chez les herbivores et l'impact que cela peut avoir sur leur comportement spatial. En effet, il a été démontré que lorsque les ressources sont peu abondantes, un individu parcourt de plus grandes distances pour accéder à des ressources disponibles (Avgar *et al.*, 2013; Teitelbaum *et al.*, 2015).

Contrairement à ce qu'on attendait, la tactique de multi-range chez le cerf ne semble pas varier selon la tactique de mouvement annuelle ou selon le sexe. Nous n'attendions pas de différence de comportement spatial en hiver selon la tactique de mouvement annuelle, puisque résidents et migrateurs occupent les mêmes aires hivernales (Bischof *et al.*, 2012; Mysterud *et al.*, 2017), et sont donc soumis aux mêmes conditions environnementales. En été, nous nous attendions à des différences de comportement spatial selon la tactique de mouvement annuelle et le sexe. Cependant, tous les individus, indépendamment de leur tactique de mouvement annuelle ou de leur sexe parcouraient des distances comparables entre leurs sfHR. Cela est probablement dû au fait que la période de reproduction du cerf a lieu à la fin de la période estivale considérée (*i.e.* en septembre-octobre). Lors du rut, tous les individus, peu importe leur tactique de mouvement annuelle ou leur sexe, se déplacent pour rejoindre les zones d'accouplement (Clutton-Brock *et al.*, 1982; Carranza & Valencia, 1999; Stopher *et al.*, 2011).

Pour conclure, la tactique de multi-range semble être une tactique communément adoptée par les herbivores, comme nous l'avons suggéré précédemment et comme l'ont prouvé plusieurs études chez des herbivores africains, décrivant l'utilisation de plusieurs '*foraging arenas*' (Cornélis *et al.*, 2011; Owen-Smith & Martin, 2015). Cette tactique de mouvement permet de pallier la variation spatiotemporelle des ressources. Cependant, la réponse, en termes de comportement spatial, à la variation dans la distribution des ressources diffère entre espèces, certaines ajustant le nombre et la surface des sfHR occupés et la distance parcourues entre sfHR, alors que d'autres peuvent ne modifier que l'un ou l'autre des paramètres. Comme évoqué précédemment, cela pourrait être dû à des différences de niches écologiques, de cycles de reproduction ou encore de besoins entre les espèces. Ces résultats confirment tout de même l'importance pour les herbivores, d'avoir accès à des ressources de qualité et prévisibles temporellement, afin de limiter leurs mouvements et ainsi réduire les risques associés. Cette tactique de multi-range mériterait des analyses supplémentaires pour permettre de mieux comprendre son fonctionnement. En effet, il faut noter que les variations dans la distribution des ressources utilisées dans cette étude, ont été indexées à l'échelle populationnelle, alors qu'il existe une variation intra-populationnelle dans la tactique de multi-range. Il serait donc important de voir comment la distribution des ressources, à plus fine échelle spatiale, affecte la tactique de multi-range entre individus d'une même population. Il faudrait également pouvoir déterminer à quel moment les individus quittent un sfHR pour un autre et évaluer dans quelle mesure ce changement est dirigé par des changements temporels dans la distribution des ressources.

Limites et perspectives

Ce chapitre montre que la tactique de multi-range, visant à occuper plusieurs domaines vitaux sous-saisonniers durant plusieurs jours ou plusieurs semaines, est commune chez le chevreuil, comme le cerf. Ceci suggère l'existence d'une tactique de mouvement à l'échelle intra-saisonnière permettant aux herbivores de suivre les ressources disponibles dans un environnement variable. En effet, l'utilisation de plusieurs domaines vitaux sous-saisonniers permet de déplacer son domaine vital lorsque les ressources ne sont plus disponibles spatialement ou temporairement et surtout lorsque les ressources ne sont pas de qualité et/ou en quantité suffisante pour subvenir aux besoins de l'animal. Cependant, comme attendu, l'hétérogénéité et la prévisibilité des ressources n'ont pas le même effet sur la tactique de multi-range chez les deux espèces. Le chevreuil, espèce sensible à la qualité des ressources alimentaire, semble être plus affecté par la variation spatiotemporelle des ressources. En effet, les résultats montrent que les individus vont être moins sédentaires et ainsi occuper de nombreux sfHR lorsque les ressources sont de bonne qualité et/ou en abondance que lorsque les ressources sont rares. Ils vont également parcourir de grandes distances lorsque les ressources sont réparties de façon hétérogène et lorsqu'elles varient de façon prévisible dans le temps. Le cerf, espèce sensible à la quantité plutôt qu'à la qualité des ressources, semble avoir une réponse moins marquée à la fluctuation spatiale des ressources, car seules les distances parcourues par les individus vont être influencées par la prévisibilité temporelle de la disponibilité des ressources dans le paysage.

Il faut cependant noter que les sites d'études considérés ne sont pas les mêmes pour les deux espèces (excepté pour deux sites mitoyens : Le Parc National de Sumava en république Tchèque et la forêt Bavaroise en Allemagne, correspondant à 65 individus de chevreuils et 26 individus de cerfs), entrainant un effet confondant entre site d'étude et espèce. Pour pallier cela, il serait intéressant de pouvoir comparer le comportement spatial des deux espèces dans les mêmes sites d'étude. Cela permettrait d'analyser le comportement spatial du chevreuil et du cerf dans des conditions environnementales (d'hétérogénéité spatiale et de prévisibilité temporelle des ressources) semblables et ainsi de pouvoir comparer leur comportement spatial

face aux variations spatiotemporelles dans la distribution des ressources dans l'environnement.

De plus, l'hétérogénéité et la prévisibilité des ressources ont été calculées à l'échelle populationnelle, puisque la résolution spatiotemporelle des deux variables (résolution spatiale = 250 m et résolution temporelle = 16 j) n'était pas suffisante pour nous permettre de calculer des différences intra-populationnelles suffisamment marquées par rapport à la variance inter-populationnelle dans l'hétérogénéité spatiale et la prévisibilité temporelle des ressources. La tactique de multi-range variant entre individus d'une même population, il conviendrait d'étudier la variation de la tactique de multi-range en fonction de la variation spatiotemporelle des ressources au niveau intra-populationnel en considérant des variables indexant l'hétérogénéité et la prévisibilité des ressources à une résolution plus fine, permettant d'observer des variations spatiotemporelles dans la distribution des ressources au sein d'un site d'étude. Par exemple, des relevés de couvert végétal ont été effectués en 2012 par l'Agence européenne de l'environnement avec une résolution spatiale de 25 mètre, pour alimenter la base de données Corine Land Cover. Ou encore, le satellite Landsat 8 fournit des images de toute la planète tous les 16 jours, avec une résolution de 30 mètres, pour les bandes les plus fines, et 60 mètres, pour les bandes les plus larges (source : http://landsat.usgs.gov/landsat-8-l8-data-users-handbook).

I. 3. Références

Andersen, R., Duncan, P. & Linnell, J.D.C. (1998) *The European Roe Deer: The Biology of Success*, (ed. by R. Andersen, P. Duncan and J.D.C. Linnell) Scandinavian University Press, Oslo.

Apollonio, M., Andersen, R. & Putman, R. (2010) *European ungulates and their management in the 21st century*, Cambridge University Press.

Avgar, T., Mosser, A., Brown, G.S. & Fryxell, J.M. (2013) Environmental and individual drivers of animal movement patterns across a wide geographical gradient. *Journal of Animal Ecology*, **82**, 96–106.

Baguette, M., Stevens, V.M. & Clobert, J. (2014) The pros and cons of applying the movement ecology paradigm for studying animal dispersal. *Movement Ecology*, **2**, 2:13.

Barraquand, F. & Benhamou, S. (2008) Animal movements in heterogeneous landscapes: identifying profitable places and homogeneous movement bouts. *Ecology*, **89**, 3336–3348.

Benhamou, S. (2014) Of scales and stationarity in animal movements. *Ecology letters*, **17**, 261–272.

Bischof, R., Loe, L.E., Meisingset, E.L., Zimmermann, B., Van Moorter, B. & Mysterud, A. (2012) A migratory northern ungulate in the pursuit of spring: jumping or surfing the green wave? *The American Naturalist*, **180**, 407–424.

Blair, R.M., Short, H.L. & Epps, E.A.J. (1977) Seasonal nutrient yield and digestibility of deer forage from a young pine plantation. *Journal of Wildlife Management*, **41**, 667–676.

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

Brown, J.L. & Orians, G.H. (1970) Spacing patterns in mobile animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **1**, 239–262.

Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002) *Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach* (2nd ed), (ed. by K.P. Burnham and D.R. Anderson) Springer.

Cagnacci, F., Focardi, S., Ghisla, A., Van Moorter, B., Merrill, E., Gurarie, E., Heurich, M., Mysterud, A., Linnell, J., Panzacchi, M., May, R., Nygård, T., Rolandsen, C. & Hebblewhite, M. (2015) How many routes lead to migration? Comparison of methods to assess and characterise migratory movements. *Journal of Animal Ecology*, **85**, 54–68.

Cagnacci, F., Focardi, S., Heurich, M., Stache, A., Hewison, A.J.M., Morellet, N., Kjellander, P., Linnell, J.D.C., Mysterud, A., Neteler, M., Delucchi, L., Ossi, F. & Urbano, F. (2011) Partial migration in roe deer: migratory and resident tactics are end points of a behavioural gradient determined by ecological factors. *Oikos*, **120**, 1790–1802.

Carranza, J. & Valencia, J. (1999) Red deer females collect on male clumps at mating areas. *Behavioral Ecology*, **10**, 525–532.

Chapin, F.S., Johnson, D.A. & McKendrick, J.D. (1980) Seasonal movement of nutrients in plants of differing growth form in an Alaskan tundra ecosystem: implications for herbivory. *Journal of Ecology*, **68**, 189–209.

Chapman, B.B., Brönmark, C., Nilsson, J.-Å. & Hansson, L.-A. (2011) The ecology and evolution of partial migration. *Oikos*, **120**, 1764–1775.

Chapman, B.B., Hulthén, K., Wellenreuther, M., Hansson, L.-A., Nilsson, J.-Å. & Brönmark, C. (2014) Patterns of animal migration. *Animal movement across scales* (ed. by L.-A. Hansson and S. Åkesson), pp. 11–35. Oxford University Press.

Charnov, E.L. (1976) Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical population biology*, **9**, 129–136.

Christensen, R.H.B. (2015a) *A Tutorial on fitting Cumulative Link Mixed Models with clmm2 from the ordinal Package*.

Christensen, R.H.B. (2015b) *Analysis of ordinal data with cumulative link models—estimation with the ordinal package*.

Clutton-Brock, T.H., Guinness, F.E. & Albon, S.D. (1982) Red Deer. *Behavior and Ecology of Two Sexes*, (ed. by T.H. Clutton-Brock, F.E. Guinness and S.D. Albon) University of Chicago Press, Chicago.

Cornélis, D., Benhamou, S., Janeau, G., Morellet, N., Ouedraogo, M. & de Visscher, M.-N. (2011) Spatiotemporal dynamics of forage and water resources shape space use of West African savanna buffaloes. *Journal of Mammalogy*, **92**, 1287–1297.

Couriot, O., Hewison, A.J.M., Saïd, S., Cagnacci, F., Chamaillé-Jammes, S., Linnell, J.D.C., Mysterud, A., Peters, W., Urbano, F., Heurich, M., Kjellander, P., Nicoloso, S., Berger, A., Sustr, P., Kroeschel, M., Soennichsen, L., Sandfort, R., Gehr, B. & Morellet, N. Truly sedentary? The multi-range tactic as a response to resource heterogeneity and unpredictability in a large herbivore. *Oecologia*.

Debeffe, L., Focardi, S., Bonenfant, C., Hewison, A.J.M., Morellet, N., Vanpé, C., Heurich, M., Kjellander, P., Linnell, J.D.C., Mysterud, A., Pellerin, M., Sustr, P., Urbano, F. & Cagnacci, F. (2014) A one night stand? Reproductive excursions of female roe deer as a breeding dispersal tactic. *Oecologia*, **176**, 431–443.

Dunning, J.B., Danielson, B.J. & Pulliam, H.R. (1992) Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos*, **65**, 169–175.

Frair, J.L., Merrill, E.H., Visscher, D.R., Fortin, D., Beyer, H.L. & Morales, J.M. (2005) Scales of movement by elk (*Cervus elaphus*) in response to heterogeneity in forage resources and predation risk. *Landscape Ecology*, **20**, 273–287.

Fryxell, J.M. & Sinclair, A.R.E. (1988) Causes and consequences of migration by large herbivores. *Trends in Ecology & Evolution*, **3**, 237–241.

Georgii, B. & Schröder, W. (1983) Home range and activity patterns of male red deer (*Cervus elaphus* L.) in the alps. *Oecologia*, **58**, 238–248.

Hein, A.M., Hou, C. & Gillooly, J.F. (2012) Energetic and biomechanical constraints on animal migration distance. *Ecology Letters*, **15**, 104–110.

Hewison, A.J.M., Vincent, J.-P. & Reby, D. (1998) Social organisation of European roe deer. *The European roe deer: The Biology of Success* (ed. by R. Andersen, P. Duncan and J.D.C. Linnell), pp. 189–219. Scandinavian University Press, Oslo.

Hofmann, R.R. (1989) Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia*, **78**, 443–457.

Illius, A.W. & Gordon, I.J. (1990) Variation in foraging behaviour in red deer and the consequences for population demography. *British Ecological Society*, **59**, 89–101.

IPCC (2014) *Climate change 2014: Synthesis Report*, (ed. by The Core Writing Team, R.K. Pachauri and L. Meyer).

Jepsen, J.U. & Topping, C.J. (2004) Modelling roe deer (*Capreolus capreolus*) in a gradient of forest fragmentation: behavioural plasticity and choice of cover. *Canadian Journal of Zoology*, **82**, 1528–1541.

Johansson, C.L., Muijres, F.T. & Hedenström, A. (2014) The physics of animal locomotion. *Animal movement across scales* (ed. by L.-A. Hansson and S. Åkesson), pp. 232–258. Oxford University Press.

Johnson, C.J., Parker, K.L., Heard, D.C. & Gillingham, M.P. (2002) Movement parameters of ungulates and scale-specific responses to the environment. *Journal of Animal Ecology*, **71**, 225–235.

Kotliar, N.B. & Wiens, J.A. (1990) Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos*, **59**, 253–260.

Latombe, G., Fortin, D. & Parrott, L. (2014) Spatio-temporal dynamics in the response of woodland caribou and moose to the passage of grey wolf. *Journal of Animal Ecology*, **83**, 185–198.

Linnell, J.D.C., Duncan, P. & Andersen, R. (1998) The European roe deer: A portrait of a successful species. *The European roe deer: The Biology of Success*

(ed. by R. Andersen, P. Duncan and J.D.C. Linnell), pp. 11–22. Scandinavian University Press, Oslo.

Lone, K., Mysterud, A., Gobakken, T., Odden, J., Linnell, J. & Loe, L.E. (2016) Temporal variation in habitat selection breaks the catch-22 of spatially contrasting predation risk from multiple predators. *Oikos*, **126**, 624–632.

Massé, A. & Côté, S.D. (2013) Spatiotemporal variations in resources affect activity and movement patterns of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) at high density. *Canadian Journal of Zoology*, **91**, 252–263.

Milner, J.M., Bonenfant, C., Mysterud, A., Gaillard, J.M., Csányi, S. & Stenseth, N.C. (2006) Temporal and spatial development of red deer harvesting in Europe: Biological and cultural factors. *Journal of Applied Ecology*, **43**, 721–734.

Mitchell, W.A. & Lima, S.L. (2002) Predator-prey shell games: large-scale movement and its implications for decision-making by prey. *Oikos*, **99**, 249–259.

Moen, J., Andersen, R. & Illius, A. (2006) Living in a seasonal environment. *Large Herbivore Ecology, Ecosystem Dynamics and Conservation* (ed. by K. Danell, R. Bergström, P. Duncan and J. Pastor), pp. 50–70. Cambridge.

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**, 1326–1339.

Mueller, T. & Fagan, W.F. (2008) Search and navigation in dynamic environments - from individual behaviors to population distributions. *Oikos*, **117**, 654–664.

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**, 683–694.

Mysterud, A., Vike, B.K., Meisingset, E.L. & Rivrud, I.M. (2017) The role of landscape characteristics for forage maturation and nutritional benefits of migration in red deer. *Ecology and Evolution*, **7**, 4448–4455.

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**, 19052–19059.

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 of London*, **365**, 2267–2278.

Owen-Smith, N. & Martin, J. (2015) Identifying Space Use at Foraging Arena Scale within the Home Ranges of Large Herbivores. *PloS One*, **10**, e0128821.

Papi, F. (1992) Animal homing, (ed. by F. Papi) Chapman & Hall.

Peters, W., Hebblewhite, M., Musterud, A., Spitz, D., Focardi, S., Urbano, F., Morellet, N., Heurich, M., Kjellander, P., Linnell, J.D.C. & Cagnacci, F. (2017) Migration in geographic and ecological space by a large herbivore. *Ecological Monographs*, **87**, 297–320.

Potapov, E., Bedford, A., Bryntesson, F., Cooper, S., Brown, B. & Robertson, D. (2011) Impact of snow cover on movements and habitat choice by suburban white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*). *New Jersey Academy of Science - The Bulletin*, **56**, 5–8.

Pyke, G.H. (1984) Optimal foraging theory: a critical review. *Annual review of ecology and systematics*, **15**, 523–575.

R Development Core Team (2014) *R: a language and environment for statistical computing*.

Redjadj, C., Darmon, G., Maillard, D., Chevrier, T., Bastianelli, D., Verheyden, H., Loison, A. & Saïd, S. (2014) Intra- and interspecific differences in diet quality and composition in a large herbivore community. *PLoS ONE*, **9**, e84756.

Rémy, A., Le Galliard, J.F., Gundersen, G., Steen, H. & Andreassen, H.P. (2011) Effects of individual condition and habitat quality on natal dispersal behaviour in a small rodent. *Journal of Animal Ecology*, **80**, 929–937.

Revilla, E. & Wiegand, T. (2008) Individual movement behavior, matrix heterogeneity, and the dynamics of spatially structured populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **105**, 19120–19125.

Richard, E., Morellet, N., Cargnelutti, B., Angibault, J.M., Vanpé, C. & Hewison, A.J.M. (2008) Ranging behaviour and excursions of female roe deer during the rut. *Behavioural Processes*, **79**, 28–35.

Richard, E., Said, S., Hamann, J.-L. & Gaillard, J.-M. (2011) Toward an identification of resources influencing habitat use in a multi-specific context. *PLoS ONE*, **6**, 1–10.

Riotte-Lambert, L., Benhamou, S. & Chamaillé-Jammes, S. (2015) How Memory-Based Movement Leads to Nonterritorial Spatial Segregation. *The American Naturalist*, **185**. E103-16.

Root, T., Price, J., Hall, K. & Schneider, S. (2003) Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, **421**, 57–60.

Saïd, S., Gaillard, J.-M., Duncan, P., Guillon, N., Guillon, N., Servanty, S., Pellerin, M., Lefeuvre, K., Martin, C. & Van Laere, G. (2005) Ecological correlates of home-range size in spring–summer for female roe deer (*Capreolus capreolus*) in a deciduous woodland. *Journal of Zoology*, **267**, 301–308.

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**, 789–799.

Shaw, A.K. & Couzin, I.D. (2013) Migration or residency? The evolution of movement behavior and information usage in seasonal environments. *The American Naturalist*, **181**, 114–124.

Singh, N.J., Börger, L., Dettki, H., Bunnefeld, N. & Ericsson, G. (2012) From migration to nomadism: movement variability in a northern ungulate across its latitudinal range. *Ecological Applications*, **22**, 2007–2020.

Snyder, K.A. & Tartowski, S.L. (2006) Multi-scale temporal variation in water availability: Implications for vegetation dynamics in arid and semi-arid ecosystems. *Journal of Arid Environments*, **65**, 219–234.

Stopher, K. V., Nussey, D.H., Clutton-Brock, T.H., Guinness, F., Morris, A. & Pemberton, J.M. (2011) The red deer rut revisited: Female excursions but no evidence females move to mate with preferred males. *Behavioral Ecology*, **22**, 808–818.

Storms, D., Aubry, P., Hamann, J.-L., Saïd, S., Fritz, H., Saint-Andrieux, C. & Klein, F. (2008) Seasonal variation in diet composition and similarity of sympatric red deer *Cervus elaphus* and roe deer *Capreolus capreolus*. *Wildlife Biology*, **14**, 237–250.

Teitelbaum, C.S., Fagan, W.F., Fleming, C.H., Dressler, G., Calabrese, J.M., Leimgruber, P. & Mueller, T. (2015) How far to go? Determinants of migration distance in land mammals. *Ecology Letters*, **18**, 545–552.

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

Turchin, P. (1991) Translating foraging movements in heterogeneous environments into the spatial distribution of foragers. *Ecology*, **72**, 1253–1266.

Van Beest, F.M., Rivrud, I.M., Loe, L.E., Milner, J.M. & Mysterud, A. (2011) What determines variation in home range size across spatiotemporal scales in a large browsing herbivore? *Journal of Animal Ecology*, **80**, 771–785.

Van Moorter, B., Bunnefeld, N., Panzacchi, M., Rolandsen, C.M., Solberg, E.J. & Sæther, B.-E. (2013) Understanding scales of movement: animals ride waves and ripples of environmental change. *Journal of Animal Ecology*, **82**, 770–780.

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

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

Vanpé, C., Gaillard, J., Morellet, N., Kjellander, P., Liberg, O., Delorme, D. & Hewison, A.J.M. (2009) Age-Specific Variation in Male Breeding Success of a Territorial Ungulate Species, the European Roe Deer. *Journal of Mammalogy*, **90**, 661–665.

Wiens, J.A. (1976) Population responses to patchy environments. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **7**, 81–120.

Chapitre II.
Causes et conséquences de la tactique de multi-range en fonction de la croissance des végétaux

Chevreuils mâles dans différents habitats. Crédit photo : J. Joachim

Avant-propos

Dans le chapitre précédent, nous avons pu voir que la tactique de multi-range, tactique basée sur l'occupation de domaines vitaux sous-saisonniers (sfHR, Benhamou, 2014), est une tactique largement utilisée par le chevreuil et le cerf en Europe, pour faire face à la variation spatiotemporelle dans la distribution des ressources alimentaires dans l'environnement. En effet, un animal peut ajuster le nombre des sfHR qu'il va occuper ou la distance les séparant en fonction des conditions environnementales auxquelles il est soumis (*i.e.* hétérogénéité spatiale et prévisibilité temporelle des ressources). Mais, nous ne savons pas si cette tactique permet effectivement aux individus l'ayant adoptée de suivre la disponibilité des ressources alimentaires. Je me suis alors intéressée à la synchronisation entre tactique de multi-range et disponibilité des ressources alimentaires.

Il est maintenant admis que, pour un herbivore, la qualité des végétaux est optimale à un stade intermédiaire de croissance, puisque la digestibilité diminue avec l'augmentation de la maturation des plantes (Fryxell, 1991). Cette hypothèse est maintenant connue comme l'hypothèse de la maturation des ressources alimentaires (*Forage Maturation Hypothesis,* FMH) (Fryxell, 1991). Par la suite, il a été proposé que les individus migrateurs bénéficient d'un accès prolongé aux ressources de qualité, puisque les végétaux débutent leur croissance plus tardivement dans les milieux d'altitude ou à plus haute latitude (Johnstone *et al.*, 2002; Hebblewhite *et al.*, 2008). Les migrateurs vont ainsi être capables de 'surfer la vague verte' (*i.e.* suivre les ressources à un stade intermédiaire de croissance sur leur trajet de migration et dans leur domaine vital estival) et vont avoir un meilleur accès aux ressources de qualité qu'en demeurant dans leur domaine vital hivernal toute l'année (Bischof *et al.*, 2012).

L'accès à des ressources de qualité peut avoir des conséquences déterminantes sur certains composants de la valeur adaptative (*fitness*) des individus, puisqu'en ayant accès à des ressources de qualité, un animal va pouvoir investir davantage dans la croissance et la reproduction que s'il avait accès à des ressources de moins bonne qualité (Kunz & Orrell, 2004). Ainsi, le succès reproducteur d'un animal va dépendre de la qualité des ressources auxquelles il a accès (Pettorelli *et al.*, 2001).

Dans la première partie de ce chapitre, je teste l'hypothèse de la vague verte (*Green wave hypothesis,* GWH), à l'échelle de la tactique de multi-range. De façon

similaire à la migration, je pose l'hypothèse que la tactique de multi-range peut être une manière de suivre les ressources à un stade intermédiaire de maturation. Ainsi, je me suis posée les hypothèses suivantes : Si la tactique de multi-range est effectivement une tactique permettant de suivre la vague verte, le pic de croissance des végétaux devrait arriver plus tard dans le sfHR suivant comparé au précédent. Je m'attends également à ce que, tout comme la migration, les individus aient un meilleur accès aux ressources de qualité en occupant plusieurs sfHR que s'ils étaient restés dans le premier sfHR. Finalement, je m'attends à ce que les individus suivent la vague verte, non seulement en changeant de sfHR mais également dans leurs différents sfHR, en utilisant les ressources au moment du pic de croissance.

Dans la seconde partie de ce chapitre, j'examine en quoi la composition et les caractéristiques du paysage influencent le fait de pouvoir suivre la vague verte pour les individus et quelles sont les conséquences d'avoir accès ou non à des ressources de meilleure qualité en suivant la vague verte, en termes de succès reproducteur annuel, chez les femelles. Je m'attends donc à ce que la composition du domaine vital global des individus, en termes de types de ressources et d'hétérogénéité des ressources, influence le fait de suivre la vague verte. Je m'attends également à ce que les femelles qui ont un meilleur accès à des ressources de bonne qualité aient un succès reproducteur plus élevé que les femelles ayant un moins bon accès à des ressources de bonne qualité.

Dans ce chapitre, j'utilise des localisations GPS de 106 chevreuils de la population d'Aurignac, dans le Sud-ouest de la France. Dans cette population, une description du couvert végétal est faite chaque année et une estimation du succès reproducteur annuel de chaque femelle est également faite chaque année, me permettant de répondre aux questions abordées.

II. 1. Wave goodbye to the spring

Abstract

In order to maximize forage quality, herbivores track the peak of plant growth (*i.e.* springness, when plant growth is fastest), in order to obtain highly digestible and nutritive forage resources, also called the 'forage maturation hypothesis' (FMH). Migration is thought to be a response to the forage maturation hypothesis. Indeed, the migration journey is generally synchronous with the wave of peak plant growth between the winter and the summer range, so that individuals 'surf the green wave' and so benefit from peak resource availability for a longer period of time. At the within-seasonal scale, animals may adopt a multi-range tactic, dividing their seasonal home ranges in several sub-seasonal functional home ranges (sfHR) which are occupied for a few days to a few weeks. In an analogous way to migration, the use of several sfHR could be a way to track the green wave at a fine scale, within seasonal ranges. In this study, we investigated whether individuals use several sfHR in order to track the green wave, at the within-season temporal scale. We hypothesized that the spring flush should occur later in successive sfHR and that individuals should have better access in springness by switching sfHR than if they had stayed in their initial sfHR. Finally, we hypothesized that individuals should track the peak of plant growth along their entire movement trajectory (*i.e.* at each location). We obtained very limited support for this hypothesis as, contrary to what was expected, the change of sfHR did not always result in access to higher resource quality. First, springness did not always occur later in the current range compared to the previous one. Secondly, it appeared that some individuals tracked the green wave in terms of access to high quality resources when leaving their first sfHR, allowing them to maximize access to high quality resources, while others did not, which then minimize access to high quality resources. The multi-range tactic seems not only being a response to varying plant phenology, but to be driven by the needs or constraints of the individual, as food, safety or competition for example. Further analyses should focus on the divergence in behavioural tactics in resource tracking and the consequences of this discrepancy in life history traits.

II. 1. 1. Introduction

Movement permits animals to acquire different types of vital resources such as food, refuge or mates (Nathan *et al.*, 2008). For herbivores, movements are mainly driven by the distribution of predators and by plant availability, especially during the growing period. Plant digestibility decreases at high plant biomass, due to an increase of dietary fibre and defence component levels in plant tissues, making them poorly digestible (Blair *et al.*, 1977; Van Soest, 1987). In addition, the quantity of food intake is often limited by constraints, such as rumen capacity or digestive processes for example (Jones, 1972; Hirakawa, 1997). Herbivores have then to balance quantity and digestibility in order to maximise the rate of ingestion. The best way for individuals to maximize ingestion rate is to forage on plants at an intermediate stage of growth (*i.e.* the moment where the speed of growth is the highest, named here 'springness'), providing forage of high quality. This is known as the forage maturation hypothesis (FMH, Fryxell 1991; Drescher et al. 2006).

In seasonal environments, beyond access to food all year round (because of the presence of snow or water evaporation for example), seasonal migration allows individuals to exploit high quality forage resources in their summer range (Fryxell & Sinclair, 1988). In most cases, springness occurs later in the summer range, providing forage of higher quality than in the winter range (Johnstone *et al.*, 2002; Hebblewhite *et al.*, 2008). During the spring migration, according to the FMH hypothesis, individuals benefit from leaving their winter range at the beginning of the growing period to track springness along the migration route, reaching their summer range during the peak plant growing period. This pattern has been called 'surfing the green wave' at the origin of the 'green wave hypothesis' (GWH). This has been studied in several species from different groups, like for example red deer (*Cervus elaphus,* Bischof *et al.*, 2012), mule deer (*Odocoileus hemionus,* Aikens *et al.*, 2017), bighorn sheep (*Ovis Canadensis*), moose (*Alces alces*), bison (*Bison bison*) (Merkle *et al.*, 2016) and barnacle geese (*Branta leucopsis,* Shariatinajafabadi *et al.*, 2014).

The GWH provides several predictions (Bischof *et al.*, 2012). First, as enunciated before, springness should occur later in the summer range than in the winter range, since the peak of plant growth should be delayed in areas at higher altitude and/or latitude than in lowland areas which are occupied during winter

(Hebblewhite *et al.*, 2008). Second, migratory individuals should have a higher cumulative springness (*i.e.* the sum of springness experienced by individuals at the sites they visited during the growing period) than resident individuals, or if they had remained in their winter range all year round instead of migrating (Bischof *et al.*, 2012). In the case of perfect tracking of springness during migration, the speed of migration should be similar to the speed of plant growth between the winter range and the summer range, so that individuals experience the peak of springness during migration (Bischof *et al.*, 2012). When comparing residents and migratory individuals, it appears that residents are also able to track the green wave within their annual range, by performing within range selection of areas providing plants at an intermediate stage of growth (Hebblewhite *et al.*, 2008; Bischof *et al.*, 2012). This supposes that green-wave could be tracked not only during the migration route but also within individual ranges.

A previous study on roe deer (*Capreolus capreolus*) highlighted the presence of a within-seasonal movement tactic adopted by all individuals in several populations across Europe for both residents and migrants (Couriot *et al. Unpublished data*). This within-seasonal tactic, called the multi-range tactic, consists in the use of several spatiotemporally distinct sub-units within the seasonal range of individuals. Similarly, some authors found that several African herbivores used distinct foraging arenas (Cornélis *et al.*, 2011; Owen-Smith & Martin, 2015). These sub-units, called sub-seasonal functional home ranges (sfHR) (Benhamou, 2014), are occupied for several days to several weeks (Couriot *et al. Unpublished data*). The utilization of several sfHR could be a way to track resources in terms of plant phenology at a fine scale, within the growing season. In this study, we hypothesized that the multi-range tactic should provide access to springness for a longer period analogously to the GWH for migration. If the use of several sfHR is a tactic to track the green wave, then spring should arrive progressively later in consecutive sfHR. We also hypothesized that, by relocating and using several sfHR, individuals should have better access to springness than if they had remained in their first sfHR all the time, using only one sfHR. Finally, we hypothesized that individuals should maximize forage intake by tracking the peak of plant growth not only by changing sfHR, but also at finer scale, by exploring locations within their sfHR permitting to track the green wave.

II. 1. 2. Material and methods

II. 1. 2. a. Study area and GPS data

In this study, we analysed data from the roe deer population in Aurignac in the South-West of France (N 43°17, E 0°53), describes more in details in the part Matériels et méthodes III.2 (Fig. II.1).

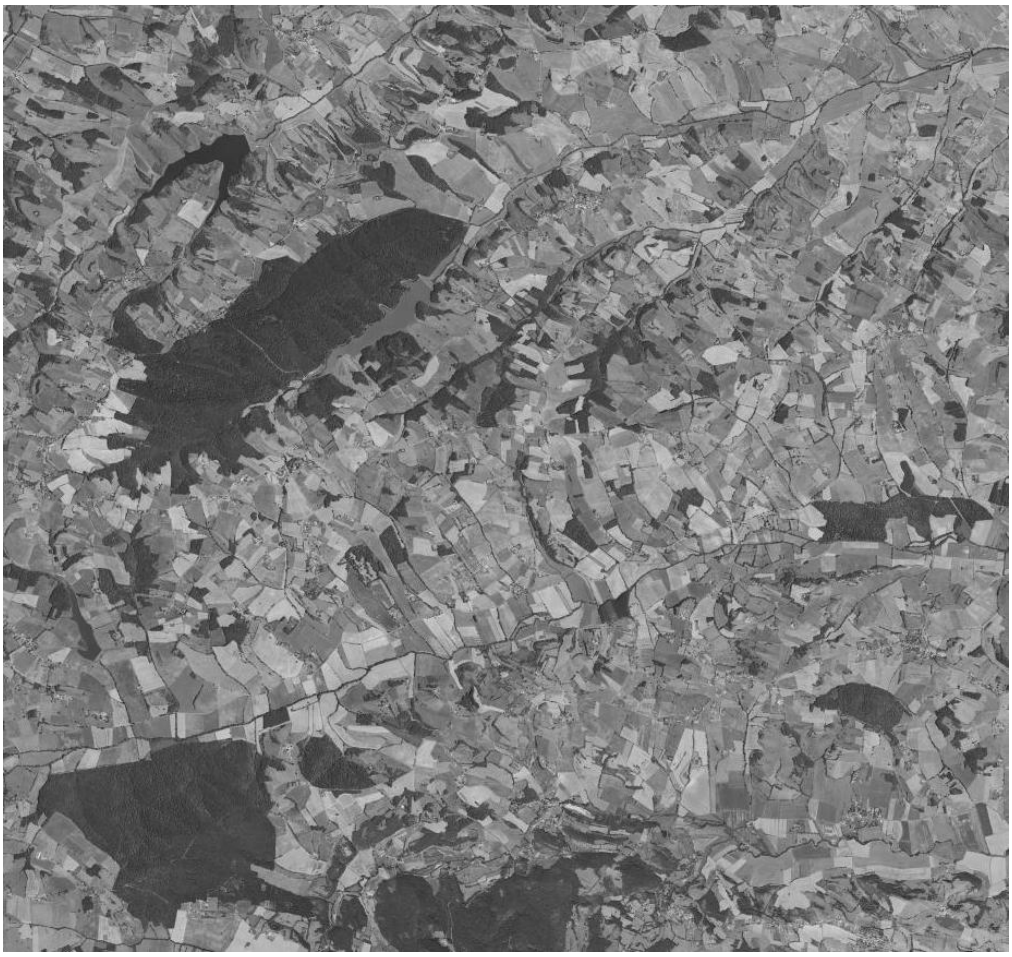


Fig. II.1: Aerial photography of the heterogeneous and agricultural study area, situated in the South-West of France.

Animals were captured between 2003 and 2012, during winter (*i.e.* January and February of each year). During these captures, animals were pushed into the nets by walkers before being removed from the nets and being placed in a wooden

retention box, providing darkness until the end of the capture event. All 106 individuals were weighed, sexed, marked with ear tags and equipped with GPS collars (Lotek GPS 3300 and Vectronic GPS Plus) programmed to acquire 4 locations per day. Individuals consisted of adult females (n=66) and adult males (n=40), of which 20 individuals (12 females and 8 males) exhibited migratory behaviour (*i.e.* a periodic movement between two distinct seasonal ranges at a larger scale and of longer duration than during their normal activities (Orr, 1970; Roshier & Reid, 2003; Dingle & Drake, 2007)).

II. 1. 2. b. Discrimination of individual movement tactics and detection of sub-seasonal functional home ranges

The main objective of this study was to examine if the occupation of different sub-seasonal functional home ranges occupied in the framework of the multi-range tactic permits individuals to surf the green wave. In order to discriminate the annual movement tactic of individuals, we performed the steps described in the part Matériels et méthodes IV.1 & IV.2. Then, for detecting sub-seasonal functional home ranges (sfHR, Benhamou, 2014), we followed the steps described in the part Matériels et méthodes IV.3.

II. 1. 2. c. Describing plant phenology

The normalized difference vegetation index (NDVI), reflecting changes in vegetation productivity, biomass and phenology (Pettorelli *et al.*, 2005b), is known to be related to species distribution, population dynamics and, at a finer scale, to habitat selection and animal movement (Pettorelli *et al.*, 2011). In order to infer plant phenology, we used smoothed weekly NDVI, provided by the University of Natural Resources and Life Sciences, Vienna (BOKU) (Vuolo *et al.*, 2012; Klisch & Atzberger,

2016), generated by the NASA Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer (MODIS).

The FMH states that herbivores should forage during the early stages of plant growth, since digestibility is negatively associated with plant maturation (Fryxell, 1991). It has been suggested that the highest forage quality occurs during the period when vegetation growth is the fastest (*i.e.* the maximum increase in NDVI) (Hamel *et al.*, 2009b). To obtain an index of the stage of plant growth at any time and any individual location, we derived the Instantaneous Rate of Green-up (IRG, Bischof *et al.*, 2012) from the NDVI, following the steps below.

As roe deer are more active during night-time than during daytime (Bonnot *et al.*, 2013, 2015; Stache *et al.*, 2013), to simplify the extraction of the measure of springness variation for each location, we only retained one location per day, *i.e.* the location closest to midnight, in order to take into consideration locations of resource acquisition. The main objective was to detect a link between plant phenology and movement among sfHR, we then focused on the growing period, retaining location data from the 15th of February to the 30th of June.

We obtained the annual NDVI time series for each individual's location and determined the associated double logistic function of scaled NDVI (between 0 and 1), using the nlme function in R. (Eq. II.1, Pinheiro and Bates 2000; Bischof et al. 2012). We then extracted and scaled (between 0 and 1) the first derivative of this function, representing the variation of springness at a given location over time (*i.e.* an index of the NDVI evolution over time) (Eq. II.2, Bischof et al. 2012). We obtained a daily value of springness for each individual's location during the overall period the animal was monitored. A value equal to 0 indexes zero growth rate while a value equal to 1 indexes the highest relative growth rate.

$$NDVI_t = \frac{1}{1+exp(\frac{xmidS_{NDVI}-t}{scalS_{NDVI}})} - \frac{1}{1+exp(\frac{xmidA_{NDVI}-t}{scalA_{NDVI}})} \qquad Eq.\ II.1$$

$$IRG_t = \frac{exp\,(\frac{t+xmidS_{NDVI}}{scalS_{NDVI}})}{2scalS_{NDVI}\,exp\left(\frac{t+xmidS_{NDVI}}{scalS_{NDVI}}\right)+scalS_{NDVI}\,exp\left(\frac{2t}{scalS_{NDVI}}\right)+scalS_{NDVI}exp\,(2\frac{xmidS_{NDVI}}{scalS_{NDVI}})} \qquad Eq.\ II.2$$

where $xmidS_{NDVI}$ is the time at which NDVI reachs half of its highest value for the scaled NDVI (*i.e.* the half of 1 = 0.5), $xmidA_{NDVI}$ is the time at which the NDVI decreased to half, $scalS_{NDVI}$ is the speed of increase and $scalA_{NDVI}$ is the speed of decrease of NDVI.

II. 1. 2. d. Space time matrix

We built a space time matrix of IRG for each individual (Bischof *et al.*, 2012). This matrix presents on the diagonal the actual trajectory of the individual, with the IRG the animal has truly experienced at each location, and the IRG, the animal would have experienced for each location at any time of the monitoring (see Matrix II.1).

Matrix II.1: Space time matrix, where rows represent space, that is the locations (ordered chronologically), and columns represent time. Cells contain IRG at each location and time. The diagonal draws the actual trajectory's IRG of the individual (*i.e.* the IRG it has experienced during its trajectory).

$$\begin{pmatrix} IRG(loc_1,t_1) & IRG(loc_1,t_2) & \dots & IRG(loc_1,t_n) \\ IRG(loc_2,t_1) & IRG(loc_2,t_2) & & IRG(loc_2,t_n) \\ \vdots & & \ddots & \\ IRG(loc_n,t_1) & IRG(loc_n,t_2) & & IRG(loc_n,t_n) \end{pmatrix}$$

II. 1. 2. e. Is movement among sfHR linked to change in resource phenology?

Date of springness in each sfHR

Since individuals are supposed to take advantage of the growing period by tracking resources at an intermediate stage of growth, we first hypothesized that springness should occur later in each sfHR compared to the previous one. To test this hypothesis, we determined the date of peak IRG (*i.e.* when IRG = 1) for each individual's location using the space time matrix. The date of peak IRG corresponds to the date when resources are of the best quality for herbivores. We averaged the date of peak IRG of all locations constituting each individual sfHR to obtain the mean date of peak IRG per individual sfHR (Eq. II.3).

$$mean\ date\ of\ peak\ IRG\ per\ sfHR = \frac{\sum_{i=1}^{n} t_{peak(loc_i)}}{n} \qquad Eq.\ II.3$$

where t_{peak} is the date at which the IRG is equal to 1 (*i.e.* the column of the space time matrix for which IRG = 1) at the location loc_i and n the number of locations within the sfHR (*i.e.* the row of the space time matrix).

Access to springness

We also expected that individuals should have better access to springness along their true trajectory, constituted of several sfHR, than if they had stayed in their initial sfHR. Then we calculated the mean IRG of all observed locations for each individual (*i.e.* the sum of the diagonal of the space time matrix divided by the number of locations), hereafter the true mean IRG, which gives an estimation of the total springness an individual experienced during the entire growing period. Following Bischof et al. (2012), we also calculated the mean IRG of 1,000 hypothetical trajectories through the space time matrix in the first sfHR for each individual, hereafter the hypothetical mean IRG. We calculated the hypothetical mean IRG by performing a random draw without replacement of rows of the space time matrix, through time (*i.e.* for the column one, we performed a random draw of rows without replacement before doing the same for the column two, and did the same until the last column).

Tracking the peak IRG

We expected that individuals should track the peak green-up during the growing period, not only among their sfHR but also within their sfHR. In other words, individuals should be at the location with the highest IRG value at each point of the growing season. While most authors investigated the mismatch between the date of peak plant growth and the day individuals occupied the location (Bischof *et al.*, 2012; Shariatinajafabadi *et al.*, 2014; Merkle *et al.*, 2016), we examined the possible loss of springness in comparison to the maximum feasible, to test whether

individuals occupied the best place at the best time of their true trajectory. To do that, we calculated the difference between the highest IRG value the individual would have experienced at a certain time in its current sfHR and the IRG it really experienced at the same time, hereafter "IRG loss" (Eq. II.4). We also calculated the difference between the highest IRG value the individual would have experienced at a certain time in its current sfHR and the minimum IRG it would have experienced at the same time, hereafter the extent of IRG (Eq. II.5)

$$Loss\ of\ IRG = IRG(loc_{max},t_i)\text{-}IRG(loc_i,t_i) \qquad Eq.\ II.4$$

$$Extent\ of\ IRG = IRG(loc_{max},t_i) - IRG(loc_{min},t_i) \qquad Eq.\ II.5$$

where $IRG(loc_i,t_i)$ is the effective IRG of the location occupied at time i, $IRG(loc_{max},t_i)$ the maximum IRG at time i and $IRG(loc_{min},t_i)$ the minimum IRG at time i.

II. 1. 2. f. Statistical analyses

Date of springness in each sfHR

We used the averaged date of peak IRG in each individual's sfHR and calculated the time difference between the mean date of peak IRG between consecutive sfHR and performed a sign test to test if springness occurred later in consecutive sfHR.

Access to springness

We test the hypothesis that individuals should have a better mean IRG along their true trajectory than if they had stayed in their first sfHR by calculating the probability for the hypothetical mean IRG to be higher than the actual mean IRG (Eq. II.6). A probability < 0.05 indicates that the individual experienced a better mean IRG along its true trajectory than if it had stayed in its first sfHR.

$$P(mean\ IRG) = \frac{n(hypothetical\ mean\ IRG > actual\ mean\ IRG)}{1000} \quad Eq.\ II.6$$

where *n(hypothetical mean IRG > actual mean IRG)* is the number of hypothetical trajectories for which the mean IRG was higher than the actual mean IRG the individual really experienced.

Tracking peak IRG

In order to test whether individuals follow the green wave within their sfHR, we investigated to what extent individuals diverged from the best trajectory they could have followed within each sfHR. For that, we regressed the loss of IRG at a specific time on the maximum extent of IRG at the same time within the current sfHR, for each individual. A slope close to 0 indicates that the individual chose locations with the highest IRG given the choice they had, while a slope close to 1 indicates that the individual chose the lowest IRG given the choice they had. In order to evaluate if the choice of an individual was better than a random choice, we compared the true slope to a slope based on random selection of IRG. To do that, for each individual-sfHR separately, we regressed the average loss of IRG at a specific time (*i.e.* mean of the differences between the highest IRG individual would have experienced within its current sfHR at a certain time and all other IRG at the same time) on the maximum extent of IRG at the same time within the current sfHR.

II. 1. 3. Results

Date of springness in each sfHR

The average date of peak IRG did not occur later in consecutive sfHR (p-value= 0.099, mean time difference between the date of peak IRG in consecutive sfHR = 0.47 ± 8 days, Fig. II.2). In more detail, all individuals taken together, peak IRG occurred later than in the previous one in 382 sfHR, while the peak IRG occurred earlier than in the previous one in 335 sfHR and was similar to the previous one in 95 sfHR. When looking individually, of the 106 individuals considered in this study, springness occured mostly later in the following sfHR for 45 individuals, while for 24 individuals, springness occurred mostly earlier in the following sfHR. Finally, for the 37 others springness occurred mostly neither before nor later in the following.

Access to springness

37 individuals, of the 106 studied experienced a higher mean IRG along their true trajectory than if they had remained in their initial sfHR. Indeed, for these individuals, the probability that the hypothetical IRG was higher than the true IRG was lower than 0.05 (Fig. II.3 a). However, 17 individuals experienced a lower mean IRG along their true trajectory than if they had stayed in their initial sfHR, since, for these individuals, the probability that the hypothetical IRG was higher than the true IRG was higher than 0.95 (Fig. II.3 b). Finally, for the other 52 individuals, they did not experience a significantly higher or lower mean IRG than if they had stayed in their initial sfHR (Fig. II.3 c).

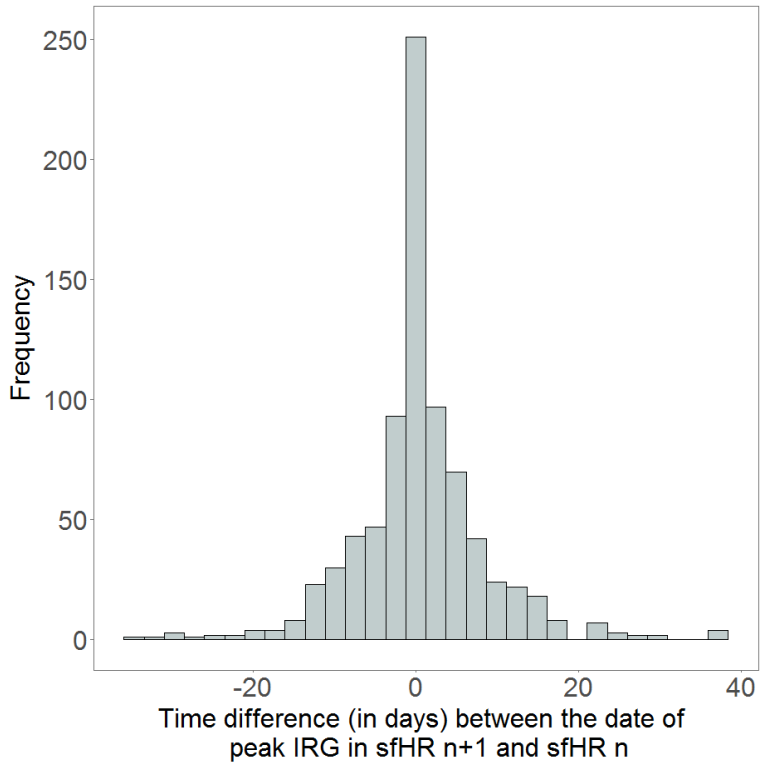


Fig. II.2: Distribution of the difference (in days) of the average date of peak green up between consecutive sfHR.

Following the peak IRG

In general, when comparing IRG of the actual trajectory of individuals with IRG of random trajectories, individuals did not selected locations that differ from random locations (median p-value=0.66 ± 0.29, Table II.1). Indeed, for 100 of the 106 individuals, effective IRG loss at each of the locations was not different from IRG loss of at locations along a random trajectory. The 6 other individuals expressed a slightly inferior choice than a random trajectory in terms of IRG within their sfHR (see example Fig. II.4).

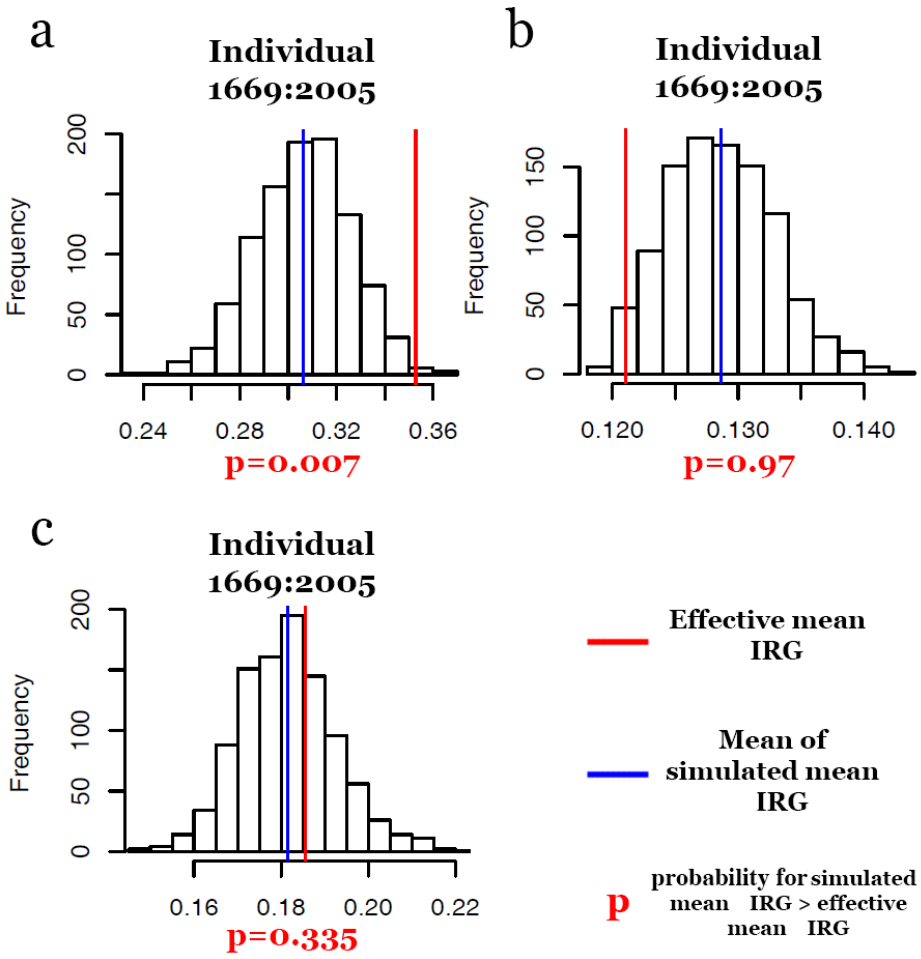


Fig. II.3: Distribution of the mean IRG of the 1000 simulated trajectories within the first sfHR of three individuals. The vertical line in red is the true mean IRG that the individual experienced, the vertical line in blue is the mean of the 1000 simulated mean IRG values and p is the probability that the simulated mean IRG values is higher than the true mean IRG. Example of an individual which maximized mean IRG along its true trajectory compared to the expected IRG if it had remained in its initial sfHR (a), an individual which minimized mean IRG (b) and an individual for which the true mean IRG was not significantly higher or lower than if it had remained in its initial sfHR (c).

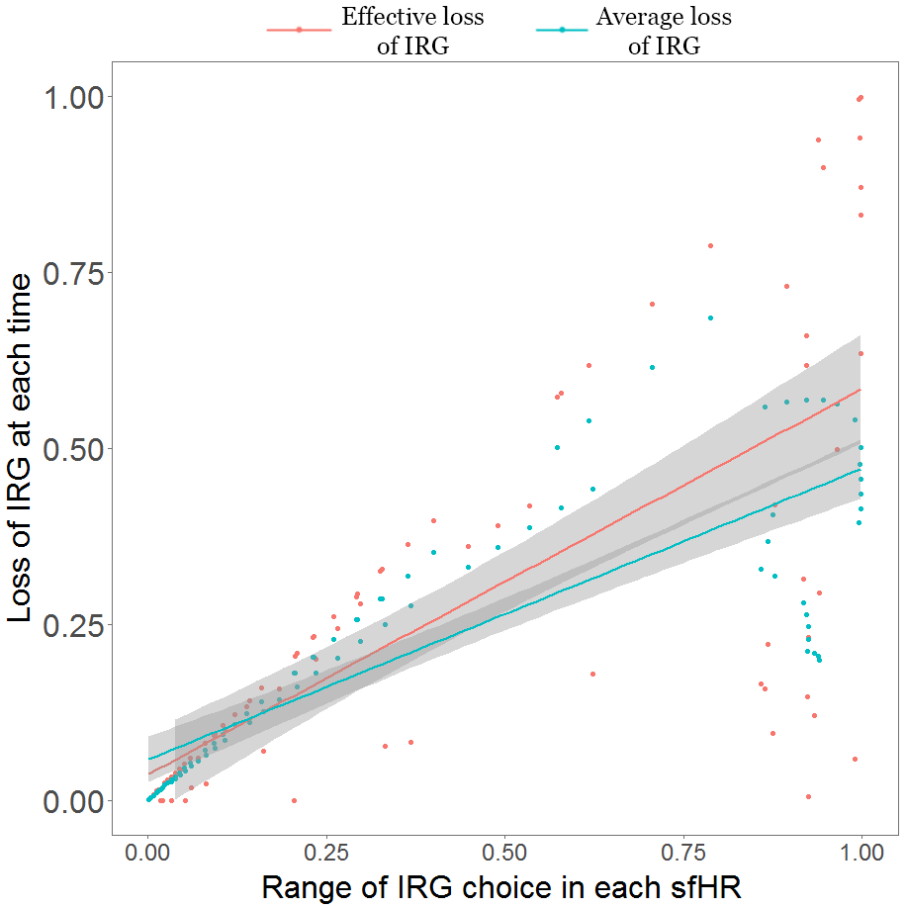


Fig. II.4: Example of regressions of effective IRG loss at a specific time point on the maximum extent of IRG at the same time in the current sfHR (in red) and of average IRG loss at a specific time on the maximum extent of IRG at the same time in the current sfHR (in blue) for the individual 1856:2010. Straight lines represent model predictions, grey areas are the associated 95% confidence intervals and points represent the observed data.

Table II.1: Summary of the test of the individual-specific slope for IRG loss at a specific time point as a function of the maximum extent of IRG, and of average IRG loss at a specific time point as a function of the maximum extent of IRG, at the same time in the current sfHR. The table contains individuals identity (individual:year), the F-statistic of the test of the slope (F-value) and the associated p-value.

id	F-value	p-value	id	F-value	p-value	id	F-value	p-value	id	F-value	p-value
1772:2008	44.065	1.961E-10	1708:2005	0.592	0.443	1763:2007	0.128	0.721	1717:2005	0.014	0.906
1670:2004	17.358	4.257E-05	1875:2011	0.531	0.467	1705:2005	0.106	0.745	1827:2011	0.010	0.920
1890:2012	8.343	4.211E-03	1696:2005	0.530	0.467	1922:2003	0.098	0.755	1743:2006	0.008	0.930
1777:2011	7.505	6.600E-03	1728:2006	0.497	0.481	1900:2012	0.098	0.755	1733:2006	0.007	0.931
1856:2010	4.589	3.358E-02	1731:2006	0.497	0.482	1901:2012	0.095	0.759	1685:2005	0.007	0.934
1789:2008	4.284	3.949E-02	1738:2006	0.462	0.497	1897:2012	0.088	0.767	1829:2010	0.005	0.944
1786:2008	3.658	5.696E-02	1712:2007	0.443	0.506	1801:2009	0.087	0.769	1752:2007	0.005	0.946
1782:2008	2.862	9.195E-02	1921:2003	0.427	0.514	1770:2008	0.086	0.769	1689:2005	0.004	0.947
1802:2009	2.423	0.121	1793:2009	0.396	0.530	1869:2011	0.082	0.775	1871:2011	0.004	0.948
1761:2007	2.371	0.125	1912:2012	0.386	0.535	1779:2008	0.078	0.780	1914:2012	0.003	0.955
1732:2006	2.339	0.128	1727:2006	0.369	0.544	1755:2007	0.078	0.780	1759:2007	0.001	0.973
1725:2006	1.813	0.179	1928:2005	0.366	0.546	1834:2010	0.077	0.781	1688:2005	0.001	0.980
1785:2008	1.769	0.185	1740:2006	0.365	0.546	1861:2011	0.071	0.790	1748:2007	0.001	0.982
1678:2004	1.661	0.199	1808:2009	0.346	0.557	1686:2005	0.071	0.791	1712:2005	0.000	0.990
1859:2011	1.501	0.222	1734:2006	0.344	0.558	1873:2011	0.062	0.804	1680:2005	0.000	0.995
1730:2006	1.491	0.223	1835:2011	0.337	0.562	1709:2005	0.058	0.809	1762:2007	0.000	1.000
1828:2010	1.423	0.234	1920:2003	0.285	0.594	1728:2011	0.057	0.811			
1774:2008	1.197	0.275	1882:2011	0.280	0.597	1807:2011	0.051	0.821			
1776:2008	1.113	0.292	1853:2010	0.273	0.602	1831:2010	0.043	0.836			
1894:2005	1.105	0.294	1874:2011	0.269	0.604	1865:2011	0.041	0.840			
1917:2012	1.047	0.307	1812:2009	0.260	0.611	1700:2005	0.039	0.843			
1713:2005	0.977	0.324	1883:2011	0.223	0.637	1780:2010	0.037	0.847			
1742:2006	0.970	0.326	1722:2006	0.197	0.657	1746:2007	0.031	0.859			
1837:2010	0.900	0.344	1903:2012	0.197	0.658	1744:2007	0.023	0.879			
1718:2006	0.865	0.353	1798:2006	0.191	0.663	1703:2005	0.022	0.884			
1710:2005	0.810	0.369	1857:2011	0.176	0.675	1669:2005	0.020	0.888			
1823:2010	0.767	0.382	1860:2011	0.154	0.695	1881:2011	0.017	0.898			
1758:2007	0.713	0.399	1848:2010	0.144	0.704	1721:2006	0.017	0.898			
1817:2011	0.638	0.425	1787:2010	0.143	0.706	1906:2012	0.015	0.901			
1849:2010	0.612	0.435	1726:2006	0.132	0.717	1739:2006	0.015	0.904			

II. 1. 4. Discussion

The forage maturation hypothesis states that herbivores should forage on plants during the intermediate growth stage, since at this stage they are expected to provide the best compromise between plant biomass and digestibility (Fryxell, 1991; Hebblewhite *et al.*, 2008). The 'green wave hypothesis' (GWH, Bischof *et al.*, 2012; Shariatinajafabadi *et al.*, 2014; Merkle *et al.*, 2016; Aikens *et al.*, 2017) predicts that migratory individuals leave their winter range and track this growth stage during their migratory trajectory in order to obtain the best possible forage while migrating as well as when they arrive in their summer range. In this study, we looked for an analogous pattern in the movements of animals among sub-seasonal functional home ranges, to examine if this movement tactic permits individuals to track springness. Contrary to our expectations, the sequential changes of sfHR did not seem to be linked to tracking the green wave at this smaller spatial scale.

Springness plays an important role in herbivore movements, which are driven by seasonality, at large spatiotemporal scales. Indeed, spring migration of several herbivore species is synchronized with the growing period of plants (Bischof *et al.*, 2012; Shariatinajafabadi *et al.*, 2014; Merkle *et al.*, 2016; Aikens *et al.*, 2017). However, we found in this study that, at a finer spatiotemporal scale, springness did not clearly seem to drive movements among sfHR. Notably, springness did not always occur later in successive sfHR. One possible explanation for this discrepancy is that the change of sub units used by individuals, the sub-seasonal functional home ranges, corresponds to a change in individual requirements which is not exclusively linked to forage maturation. Even though large herbivores, and particularly income breeders (sensu Jönsson, 1997), must forage extremely frequently, other essential requirements could have a higher priority during certain periods. For example, particularly during parturition, females need to trade-off risk avoidance against resource acquisition because they are more vulnerable during this period. As a result, in both moose and caribou (*Rangifer tarandus*), females move to birth sites that provide refuge, but potentially low food availability (Bowyer *et al.*, 1999; Barten *et al.*, 2001; McGraw *et al.*, 2014).When fawns are able to walk over longer distances and are less vulnerable, females again shift their range in order to use richer areas to offset energetic costs of lactation (McGraw *et al.*, 2014). Males may also be led to

switch sfHR independently of green wave tracking. Indeed, in this highly territorial species, the most competing males highly defend their territory from year to year and push less competing males out of it (Liberg *et al.*, 1998; Linnell & Andersen, 1998). Then, during the period of territoriality, occurring from March to late August (Liberg *et al.*, 1998; Vanpé *et al.*, 2009b), less territorial males are forced to relocate their range, sometimes several times, in order to avoid competition. Thus, the utilisation of several sfHR is not always a way to follow the green wave for roe deer but the reflection of the need to move in order to satisfy different requirements of the individual or because they are forced to.

While migration permits herbivores to track high quality resources during the growing period, in comparison, resident individuals should be disadvantaged by remaining in a single home range all year round. However, some authors suggested that, even if migratory individuals are advantaged in terms of forage quality compared to residents, resident individuals are still able to track spatio-temporal variation in plant maturation by performing fine-scale selection of resource patches in response to variation in plant phenology within their annual range (Hebblewhite *et al.*, 2008; Bischof *et al.*, 2012). Similarly, we expected individuals to perform within sub-seasonal home range selection of the best resources, by selecting locations with the highest rate of green-up. However, we found that the choice of locations within the home range did not differ from random in terms of the gain in springness. One potential explanation for this result could be that our measure of plant phenology based on NDVI provided information on the phenology of the entire plant community rather than specifically on plants ingested by roe deer. Furthermore, animals generally are faced with higher predation risk when using the sites of highest quality in terms of forage (Lima & Dill, 1990; Benhaiem *et al.*, 2008). Indeed, high forage quality are mainly provided by open habitats (Abbas *et al.*, 2011), but, these habitats are also the habitats where predation risk is higher, since humans are perceived as a threat by wild fauna (Frid & Dill, 2002; Stankowich, 2008). In the human dominated landscape of our study, roe deer should trade-off acquisition of resources for risk avoidance, leading to less intense selection for food-rich feeding sites, but high levels of safety. This behaviour has also been demonstrated in gerbils (*Gerbillus sp.*) and bottlenose dolphin (*Tursiops aduncus*), which restrained their movements in safe

habitats with few forage resources during periods when density of predators is high (Abramsky *et al.*, 1996; Heithaus & Dill, 2002).

Migratory individuals can access higher food quality in their summer range than if they remained in their winter range during summer (Bischof *et al.*, 2012). Analogically, but at a different spatiotemporal scale, the multi-range tactic could provide the same benefits. We then examined the advantage in terms of access to resources of good quality individuals earn when leaving the first sfHR they occupied, compared to if they had remained in this sfHR during all the growing period. We distinguished several tactics. First, in accordance with our expectations, by moving between sfHR, 35% of individuals were better able to access food resources at an intermediate stage of growth than if they had stayed in their initial location. This suggests that, similarly to migration, the multi-range tactic is a way for these individuals to surf the green wave and prolonged the access to resources at an intermediate stage of growth. However, surprisingly, 16% of individuals actually moved to a new area where conditions were worse in terms of resource quality compared to their initial location. This could, in fact, constitute two opposite behavioural tactics, one permitting to maximize access to growing resources, the other minimizing the access to growing resource, but potentially maximizing the access to another vital resource for individuals. Further analyses are necessary to understand whether these two opposing behaviours constitute true alternative behavioural tactics and the consequences this could have on life histories. In particular, a divergence in forage access could lead to divergence in fawns survival (Pettorelli *et al.*, 2005a).

Overall, our study provided rather weak and inconsistent support for the general premise that large herbivores should track the green wave. One potential explanation for this that our proxy of springiness was rough, as the NDVI pixel size (250 meters resolution) is large compared to the distance travelled by roe deer among sfHR (mean distance = 435 ± 636 meters) and compared to patch size in the landscape (mean patch surface area = 200 ± 1055 square meters). As a result, we did not have access to very fine-scale variation in resource quality. An alternative explanation could be that in this agricultural and extremely heterogeneous landscape, the stage of growth at which each plant is the most digestible for roe deer is not the same for all species. Indeed, for example, wheat provides the highest energy return at

maturation, while forbs provide the best nutritional intake at an intermediate stage of growth (Abbas *et al.*, 2011).

In conclusion, our study is one of the first studies to attempt to link fine scale animal movement with spatial variation in plant phenology. The increasing availability of high resolution data, for example, Landsat 8 generates NDVI at a 30 meter and 16 day resolution, to describe plant assemblages at finer spatial and temporal scales will provide powerful tools to understand the drivers of herbivore movements in heterogeneous landscapes. Future analyses should focus on variation in access to high quality resources among individuals and the consequences this could have on life histories.

II. 2. pourquoi maximiser l'accès à des ressources de bonne qualité ? et pour quelles conséquences ?

Faons de chevreuil. Photo prise à Gardouch (31).

Résumé

La migration permet d'accéder à des ressources à un stade précoce de développement, connues pour être facilement digestible et fournir un bon apport nutritif. A plus fine échelle mais de façon similaire, dans le chapitre précédent, nous avons testé si la tactique de multi-range permet aux individus de maximiser l'accès aux ressources de bonne qualité, comparé à s'ils étaient resté dans le même domaine vital sous-saisonnier (sfHR). Cette tactique consistant à occuper plusieurs sous-unités spatiales permet à certains individus d'accéder à de meilleures ressources, plutôt que s'ils étaient restés à leur point d'origine, mais semble en désavantager d'autres, avec des conséquences potentielles sur leurs traits d'histoire de vie. Dans la suite de cette étude, nous examinons les causes de cette variation individuelle dans la maximisation de l'accès aux ressources de bonne qualité, et les conséquences que cela peut avoir sur le succès reproducteur annuel des femelles. Nous nous attendons à une réponse fonctionnelle de la part des individus, à savoir que la composition de l'habitat du domaine vital des individus influence le fait de maximiser l'accès aux ressources de bonne qualité. Les caractéristiques individuelles (comme le sexe, la masse corporelle ou encore la tactique de mouvement) devraient aussi influer sur le fait de maximiser ou non l'accès aux ressources de bonne qualité. Finalement, nous nous attendons à ce que les femelles qui maximisent l'accès aux ressources de bonne qualité et/ou qui se trouvent dans un environnement de bonne qualité aient un meilleur succès reproducteur annuel que celles qui minimisent ou qui sont dans un environnement de moins bonne qualité. Les résultats sont partiellement en accord avec ces hypothèses, puisque la composition du domaine vital des individus, en termes de composition des habitats, n'affecte qu'en partie leur accès aux ressources de bonne qualité ; seule la densité de lisières entre milieu forestier et milieu ouvert est positivement corrélée avec l'accès aux ressources de qualité. De plus les individus ayant un comportement migratoire à l'échelle inter-saisonnière maximisent davantage l'accès aux ressources de bonne qualité que les individus résidents, de même, les individus occupant peu de sfHR maximisent davantage que ceux utilisant de nombreux sfHR. Cependant, le fait de maximiser ou non l'accès aux ressources de bonne qualité n'a aucune conséquence sur le succès reproducteur annuel des femelles, mais pourrait en avoir sur d'autres traits d'histoire de vie. Cette étude

souligne l'importance de la présence de lisières entre habitats forestiers et habitats ouverts dans le paysage, pour satisfaire les besoins des espèces d'écotone.

II. 2. 1. Introduction

En se déplaçant, un animal peut modifier les conditions environnementales auxquelles il est soumis (Van Moorter *et al.*, 2013). Le mouvement peut ainsi contribuer à augmenter la valeur adaptative d'un animal, si le nouvel habitat auquel il parvient fournit davantage les ressources nécessaires pour répondre à ses besoins actuels (*i.e.* ressources alimentaires, refuges, partenaires) (Nathan *et al.*, 2008; Owen-Smith *et al.*, 2010). La migration, par exemple, permet aux individus d'accéder à des ressources alimentaires de bonne qualité, puisqu'en gagnant leur domaine vital estival, les individus on accès à des ressources à un stade de croissance intermédiaire, correspondant à une vitesse de croissance maximale (*i.e.* pic de croissance), connues pour avoir une bonne qualité nutritive (Fryxell, 1991; Hebblewhite *et al.*, 2008). En effet, puisque le printemps est plus tardif, la croissance des ressources est retardée dans les régions d'altitude ou de latitude plus élevée par rapport aux zones de plus basse altitude ou latitude. Les individus migrateurs peuvent ainsi prolonger l'accès au printemps pour profiter des ressources de bonne qualité et donc de 'surfer la vague verte', comme cela a été démontré chez le cerf élaphe (*Cervus elaphus*), en Norvège (Bischof *et al.*, 2012). A contrario, si les individus étaient restés dans leur domaine vital hivernal durant la période estivale, les végétaux poursuivant normalement leur croissance et leur maturation avec accumulation de cellulose (Blair *et al.*, 1977; Van Soest, 1987), les ressources seraient devenues plus rapidement moins digestes et de moins bonne qualité.

Précédemment, nous avons cherché à comprendre à une échelle spatiotemporelle plus fine si l'utilisation de plusieurs domaines vitaux sous-saisonniers (sfHR) permettait de surfer la vague verte au sein des domaines vitaux saisonniers. En comparant l'accès réel aux ressources de bonne qualité qu'a eu un individu en quittant son premier sfHR par rapport à ce qu'il aurait eu en restant dans ce premier sfHR, nous avons mis en evidence des réponses contrastées. En effet, en quittant leur premier sfHR, certains individus ont maximisé l'accès aux ressources de bonne qualité, en accédant à des ressources au pic de croissance, tandis que d'autres ont minimisé l'accès aux ressources de bonne qualité en quittant leur premier sfHR. L'accès à des ressources de qualité permet de pallier les dépenses liées à la croissance d'un animal mais également celles liées à sa maintenance et à la reproduction. La

reproduction est un processus coûteux en énergie, et plus particulièrement chez les mammifères, qui dépensent beaucoup d'énergie dans la gestation et la lactation (Clutton-Brock *et al.*, 1989). Une espèce '*income breeder*' (en français « reproducteur à partir du revenu »), par opposition au '*capital breeder*' (en français « reproducteur à partir du capital »), ne fera pas de réserves énergétiques sur lesquelles il pourra compter pour palier les coûts de la reproduction. Puisqu'un income breeder va puiser dans les ressources nouvellement acquises pour se reproduire, il lui faudra avoir un apport supplémentaire au moment de la reproduction pour optimiser son succès reproducteur (Jönsson, 1997). Ainsi, le succès reproducteur d'un individu va en partie dépendre de la qualité des ressources auxquelles il a accès à ce moment précis, comme cela a été démontré chez le chevreuil (Pettorelli *et al.*, 2001).

Cependant, l'accès à des ressources de bonne qualité peut dépendre et être influencé par différentes conditions environnementales et individuelles. En effet, la composition de l'habitat dans lequel l'animal se trouve peut avoir un effet sur la disponibilité des ressources et ainsi se répercuter sur l'accès qu'il aura aux ressources. Pour un animal sélecteur, un milieu hétérogène fournira des ressources diverses et permettra potentiellement à l'animal de sélectionner les ressources de meilleure qualité (Hewison *et al.*, 2009; Abbas *et al.*, 2011). Dans un milieu risqué, un individu devra gérer un compris entre acquisition des ressources et évitement du risque, conduisant généralement à l'exploitation de ressources de moins bonne qualité mais lui prodiguant plus de sécurité, puisque les habitats contenant les ressources de bonne qualité sont généralement positivement corrélés aux lieux les plus exposés au risque (Agnew *et al.*, 2000; Stephens *et al.*, 2007; McArthur *et al.*, 2014). La condition de l'individu jouera également un rôle important dans le choix des ressources. En effet, les besoins énergétiques sont variables d'un individu à un autre, entrainant une utilisation des ressources potentiellement différente (Illius & Gordon, 1990).

Dans cette étude examinant une population de chevreuils dans le Sud Ouest de la France, nous cherchons à comprendre ce qui peut influencer la maximisation de l'accès aux ressources de bonne qualité et quelles en sont les conséquences concernant le succès reproducteur annuel des femelles. Concernant les facteurs pouvant influer sur la maximisation de l'accès aux ressources de bonne qualité, nous posons les hypothèses suivantes : 1/ la composition de l'habitat devrait influer sur le

fait de maximiser ou non l'accès aux ressources de bonne qualité. Nous supposons que si un individu dispose d'habitats de bonne qualité dans son domaine vital, il pourra davantage maximiser l'accès à ces ressources qu'un individu qui n'en a pas ou peu. En particulier : 1a/ si le domaine vital d'un animal contient une grande proportion de prairies naturelles, il aurait tendance à maximiser l'accès aux ressources de bonne qualité en surfant la vague verte, puisque c'est un milieu fournissant des ressources très nutritives pour le chevreuil, durant la période de croissance des végétaux (Morellet *et al.*, 2011; Abbas *et al.*, 2013) ; 1b/ la proportion de milieux risqués devrait affecter négativement la maximisation de l'accès aux ressources de bonne qualité, car les individus doivent gérer le compromis entre acquisition des ressources et évitement du risque ; 1c/ puisque le chevreuil est un animal sélecteur (Tixier & Duncan, 1996), la diversité d'habitats, en fournissant des ressources variées, devrait permettre à l'animal de surfer la vague verte et donc lui permettre de maximiser l'accès aux ressources de bonne qualité et 1d/ de façon similaire, le chevreuil étant un animal d'écotone (Tufto *et al.*, 1996), la densité de lisières devrait également favoriser la maximisation de l'accès aux ressources de bonne qualité, puisque les lisières lui faciliteraient l'accès à différentes ressources (Aulak & Babinska-Werka, 1990), alors qu'un animal ayant peu de lisières dans son domaine vital aurait un moins bon accès à des ressources de bonne qualité, et ne pourrait pas autant maximiser l'accès à ces ressources. 2/ Nous nous attendons également à ce que les individus les plus lourds maximisent plus que les individus les plus légers, car leurs besoins énergétiques sont plus élevés (Kleiber, 1932), ou car en maximisant l'accès à des ressources de bonne qualité ils peuvent stocker davantage que ceux qui minimisent (Hewison *et al.*, 2009). 3/ Nous nous attendons à ce que les femelles maximisent davantage que les mâles, pour compenser les dépenses énergétiques coûteuses liées à la reproduction (gestation, mise bas, lactation) (Clutton-Brock *et al.*, 1989; Linnell *et al.*, 1998b; Plard *et al.*, 2012), mais également car les mâles, étant territoriaux durant la majeure partie de l'année (Liberg *et al.*, 1998), sont contraints de défendre un territoire stable durant toute cette période, limitant potentiellement leur accès à des ressources de bonne qualité. 4/ Les individus manifestant un comportement migratoire devraient maximiser davantage l'accès à des ressources de bonne qualité, puisque la migration permet d'accéder à des ressources de meilleure qualité dans leurs domaine vital estival, leur permettant de surfer la vague verte durant leur trajet de migration et au sein de leur domaine vital

estival, alors que les individus résidents, ne changeant pas de domaine vital saisonnier, peuvent ainsi moins accéder à des ressources de bonne qualité (Fryxell & Sinclair, 1988; Bischof *et al.*, 2012). 5/ Ceux qui changent souvent l'emplacement de leur sfHR et/ou qui parcourent plus de distance pour le relocaliser peuvent potentiellement avoir accès à d'autres ressources et ainsi augmenter l'accès aux ressources de bonne qualité, comparé aux individus qui vont peu se déplacer entre sfHR. 6/ Finalement, les individus qui restent plus longtemps dans leur premier sfHR devraient avoir plus de difficultés à maximiser l'accès aux ressources de bonne qualité, en ayant potentiellement un retard par rapport à la vague verte.

Enfin, concernant les conséquences que peut avoir le fait de maximiser ou de minimiser l'accès aux ressources de bonne qualité sur les individus, nous posons les hypothèses suivantes : 7/ puisque l'acquisition de ressources de qualité semble être un facteur important dans la survie des jeunes, nous nous attendons à ce que les femelles qui maximisent l'accès aux ressources de bonne qualité en quittant leur premier sfHR aient un meilleur succès reproducteur annuel que celles qui minimisent l'accès aux ressources de bonne qualité. 8/ Finalement, puisque la qualité du milieu est déterminante dans la survie des jeunes, nous nous attendons aussi à ce que les femelles dans un milieu de bonne qualité aient un meilleur succès reproducteur annuel que les femelles se trouvant dans un milieu de moins bonne qualité.

II. 2. 2. Matériel et méthodes

II. 2. 2. a. Site d'étude et données GPS

Le site d'étude considéré est le même que précédemment. Pour les analyses réalisées dans cette partie, les 9 sites de capture classés en 3 catégories (*i.e.* type d'environnement) : environnement forestier, mixte et ouvert (Fig. IV. 8). Ces différentes catégories apportent un renseignement sur la qualité du milieu, les environnements ouverts fournissant des ressources de meilleure qualité que les environnements mixtes étant eux-mêmes de meilleure qualité que les environnements forestiers, selon une étude réalisée sur le même site d'étude. En

effet, dans cette étude, Hewison *et al.* (2009) ont mis en évidence que les chevreuils des environnements les plus ouverts avaient une meilleure condition que ceux des environnements les plus forestiers, grâce à une alimentation plus riche en azote et en phosphore.

Nous considérons les données de l'étude précédente, comprenant les localisations GPS de 106 individus de chevreuils, capturés à Aurignac lors de captures hivernales. Au cours de ces captures, les individus ont été pesés puis équipés de colliers GPS (voir partie Matériels et méthodes III). Les colliers GPS étaient dotés également d'un émetteur 'Very High Frequency' (VHF). L'émetteur VHF émet un signal radio pulsé, permettant de localiser l'animal manuellement à l'aide d'un récepteur radio, réglé sur la fréquence émise et d'une antenne. Nous avons également récupéré la matrice espace temps associée à chaque individu, comprenant la valeur d'*Instantaneous Rate of Green-up* (IRG) (*i.e.* une valeur de stade de croissance des ressources comprise entre 0 et 1, avec les valeurs proches de 1 indexant une vitesse de croissance maximale des ressources, et donc une très bonne qualité des ressources pour les herbivores (Bischof *et al.*, 2012; Rivrud *et al.*, 2016b)), pour chaque localisation et chaque date (voir Matrix II.1).

II. 2. 2. b. Maximisation de l'accès aux ressources de bonne qualité

Dans le but d'analyser plus en profondeur les différences interindividuelles observées précédemment (*i.e.* le fait de maximiser ou non l'accès aux ressources de bonne qualité en quittant le premier sfHR), nous calculons un indice relatif de maximisation de l'IRG durant la période de croissance des ressources (*i.e.* du 15 février au 30 juin), ci-après 'indice de maximisation'. Pour cela, nous soustrayons la valeur d'IRG moyen sur la trajectoire effective de chaque individu à la moyenne des valeurs d'IRG moyen sur les 1000 trajectoires simulées dans le premier sfHR de chaque individu. Ensuite, nous divisons cette différence par la moyenne des valeurs d'IRG moyen sur les 1000 trajectoires simulées dans le premier sfHR, afin de standardiser ces mesures et favoriser les comparaisons entre individus (eq. II.7). Des valeurs positives ou négatives révèlent respectivement un meilleur ou moins bon

accès aux ressources de bonne qualité sur la trajectoire individuelle effective par rapport au fait d'occuper uniquement le premier sfHR.

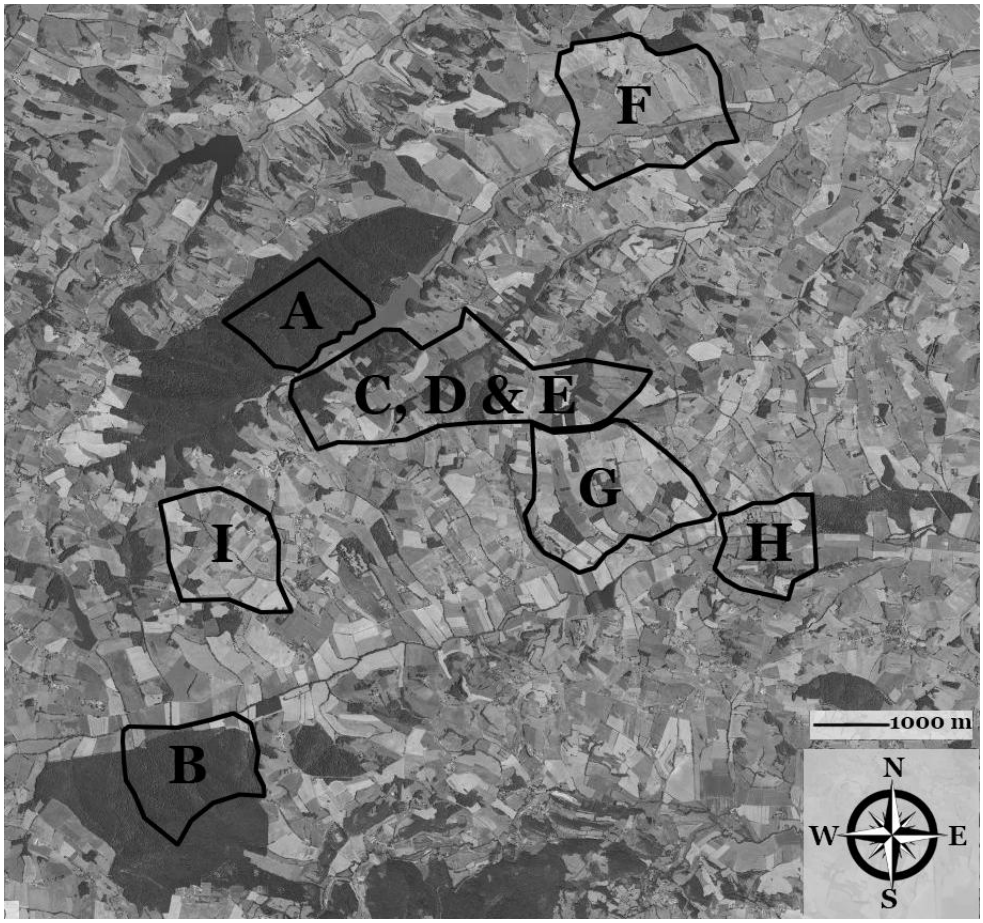


Fig. II.5 : Photographie aérienne du site d'étude, comprenant les 9 sites de capture classés en 3 catégories. Les sites A & B sont considérés comme des environnements forestiers, les sites C, D & E sont considérés comme des environnements mixtes et les sites F à I sont considérés comme des environnements ouverts et agricoles.

$$Indice\ de\ maximisation = \frac{IRG\ moyen_{effectif} - moyenne(IRG\ moyen_{simulé})}{moyenne(IRG\ moyen_{simulé})} \qquad Eq.\ II.7$$

avec, *IRG moyen* $_{effectif}$ la valeur d'IRG moyen sur la trajectoire effectif de l'individu et *moyenne(IRG moyen* $_{simulé}$*)* la moyenne des valeurs d'IRG moyen sur les 1000 trajectoires simulées dans le premier sfHR de l'individu.

Pour les individus considérés dans cette étude, l'indice de maximisation s'étend de -0.75 à 1.94 (médiane = 0.03 ± 0.43), se traduisant par une minimisation de 75% pour l'individu ayant l'indice le plus faible et, une maximisation de 194%, pour l'individu ayant l'indice le plus élevé, de l'accès aux ressources de bonne qualité comparé au fait d'occuper uniquement le premier sfHR (Fig. II.6).

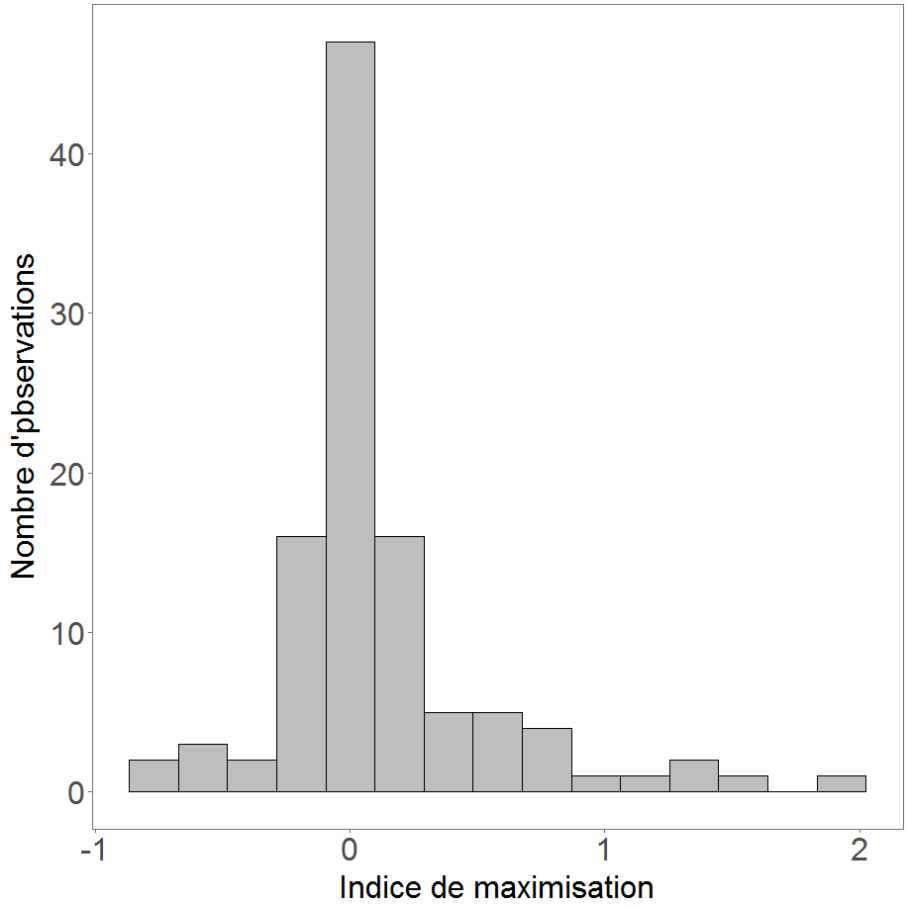


Fig. II.6 : Distribution de l'indice de maximisation de l'accès aux ressources de bonne qualité par rapport au fait d'occuper uniquement le premier sfHR.

II. 2. 2. c. Données environnementales

Pour tester l'hypothèse 1, selon laquelle la composition de l'habitat influencerait la maximisation de l'accès aux ressources de bonne qualité, nous calculons la diversité d'habitats, la proportion de prairies naturelles, cultures, milieu

forestier et habitats risqués ainsi que la densité de lisières dans les sfHR de chaque individu en suivant les méthodes détaillées dans la partie Matériels et méthodes V.2.

II. 2. 2. d. Succès reproducteur annuel des femelles

Nous considérons ici les femelles pour lesquelles nous disposons d'informations concernant le succès reproducteur à l'automne, correspondant à 54 femelles adultes. Pour indexer le succès reproducteur annuel des femelles, nous évaluons le nombre de faons par femelle suitée à l'automne. En effet, puisque la période critique de survie des faons de chevreuil s'étend sur le premier été, la survie estivale sera déterminante sur la survie des jeunes, donnant ainsi une bonne estimation du succès reproducteur annuel (Gaillard *et al.*, 1997). Afin de déterminer le nombre de faons par femelle suitée à l'automne, des observations visuelles sont faites chaque année pendant les mois d'octobre et de novembre. Les femelles, localisées grâce à leur émetteur VHF, font l'objet d'observations visuelles permettant de déterminer la présence et le nombre de faons présents avec la femelle. Ces relevés sont confirmés par des observations répétées sur chaque femelle au cours de cette période (3 observations par femelle dans la mesure du possible). Dans cette étude, 19 femelles ont un succès reproducteur annuel nul, 18 femelles ont 1 faon, 16 en ont 2 et seulement 1 femelle a 3 faons.

II. 2. 2. e. Condition des femelles

Chez le chevreuil la condition est fortement liée à la masse corporelle, puisqu'elle est relativement stable au cours de l'année et est connue pour influencer la fitness des individus (Gaillard *et al.*, 2000; Hamel *et al.*, 2009a). Mais sachant que la masse corporelle des individus est corrélée au type d'environnement (*i.e.* forestier, mixte ou ouvert) (Hewison *et al.*, 2009), la condition des femelles est calculée en corrigeant la masse corporelle par la moyenne des masses corporelles dans chaque type d'environnement (Eq. II. 8).

$$Condition = Masse\ corporelle - \frac{\sum_i^n masse\ corporelle}{n} j \qquad Eq.\ II.8$$

avec *n* le nombre total d'individus dans chaque type d'environnement *j*.

II. 2. 2. f. Analyses statistiques

Pour tester l'hypothèse selon laquelle la maximisation de l'accès aux ressources de bonne qualité dépendrait de la composition de leurs sfHR, nous expliquons l'indice de maximisation par : (1) la proportion de praires naturelles, (2) la proportion de milieux risqués, (3) la diversité d'habitats (SIDI), (4) la densité de lisières. Pour tester les hypothèses selon lesquelles la masse corporelle, le sexe, la tactique de mouvement annuelle et la tactique de mouvement intra-saisonnière aurait un effet sur la maximisation de l'accès aux ressources de bonne qualité, nous explorons le lien entre l'indice de maximisation et le sexe et la masse de l'individu, sa tactique annuelle de mouvement (résidence *vs* migration), la distance médiane parcourue entre les sfHR de chaque individu, le nombre de sfHR occupés durant la période considérée et la date de départ du premier sfHR.

Nous réalisons 4 jeux de modèles linéaires à effet mixte afin d'expliquer l'indice de maximisation en fonction de l'une ou l'autre des 4 variables environnementales et de l'ensemble des variables individuelles (distance médiane parcourue entre les sfHR, nombre de sfHR, date de départ du premier sfHR, tactique de mouvement annuelle), ainsi que de l'interaction entre le sexe et la masse corporelle. Nous considérons l'année comme variable aléatoire puisque nous disposons de données répétées selon l'année. Enfin, nous construisons les modèles découlant de chacun des modèles les plus complexes et réalisons une sélection de modèles en utilisant le critère d'information corrigé d'Akaike (AICc, Burnham and Anderson 2002) ainsi que le nombre de paramètres des modèles.

Nous nous attendons également à ce que les femelles qui maximisent le plus l'accès aux ressources de bonne qualité en quittant leur premier sfHR, comparé à si

elles y étaient restées, aient un meilleur succès reproducteur annuel, que les femelles qui minimisent. Finalement, nous posons l'hypothèse que la qualité du milieu affecte le succès reproducteur annuel des femelles. Pour tester ces prédictions nous construisons des modèles de régression logistique multinomiaux (clm, Christensen, 2015). Nous considérons le succès reproducteur annuel des femelles en trois modalités : 0 si la femelle n'a aucun faon, 1 si la femelle a un faon et 2 si la femelle a au moins 2 faons. Nous expliquons le succès reproducteur annuel par l'indice de maximisation et le type d'environnement où a été capturée la femelle (*i.e.* fermé, mixte ou ouvert). Ainsi, nous décrivons le succès reproducteur à l'aide d'une loi binomiale et construisons le modèle le plus complet incluant un effet additif de l'ensemble des variables explicatives. Nous ajoutons condition de la femelle dans le modèle puisqu'il est maintenant bien établi que celle-ci affecte le succès reproducteur des femelles (Gaillard *et al.*, 2000). Puis nous déclinons les modèles les plus simples et réalisons une sélection de modèles en utilisant le critère d'information corrigé d'Akaike (AICc, Burnham & Anderson, 2002).

II. 2. 3. Résultats

II. 2. 3. a. Variation de l'indice de maximisation de l'accès aux ressources de bonne qualité

Dans tous les jeux de modèles à l'exception de celui incluant la densité de lisières dans les sfHR, celui qui est retenu comprend la date de départ du premier sfHR, la tactique annuelle de mouvement et le nombre de sfHR occupés (AICc = 121.4, poids = 0.085 en moyenne, AICc modèle nul = 126.2). Contrairement à ce que l'on attend, ni la proportion de prairies naturelles, ni la proportion de milieux risqués, ni la diversité d'habitats n'a d'effet sur l'indice de maximisation de l'accès aux ressources de bonne qualité chez le chevreuil à Aurignac. En revanche, dans le dernier jeu de modèles, celui qui est retenu révèle que la densité de lisières dans les sfHR des individus agit sur l'indice de maximisation. Le modèle retenu correspond à la combinaison des deux modèles les plus parcimonieux, puisqu'ils sont similaires en termes d'AICc et de nombre de paramètres (AICc = 121.4, k = 6). Ainsi, la variation de

l'indice de maximisation est expliquée par la densité de lisières dans les sfHR des individus, la date de départ du premier sfHR, la tactique annuelle de mouvement et le nombre de sfHR occupés (AICc = 120.5, poids = 0.085, AICc modèle nul = 126.2, Table II.2).

Conformément à notre prédiction 1d, l'indice de maximisation augmente avec la densité de lisières dans les sfHR des individus. Un individu qui a une densité de lisières élevée (densité de lisières = 2400 m/ha) maximise de 25% son accès aux ressources de bonne qualité. Par contre, un individu qui n'a pas de lisières dans son domaine vital, ne maximise ni ne minimise pas l'accès aux ressources de bonne qualité (Table II.3 & Fig. II.7 a). Plus les individus quittent tard leur premier sfHR, et plus ils ont tendance à minimiser l'accès aux ressources de bonne qualité. En effet, un individu qui quitte son premier sfHR le 27 avril (soit 66 jours plus tard que celui qui a quitté le plus tôt son premier sfHR), maximise 1.5 fois moins qu'un individu qui quitte son premier sfHR le 22 février (Table II.3 & Fig. II.7 b). Comme attendu, les individus ayant un comportement migratoire maximisent leur accès aux ressources de bonne qualité de 30%, alors que les résidents ne maximisent que de 8% (Table II.3 & Fig. II.7 c). Enfin, contrairement à l'attendue 5, un individu qui occupe 13 sfHR minimise son accès aux ressources de bonne qualité de 13%, alors qu'un individu qui n'en occupe que 2 maximise de 30% son accès aux ressources de bonne qualité par rapport à s'il était resté dans son premier sfHR (Table II.3 & Fig. II.7 d).

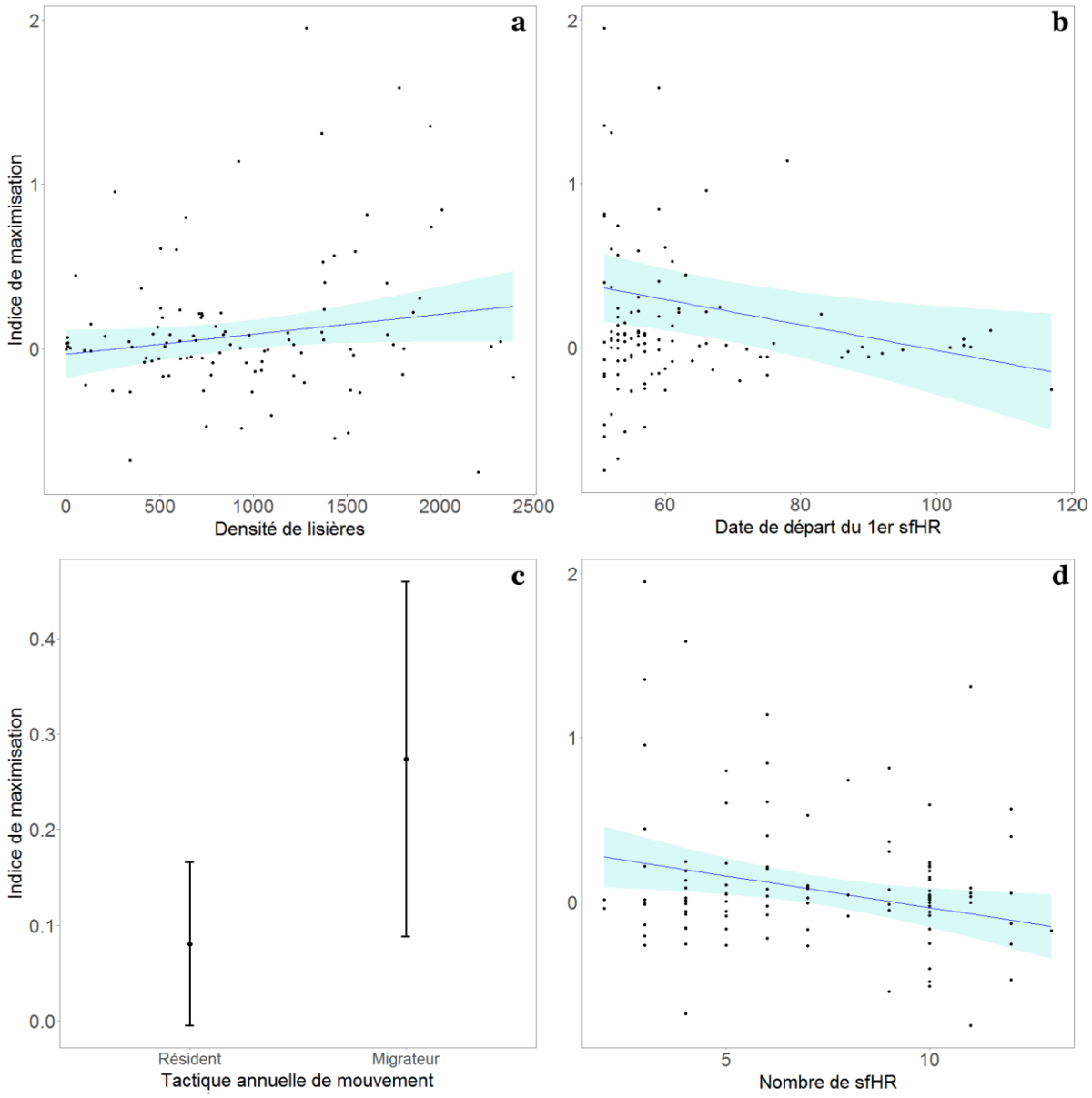


Fig. II.7 : Représentation graphique du meilleur modèle expliquant l'indice de maximisation de l'accès aux ressources de bonne qualité par la densité de lisières dans la totalité de leurs domaines vitaux sous-saisonniers (sfHR) (a), la date à laquelle ils ont quitté leur premier sfHR (b), leur tactique annuelle de mouvement (résidence *vs* migration) (c) et le nombre de sfHR qu'ils ont occupé durant la période considérée (d). Les droites représentent les prédictions du modèle, les aires bleues et les barres d'erreur sont les intervalles de confiance à 95% associés et les points représentent les valeurs observées.

Table II.2 : Jeux de modèles linéaires à effets mixtes de la relation entre variation de l'indice de maximisation de l'accès aux ressources de bonne qualité et chacune des variables environnementales parmi : proportion de prairies naturelles, proportion de milieux risqués, diversité des habitats (indice de diversité de Simpson, SIDI) dans les domaines vitaux sous-saisonniers (sfHR) des individus ; et le sexe, la masse corporelle, la date de départ du premier sfHR, la tactique annuelle de mouvement (migration vs résidence), le nombre de sfHR occupés et la distance médiane parcourue entre les sfHR comme effets fixes et l'année de suivi comme effet aléatoire. Les modèles ont été classés en se basant sur l'AICc et le poids de l'AICc (poids). Nous ne présentons ici que les modèles dont le ΔAIC ≤ 2 ainsi que le modèle de référence (modèle nul).

Modèles comprenant la proportion de prairies naturelles	**k**	**AICc**	**ΔAICc**	**poids**
Date de départ + tactique annuelle + nombre de sfHR	6	121.4	0	0.09
Date de départ + tactique annuelle + nombre de sfHR + distance médiane entre les sfHR	7	122.9	1.5	0.044
Date de départ + nombre de sfHR	5	123.1	1.7	0.04
Sexe + Date de départ + tactique annuelle + nombre de sfHR + tactique annuelle	7	123.1	1.7	0.039
Date de départ + nombre de sfHR + distance médiane entre les sfHR	6	123.4	2	0.034
1	3	126.2	4.8	0.008

Modèles comprenant la proportion de milieux risqués	**k**	**AICc**	**ΔAICc**	**poids**
Date de départ + tactique annuelle + nombre de sfHR	6	121.4	0	0.079
Date de départ + tactique annuelle + nombre de sfHR + distance médiane entre les sfHR	7	122.9	1.5	0.039
Date de départ + nombre de sfHR	5	123.1	1.7	0.035
Proportion d'habitats risqués + date de départ + tactique annuelle + nombre de sfHR	7	123.1	1.7	0.035
Sexe + Date de départ + tactique annuelle + nombre de sfHR + tactique annuelle	7	123.1	1.7	0.034
Date de départ + nombre de sfHR + distance médiane entre les sfHR	6	123.4	2	0.03
1	3	126.2	4.8	0.007

Modèles comprenant la diversité d'habitats (SIDI)	**k**	**AICc**	**ΔAICc**	**poids**
Date de départ + tactique annuelle + nombre de sfHR	6	121.4	0	0.085
Date de départ + tactique annuelle + nombre de sfHR + distance médiane entre les sfHR	7	122.9	1.5	0.042
Date de départ + nombre de sfHR	5	123.1	1.7	0.038
Sexe + Date de départ + tactique annuelle + nombre de sfHR + tactique annuelle	7	123.1	1.7	0.037
Date de départ + nombre de sfHR + distance médiane entre les sfHR	6	123.4	2	0.032
SIDI + date de départ + tactique annuelle + nombre de sfHR	7	123.4	2	0.031
1	3	126.2	4.8	0.008

Table II.2 (suite) : Jeux de modèles linéaires à effets mixtes de la relation entre variation de l'indice de maximisation de l'accès aux ressources de bonne qualité et la densité de lisières dans les domaines vitaux sous-saisonniers (sfHR) des individus ; et le sexe, la masse corporelle, la date de départ du premier sfHR, la tactique annuelle de mouvement (migration vs résidence), le nombre de sfHR occupés et la distance médiane parcourue entre les sfHR comme effets fixes et l'année de suivi comme effet aléatoire. Les modèles ont été classés en se basant sur l'AICc et le poids de l'AICc (poids). Nous ne présentons ici que les modèles dont le ΔAIC ≤ 2 ainsi que le modèle de référence (modèle nul).

Modèles comprenant la densité de lisières	**k**	**AICc**	**ΔAICc**	**poids**
Densité de lisières + date de départ + tactique annuelle + nombre de sfHR	7	120.5	0	0.085
Densité de lisières + date de départ + nombre de sfHR	6	121.4	0.9	0.042
Date de départ + tactique annuelle + nombre de sfHR	6	121.4	0.9	0.038
Densité de lisières + date de départ + nombre de sfHR + distance médiane entre les sfHR	7	121.6	1.1	0.037
Densité de lisières + date de départ + tactique annuelle + nombre de sfHR + distance médiane entre les sfHR	8	121.7	1.2	0.032
1	3	126.2	5.7	0.008

Table II.3 : Table du résumé du modèle linéaire à effets mixtes retenu pour expliquer la variation de l'indice de maximisation de l'accès aux ressources de bonne qualité.

	Variables explicatives			
	Densité de lisières	**Tactique de mouvement annuelle**	**Date de départ du 1er sfHR**	**Nombre de sfHR occupés**
Coefficient	0.07	0.19	-0.008	-0.04
sd	0.04	0.11	0.003	0.01

II. 2. 3. b. Conséquences de la variation de l'indice de maximisation de l'accès aux ressources de bonne qualité

Le succès reproducteur annuel des femelles ne dépend ni de l'indice de maximisation de l'accès aux ressources de bonne qualité, ni du type d'environnement où se trouve la femelle (AICc modèle nul = 0, poids = 0.409, Table II.4).

Table II.4 : Liste des modèles de régression logistique multinomiaux de la relation entre succès reproducteur annuel des femelles et indice de maximisation de l'accès au printemps, qualité du milieu et masse corporelle. Nous ne présentons ici que les modèles dont le ΔAIC ≤ 2 comprenant le modèle de référence (modèle nul).

Modèles	k	AICc	ΔAICc	Poids d'AICc
1	2	122.8	0	0.409
Indice de maximisation	3	123.7	0.93	0.257

II. 2. 4. Discussion

La migration permet aux herbivores de surfer la vague verte durant la période de croissance des végétaux, et d'accéder plus longtemps à des ressources de bonne qualité, qu'en occupant leur domaine vital hivernal toute l'année, à l'image des résidents (Bischof *et al.*, 2012; Shariatinajafabadi *et al.*, 2014; Merkle *et al.*, 2016). Dans cette étude, nous pouvons voir qu'à plus fine échelle (*i.e.* l'échelle intra-saisonnière), l'occupation de plusieurs domaines vitaux sous-saisonniers ne permet pas nécessairement de suivre la vague verte. En effet, lorsque les individus quittent leur premier sfHR certains maximisent l'accès aux ressources au moment de leur pic de croissance, par rapport à s'ils étaient restés dans leur premier sfHR, tandis que d'autres, au contraire, minimisent cet accès aux ressources de bonne qualité. Cette étude a pour but de comprendre cette variation interindividuelle dans la maximisation de l'accès aux ressources de bonne qualité lorsque les individus quittent leur premier sfHR. Nous montrons que cette variation dépend de la composition de l'habitat du domaine vital des individus lors de la période de

croissance des végétaux, de leur tactique de mouvement inter-saisonnière (*i.e.* migration *vs* résidence) et de leur tactique de mouvement intra-saisonnière (*i.e.* tactique de multi-range).

La composition de l'habitat influence de nombreux paramètres relatifs à l'acquisition des ressources, tels que la sélection de l'habitat ou la composition du régime alimentaire (Abbas *et al.*, 2011; Morellet *et al.*, 2011). De façon similaire, la composition de l'habitat dans le domaine vital global des individus aurait un effet sur la maximisation de l'accès aux ressources de bonne qualité lorsqu'ils quittent leur premier sfHR. Cependant, la proportion de milieux risqués dans les sfHR des individus n'a pas d'influence sur le fait de maximiser ou non l'accès aux ressources de bonne qualité. Les individus ont la possibilité de sélectionner des patchs d'alimentation au sein de leur domaine vital, dans le but d'éviter le risque de prédation tout en trouvant des ressources de bonne qualité dans les sfHR, comme cela a été démontré chez le cerf élaphe (Hebblewhite & Merrill, 2007, 2009). De même, les individus ayant une grande diversité d'habitats dans leurs sfHR ne maximisent pas l'accès à des ressources de bonne qualité, tout comme ceux ayant une grande proportion de prairies naturelles dans leurs sfHR. La densité de lisières dans le domaine vital des individus, quant à elle, a un effet positif sur la maximisation de l'accès aux ressources de bonne qualité. Le chevreuil est un animal d'écotone (Tufto *et al.*, 1996), c'est-à-dire qu'il nécessite d'accéder à différents habitats pour s'alimenter et se réfugier (Huggett & Cheesman, 2002). Plus la densité de lisières sera importante, plus le chevreuil aura la possibilité d'accéder à des ressources différentes et donc des ressources de bonne qualité, étant donné que les lisières représentent l'interface entre deux habitats, ici l'habitat forestier, fournissant les zones de refuge et les habitats ouverts, fournissant des ressources de bonne qualité (Abbas *et al.*, 2011). De plus, les lisières comportent une grande diversité spécifique des végétaux, ayant une phénologie différente, permettant de suivre la vague verte (Clark & Gilbert, 1982; Armstrong *et al.*, 2016). De façon similaire, d'autres études ont démontré l'importance des lisières pour le chevreuil, puisque la taille du domaine vital est inversement corrélée à la qualité des ressources le composant et que les individus ayant une densité de lisières importante avaient des domaines vitaux plus petits que ceux des individus ayant peu de lisières dans leur domaine vital (Saïd & Servanty, 2005; Lovari *et al.*, 2017).

Nous mettons également en évidence que les individus qui expriment un comportement migratoire maximisent davantage l'accès aux ressources de bonne qualité que les individus ayant un comportement de résidence. La migration printanière est connue pour permettre l'accès à des ressources à un stade précoce de développement, et donc favorables nutritivement (Bischof *et al.*, 2012). De plus, les mouvements migratoires permettent aux individus de changer leur niche écologique (*i.e.* la composition de leur domaine vital) en parcourant de grandes distances (Peters *et al.*, 2017), leur prodiguant un potentiel accès à d'autres types de ressources et leur permettant de maximiser l'accès aux ressources de bonne qualité. Alors qu'un résident ne pourra accéder qu'aux ressources disponibles dans son domaine vital, ne le laissant pas maximiser l'accès aux ressources de bonne qualité autant que s'il avait changé de localité.

A plus fine échelle, nous nous attendons à ce que le changement de sfHR reflète un changement de niche écologique et un potentiel accès à des ressources de bonne qualité. Cependant, les individus qui se déplacent souvent (*i.e.* qui changent souvent de sfHR), et ainsi qui changent éventuellement la composition de l'habitat de leur sfHR, ont tendance à minimiser l'accès aux ressources de bonne qualité. Le chevreuil étant solitaire la majeure partie de l'année (Hewison *et al.*, 1998), dû à la territorialité des mâles et l'isolement des femelles lors de la mise bas et de la période qui en suit, les individus les moins compétitifs seraient amenés à se déplacer souvent, car chassés par les individus les plus dominants (Liberg *et al.*, 1998; Maublanc *et al.*, 2012), révélant un accès limité aux ressources de bonne qualité. Une autre explication serait que l'indice de croissance des ressources calculé ici (IRG) ne reflète pas le stade de croissance optimal pour toutes les espèces végétales. En effet, tandis que certains végétaux sont disponibles durant le pic de croissance pour le chevreuil, comme ceux présents dans les prairies naturelles, d'autres ne le sont qu'une fois arrivés à maturation, comme le blé par exemple (Abbas *et al.*, 2011). Ainsi, plus tard dans la saison, les individus peuvent accéder à des ressources disponibles et de bonne qualité, sans pour autant se synchroniser avec le pic de croissance des ressources, diminuant l'indice de maximisation de l'accès aux ressources de bonne qualité. En début de saison (*i.e.* entre février et mai), au contraire, les ressources disponibles sont optimales durant leur pic de croissance (Abbas *et al.*, 2013). Il est donc important pour les individus de quitter au plus tôt leur premier sfHR pour suivre la vague verte

à ce moment. Nos résultats vont dans ce sens puisque les individus qui quittent tôt leur premier sfHR maximisent davantage l'accès aux ressources de bonne qualité que ceux qui restent plus longtemps dans leur premier sfHR. Puisqu'après le pic de croissance, la qualité des végétaux diminue rapidement, un individu qui ne quitte pas son premier sfHR au début du printemps aura un retard sur la vague verte et il lui sera difficile d'acquérir autant de ressources de bonne qualité qu'un individu qui a surfé la vague verte dès le début du printemps (Armstrong *et al.*, 2016).

Le fait de maximiser ou non l'accès aux ressources de bonne qualité n'a pas de conséquences sur le succès reproducteur annuel des femelles de cette étude. Comme dit précédemment, les ressources ne sont pas toujours disponibles pendant le pic de croissance, mais sont parfois disponibles et procurent un apport nutritif plus avantageux à maturation plutôt que pendant leur pic de croissance (Abbas *et al.*, 2011). Il faut aussi noter que d'autres facteurs sont susceptibles d'affecter la survie juvénile. Parmi ces facteurs, la prédation est la première cause de mortalité chez les faons d'ongulés, suivie de près par la fauche et la récolte des cultures (White *et al.*, 1987; Whittaker & Lindzey, 1999; Jarnemo, 2002; Vreeland *et al.*, 2004). Les femelles doivent gérer un compromis entre acquisition des ressources et évitement du risque. En effet, il a été démontré chez l'élan (*Alces alces*) et le caribou (*Rangifer tarandus*) que les femelles déplaçaient leur domaines vitaux au moment de la mise bas, dans le but de rejoindre des zones procurant plus de refuges mais des ressources alimentaires de moins bonne qualité (Bowyer *et al.*, 1999; Barten *et al.*, 2001; McGraw *et al.*, 2014). De façon similaire, les chevrettes pourraient changer de sfHR au moment de la mise bas, recherchant des zones de refuge, ce qui aurait pour conséquence de diminuer leur accès à des ressources de bonne qualité. La date de naissance est également une caractéristique importante affectant la survie des jeunes, puisqu'un jeune qui naît tôt, peut bénéficier des ressources en début de maturation au printemps, lui laissant ainsi plus de chances de survie qu'un jeune qui naît tard, au moment où la qualité des ressources va commencer à décroître (Plard *et al.*, 2015). Ainsi, même si la femelle ne maximise pas l'accès aux ressources de bonne qualité en quittant son premier sfHR plutôt que si elle y était restée, un faon qui naît tôt peut davantage bénéficier de ressources de qualité, qu'un faon qui naît tard d'une mère qui maximise l'accès aux ressources de qualité. Ces facteurs ayant des conséquences considérables sur la survie des jeunes peuvent masquer l'effet de la maximisation de

l'accès à des ressources de bonne qualité, de la qualité du milieu et de la condition de la mère, sur le succès reproducteur annuel. Il serait donc intéressant de voir les conséquences que peut avoir la maximisation de l'accès aux ressources de qualité sur d'autres composantes de la fitness des individus, tel que l'âge à la première reproduction par exemple (Franklin *et al.*, 2000).

Pour conclure, il existe une variabilité dans l'accès aux ressources de bonne qualité selon la composition de l'habitat. Cependant, nous n'avons pas détecté d'impact de cette variabilité dans l'accès aux ressources de qualité sur le succès reproducteur du chevreuil. Plusieurs éléments peuvent masquer l'effet de l'environnement sur l'accès aux ressources de qualité et les conséquences que cela peut avoir, en termes de succès reproducteur. D'une part, l'IRG ne reflète pas nécessairement le stade de croissance des végétaux optimal pour l'alimentation des herbivores, d'autant plus dans un paysage dominé par l'agriculture. D'autre part, il existe une différence de résolution entre le NDVI disponible et le mouvement entre sfHR ou la taille des patchs du site d'étude. Cette étude permet tout de même de souligner l'importance des lisières pour permettre aux herbivores de maximiser l'accès aux ressources de bonne qualité. Cette étude confirme donc qu'il est primordial de conserver des milieux bocagés et des haies dans le paysage, puisque ces éléments sont favorables à toutes les espèces herbivores d'écotone, comme le cerf par exemple (Bobek *et al.*, 1984) ou d'autres espèces plus sensibles. Il serait intéressant d'examiner l'impact que peut avoir la variabilité dans l'accès aux ressources de bonne qualité sur d'autres traits d'histoire de vie tels que l'âge à la première reproduction par exemple.

Limites et perspectives

Dans ce chapitre, je me suis intéressée à la synchronisation entre la tactique de multi-range et la disponibilité des ressources de bonne qualité (*i.e.* la croissance des végétaux à un stade intermédiaire). Les résultats ne confirment pas l'hypothèse selon laquelle la tactique de multi-range permettrait de suivre les ressources de bonne qualité. En effet, il ne semblerait pas que la croissance des végétaux apparaisse plus tard dans le sfHR suivant comparé au précédent et les individus ne semblent pas synchroniser leur trajectoire avec la disponibilité des ressources de bonne qualité. Cependant, en regardant le gain, en termes d'accès aux ressources de bonne qualité, qu'obtiennent les individus en occupant plusieurs sfHR comparé à s'ils étaient restés dans leur premier sfHR, il semblerait qu'il y ait des différences, marquées par deux extrêmes, d'un côté les individus qui maximisent beaucoup l'accès aux ressources de bonne qualité en occupant plusieurs sfHR plutôt qu'en restant dans leur premier sfHR et de l'autre, ceux qui minimisent leur accès aux ressources de bonne qualité.

Ces analyses sont encore exploratoires et sont limitées par la résolution spatiale et temporelle actuelle des descripteurs de l'environnement. En effet, il faut noter que les chevreuils parcourent, en moyenne, 435 mètres entre leurs sfHR et que la résolution spatiale du NDVI (variable utilisée pour calculer la croissance des ressources et donc indexer la qualité des ressources) est de 250 mètres. Ainsi, pour les individus qui se déplacent le moins loin, il est possible que l'on ne soit pas en mesure d'identifier une variation dans la croissance des ressources entre deux sfHR successifs. Les technologies ne font que progresser et la technologie Landsat 8, disponible depuis 2013, permet d'ores et déjà de suivre la croissance des végétaux avec une résolution spatiale de 30 m. Par la suite, il faudrait tirer parti de ces données pour analyser plus précisément le lien entre la tactique de multi-range et la croissance des végétaux.

Dans la deuxième partie de ce chapitre, je me suis intéressée à ce qui pouvait être à l'origine des différences interindividuelles, en termes d'accès aux ressources de bonne qualité, et les conséquences qu'elles pouvaient avoir sur le succès reproducteur annuel des chevrettes. Les résultats montrent que la composition du domaine vital global des individus, ainsi que le nombre de sfHR que les individus occupent, ont un effet sur le fait de maximiser ou de minimiser l'accès aux ressources de bonne qualité.

Mais finalement, ces différence de maximisation d'accès aux ressources de bonne qualité n'impactent pas le succès reproducteur des femelles. Le succès reproducteur annuel correspond ici aux nombre de faons ayant survécu jusqu'à 4 mois. La survie précoce est impactée par un grand nombre de facteurs, dont la prédation (Whittaker & Lindzey, 1999; Jarnemo, 2004; Vreeland *et al.*, 2004). Ainsi, il serait intéressant de reproduire ces analyses en considérant d'autres composants de la valeur adaptative des individus, tel que l'âge à la première reproduction, qui pourrait être obtenu en ayant un suivi de chaque individu, depuis la naissance, et en effectuant des analyses génétiques permettant d'établir un pédigrée de la population afin de pouvoir déterminer la descendance de chaque individu. Il serait également intéressant d'étudier l'impact de l'accès aux ressources de bonne qualité sur la sénescence des individus, que l'on pourrait estimer en ayant un suivi des individus sur toute leur vie et de sa descendance.

II. 3. Références

Abbas, F., Morellet, N., Hewison, A.J.M., Merlet, J., Cargnelutti, B., Lourtet, B., Angibault, J.-M., Daufresne, T., Aulagnier, S. & Verheyden, H. (2011) Landscape fragmentation generates spatial variation of diet composition and quality in a generalist herbivore. *Oecologia*, **167**, 401–411.

Abbas, F., Picot, D., Merlet, J., Cargnelutti, B., Lourtet, B., Angibault, J.M., Daufresne, T., Aulagnier, S. & Verheyden, H. (2013) A typical browser, the roe deer, may consume substantial quantities of grasses in open landscapes. *European Journal of Wildlife Research*, **59**, 69–75.

Abramsky, Z., Strauss, E., Subach, A., Kotler, B.P. & Riechman, A. (1996) The effect of barn owls (Tyto alba) on the activity and microhabitat selection of Gerbillus allenbyi and G. pyramoidum. *Oecologia*, **105**, 313–319.

Agnew, P., Koella, J.C. & Michalakis, Y. (2000) Host life history responses to parasitism. *Microbes and Infection*, **2**, 891–896.

Aikens, E.O., Kauffman, M.J., Merkle, J.A., Dwinnell, S.P.H., Fralick, G.L. & Monteith, K.L. (2017) The greenscape shapes surfing of resource waves in a large migratory herbivore. *Ecology Letters*, **20**, 741–750.

Armstrong, J.B., Takimoto, G., Schindler, D.E., Hayes, M.M. & Kauffman, M.J. (2016) Resource waves: Phenological diversity enhances foraging opportunities for mobile consumers. *Ecology*, **97**, 1099–1112.

Aulak, W. & Babinska-Werka, J. (1990) Use of agricultural habitats by roe deer inhabiting a small forest area. *Acta Theriologica*, **35**, 121–127.

Barten, N.L., Bowyer, T.R. & Jenkins, K.J. (2001) Habitat Use by female caribou: Tradeoffs associated with parturition. *Journal of Wildlife Management*, **65**, 77–92.

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**, 611–618.

Benhamou, S. (2014) Of scales and stationarity in animal movements. *Ecology letters*, **17**, 261–272.

Bischof, R., Loe, L.E., Meisingset, E.L., Zimmermann, B., Van Moorter, B. & Mysterud, A. (2012) A migratory northern ungulate in the pursuit of spring: jumping or surfing the green wave? *The American Naturalist*, **180**, 407–424.

Blair, R.M., Short, H.L. & Epps, E.A.J. (1977) Seasonal nutrient yield and digestibility of deer forage from a young pine plantation. *Journal of Wildlife Management*, **41**, 667–676.

Bobek, B., Boyce, M.S. & Kosobucka, M. (1984) Factors affecting red deer (Cervus elaphus) population density in southeastern Poland. *The Journal of Applied Ecology*, **21**, 881–890.

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**, 185–193.

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**, 105–114.

Bowyer, R.T., Van Ballenberghe, V., Kie, J.G. & Maier, J.A.K. (1999) Birth-site selection by Alaskan moose: maternal strategies for coping with a risky environment. *Journal of Mammalogy*, **80**, 1070–1083.

Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002) *Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach* (2nd ed), (ed. by K.P. Burnham and D.R. Anderson) Springer.

Christensen, R.H.B. (2015) *Analysis of ordinal data with cumulative link models—estimation with the ordinal package*.

Clark, A.T.P. & Gilbert, F.F. (1982) Ecotones as a measure of deer habitat quality in central Ontario. *Journal of Applied Ecology*, **19**, 751–758.

Clutton-Brock, T.H., Albon, S.D. & Guinness, F.E. (1989) Fitness costs of gestation and lactation in wild mammals. *Nature*, **337**, 260–262.

Cornélis, D., Benhamou, S., Janeau, G., Morellet, N., Ouedraogo, M. & de Visscher, M.-N. (2011) Spatiotemporal dynamics of forage and water resources shape space use of West African savanna buffaloes. *Journal of Mammalogy*, **92**, 1287–1297.

Couriot, O., Hewison, A.J.M., Saïd, S., Cagnacci, F., Chamaillé-Jammes, S., Linnell, J.D.C., Mysterud, A., Peters, W., Urbano, F., Heurich, M., Kjellander, P., Nicoloso, S., Berger, A., Sustr, P., Kroeschel, M., Soennichsen, L., Sandfort, R., Gehr, B. & Morellet, N. Truly sedentary? The multi-range tactic as a response to resource heterogeneity and unpredictability in a large herbivore. *Oecologia*.

Dingle, H. & Drake, V.A. (2007) What Is Migration? *BioScience*, **57**, 113–121.

Drescher, M., Heitkönig, I.M.A., Van Den Brink, P.J. & Prins, H.H.T. (2006) Effects of sward structure on herbivore foraging behaviour in a South African savanna: An investigation of the forage maturation hypothesis. *Austral Ecology*, **31**, 76–87.

Franklin, A.B., Anderson, D.R., Gutierrez, R.J. & Burnham, K.P. (2000) Climate, Habitat Quality, and Fitness in Northen Spotted Owl Populations in Northern California. *Ecological Monographs*, **70**, 539–590.

Frid, A. & Dill, L. (2002) Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conservation Ecology*, **6**, 11.

Fryxell, J.M. (1991) Forage quality and aggregation by large herbivores. *The American naturalist*, **138**, 478–498.

Fryxell, J.M. & Sinclair, A.R.E. (1988) Causes and consequences of migration by large herbivores. *Trends in Ecology & Evolution*, **3**, 237–241.

Gaillard, J.-M., Festa-Bianchet, M., Yoccoz, N.G., Loison, A. & Toïgo, C. (2000) Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual review of ecology and systematics*, **31**, 367–393.

Gaillard, J.M., Boutin, J.M., Delorme, D., Van Laere, G., Duncan, P. & Lebreton, J.D. (1997) Early survival in roe deer: Causes and consequences of cohort variation in two contrasted populations. *Oecologia*, **112**, 502–513.

Hamel, S., Côté, S.D., Gaillard, J.-M. & Festa-Bianchet, M. (2009a) Individual variation in reproductive costs of reproduction: high-quality females always do better. *Journal of Animal Ecology*, **78**, 143–151.

Hamel, S., Garel, M., Festa-Bianchet, M., Gaillard, J.-M. & Côté, S.D. (2009b) Spring Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) predicts annual variation in timing of peak faecal crude protein in mountain ungulates. *Journal of Applied Ecology*, **46**, 582–589.

Hebblewhite, M., Merrill, E. & McDermid, G. (2008) A multi-scale test of the forage maturation hypothesis in a partially migratory ungulate population. *Ecological Monographs*, **78**, 141–166.

Hebblewhite, M. & Merrill, E.H. (2007) Multiscale wolf predation risk for elk: does migration reduce risk? *Oecologia*, **152**, 377–387.

Hebblewhite, M. & Merrill, E.H. (2009) Trade-offs between predation risk and forage differ between migrant strategies in a migratory ungulate. *Ecology*, **90**, 3445–3454.

Heithaus, M.R. & Dill, L.M. (2002) Food availability and tiger shark predation risk influence bottlenose dolphin habitat use. *Ecology*, **83**, 480–491.

Hewison, A.J.M., Morellet, N., Verheyden, H., Daufresne, T., Angibault, J.-M., Cargnelutti, B., Merlet, J., Picot, D., Rames, J.-L., Joachim, J., Lourtet, B., Serrano, E., Bideau, E. & Cebe, N. (2009) Landscape fragmentation influences winter body mass of roe deer. *Ecography*, **32**, 1062–1070.

Hewison, A.J.M., Vincent, J.-P. & Reby, D. (1998) Social organisation of European roe deer. *The European roe deer: The Biology of Success* (ed. by R. Andersen, P. Duncan and J.D.C. Linnell), pp. 189–219. Scandinavian University Press, Oslo.

Hirakawa, H. (1997) Digestion-constrained optimal foraging in generalist mammalian herbivores. *Oikos*, **78**, 37–47.

Huggett, R. & Cheesman, J. (2002) Topography and the environment, Broché.

Illius, A.W. & Gordon, I.J. (1990) Variation in foraging behaviour in red deer and the consequences for population demography. *British Ecological Society*, **59**, 89–101.

Jarnemo, A. (2004) Predation processes: behavioural interactions between red fox and roe deer during the fawning season. *Journal of Ethology*, **22**, 167–173.

Jarnemo, A. (2002) Roe deer fawns and mowing - mortality rates and countermeasures. *Wildlife Biology*, **8**, 211–218.

Johnstone, J., Russel, D.E. & Griffith, B. (2002) Variations in plant forage quality in the range of the Porcupine caribou herd. *Rangifer*, **22**, 83–91.

Jones, G.M. (1972) Chemical factors and their relation to feed intake regulation in ruminants: a review. *Canadian Journal of Animal Science*, **52**, 207–239.

Jönsson, K.I. (1997) Capital and income breeding as alternative tactics of resource use in reproduction. *Oikos*, **78**, 57–66.

Kleiber, M. (1932) Body size and metabolism. *Hilgardia*, **6**, 315–353.

Klisch, A. & Atzberger, C. (2016) Operational drought monitoring in Kenya using MODIS NDVI time series. *Remote Sensing*, **8**, 267.

Kunz, T.H. & Orrell, K.S. (2004) Reproduction, Energy costs of. *Encyclopedia of Energy*, **5**, 423–442.

Liberg, O., Johansson, A., Andersen, R. & Linnell, J.D.C. (1998) Mating system, mating tactics and the function of male territoriality in roe deer. *The European roe deer: The Biology of Success* (ed. by R. Andersen, P. Duncan and J.D.C. Linnell), pp. 221–256. Scandinavian University Press, Oslo.

Lima, S.L. & Dill, L.M. (1990) Behavioural decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, **68**, 619–640.

Linnell, J.D.C. & Andersen, R. (1998) Territorial fidelity and tenure in roe deer bucks. *Acta Theriologica*, **43**, 67–75.

Linnell, J.D.C., Wahlström, K. & Gaillard, J.-M. (1998) From birth to independence. *The European roe deer: The Biology of Success* (ed. by R. Andersen, P. Duncan and J.D.C. Linnell), pp. 257–283. Scandinavian University Press, Oslo.

Lovari, S., Serrao, G. & Mori, E. (2017) Woodland features determining home range size of roe deer. *Behavioural Processes*, **140**, 115–120.

Maublanc, M.-L., Bideau, E., Willemet, R., Bardonnet, C., Gonzalez, G., Desneux, L., Cèbe, N. & Gerard, J.-F. (2012) Ranging behaviour of roe deer in an experimental high-density population: Are females territorial? *Comptes Rendus - Biologies*, **335**, 735–743.

McArthur, C., Banks, P.B., Boonstra, R. & Forbey, J.S. (2014) The dilemma of foraging herbivores: dealing with food and fear. *Oecologia*, **176**, 677–689.

McGraw, A.M., Terry, J. & Moen, R. (2014) Pre-parturition movement patterns and birth site characteristics of moose in northeast Minnesota. *Alces*, **50**, 93–103.

Merkle, J.A., Monteith, K.L., Aikens, E.O., Hayes, M.M., Hersey, K.R., Middleton, A.D., Oates, B.A., Sawyer, H., Scurlock, B.M. & Kauffman, M.J. (2016) Large herbivores surf waves of green-up in spring. *Proceedings of the Royal Society B*, **283**, 20160456.

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**, 999–1010.

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**, 19052–19059.

Orr, R.T. (1970) Animals in Migration, (ed. by R. Orr) Macmillan, New York.

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 of London*, **365**, 2267–2278.

Owen-Smith, N. & Martin, J. (2015) Identifying Space Use at Foraging Arena Scale within the Home Ranges of Large Herbivores. *PloS One*, **10**, e0128821.

Peters, W., Hebblewhite, M., Musterud, A., Spitz, D., Focardi, S., Urbano, F., Morellet, N., Heurich, M., Kjellander, P., Linnell, J.D.C. & Cagnacci, F. (2017) Migration in geographic and ecological space by a large herbivore. *Ecological Monographs*, **87**, 297–320.

Pettorelli, N., Gaillard, J.-M., Duncan, P., Ouellet, J.-P. & Van Laere, G. (2001) Population density and small-scale variation in habitat quality affect phenotypic quality in roe deer. *Oecologia*, **128**, 400–405.

Pettorelli, N., Gaillard, J.M., Yoccoz, N.G., Duncan, P., Maillard, D., Delorme, D., Van Laere, G. & Toïgo, C. (2005a) The response of fawn survival to changes in habitat quality varies according to cohort quality and spatial scale. *Journal of Animal Ecology*, **74**, 972–981.

Pettorelli, N., Ryan, S., Mueller, T., Bunnefeld, N., Jedrzejewska, B., Lima, M. & Kausrud, K. (2011) The Normalized Difference Vegetation Index (NDVI): Unforeseen successes in animal ecology. *Climate Research*, **46**, 15–27.

Pettorelli, N., Vik, J.O., Mysterud, A., Gaillard, J.-M., Tucker, C.J. & Stenseth, N.C. (2005b) Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. *Trends in Ecology and Evolution*, **20**, 503–510.

Pinheiro, J. & Bates, D.M. (2000) Mixed-effects models in S and S-PLUS, Springer.

Plard, F., Gaillard, J.-M., Bonenfant, C., Hewison, A.J.M., Delorme, D., Cargnelutti, B., Kjellander, P., Nilsen, E.B. & Coulson, T. (2012) Parturition date for a given female is highly repeatable within five roe deer populations. *Biology letters*, **9**, 20120841.

Plard, F., Gaillard, J.M., Coulson, T., Hewison, A.J.M., Douhard, M., Klein, F., Delorme, D., Warnant, C. & Bonenfant, C. (2015) The influence of birth date via body mass on individual fitness in a long-lived mammal. *Ecology*, **96**, 1516–1528.

Rivrud, I.M., Heurich, M., Krupczynski, P., Müller, J. & Mysterud, A. (2016) Green wave tracking by large herbivores: An experimental approach. *Ecology*, **97**, 3547–3553.

Roshier, D.A. & Reid, J.R.W. (2003) On animal distributions in dynamic landscapes. *Ecography*, **26**, 539–544.

Saïd, S. & Servanty, S. (2005) The influence of landscape structure on female roe deer home-range size. *Landscape Ecology*, **20**, 1003–1012.

Shariatinajafabadi, M., Wang, T., Skidmore, A.K., Toxopeus, A.G., Kölzsch, A., Nolet, B.A., Exo, K.M., Griffin, L., Stahl, J. & Cabot, D. (2014) Migratory

herbivorous waterfowl track satellite-derived green wave index. *PLoS ONE*, **9**, 1–11.

Stache, A., Heller, E., Hothorn, T. & Heurich, M. (2013) Activity patterns of European Roe Deer (*Capreolus capreolus*) are strongly influenced by individual behaviour. *Folia Zoologica*, **62**, 67–75.

Stankowich, T. (2008) Ungulate flight responses to human disturbance: A review and meta-analysis. *Biological Conservation*, **141**, 2159–2173.

Stephens, D.W., Brown, J.S. & Ydenberg, R.C. (2007) *Foraging: Behavior and Ecology* (ed. by D.W. Stephens, J.S. Brown and R.C. Ydenberg) The University of Chicago Press.

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

Tufto, J., Andersen, R. & Linnell, J. (1996) Habitat use and ecological correlates of home range size in a small cervid: the roe deer. *Journal of Animal Ecology*, **65**, 715–724.

Van Moorter, B., Bunnefeld, N., Panzacchi, M., Rolandsen, C.M., Solberg, E.J. & Sæther, B.-E. (2013) Understanding scales of movement: animals ride waves and ripples of environmental change. *Journal of Animal Ecology*, **82**, 770–780.

Van Soest, P.J. (1987) *Nutritional ecology of the ruminant*, Cornell University Press.

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. *Journal of Animal Ecology*, **78**, 42–51.

Vreeland, J.K., Diefenbach, D.R. & Wallingford, B.D. (2004) Survival rates, mortality causes, and habitats of Pennsylvania white-tailed deer fawns. *Wildlife Society Bulletin*, **32**, 542–553.

Vuolo, F., Mattiuzzi, M., Klisch, A. & Atzberger, C. (2012) Data service platform for MODIS Vegetation Indices time series processing at BOKU Vienna: current status and future perspectives. *SPIE Proceedings*, **8538**, 85380A.

White, G.C., Garrott, R.A., Bartmann, R.M., Carpenter, L.H. & Alldredge, A.W. (1987) Survival of Mule Deer in Northwest Colorado. *The Journal of Wildlife Management*, **4**, 852–859.

Whittaker, D.G. & Lindzey, F.G. (1999) Effect of Coyote Predation on Early Fawn Survival in Sympatric Deer Species. *Wildlife Society Bulletin*, **27**, 256–262.

Chapitre III.
Differences in space use behaviour led by sexual selection even in a slightly polygynous species

Mâle et femelle de chevreuil. Crédit photo: G. Grèzes

Avant-propos

Un animal se déplace selon des facteurs externes mais également des facteurs internes, autrement dit, ses motivations ou besoins au moment où il se déplace (Nathan *et al.*, 2008). Les motivations varient entre individus, notamment, il existe différents systèmes d'appariement qui ont des conséquences différentes sur le comportement des mâles et des femelles d'une même espèce (Emlen & Oring, 1977; Greenwood, 1980). La monogamie est le système le plus simple, dans lequel un mâle et une femelle forment une paire et se partagent généralement les soins parentaux (Emlen & Oring, 1977; Boomsma, 2007). La polygynie est le système dans lequel un mâle se reproduit avec plusieurs femelles. Dans ce système ce sont généralement les femelles qui prodiguent la plupart des soins parentaux et investissent le plus dans la reproduction (Fabiani *et al.*, 2004; Boomsma, 2007). Dans le système de polyandrie, une femelle se reproduit avec plusieurs mâles et, dans ce cas, ce sont généralement les mâles qui prodiguent la plupart des soins parentaux et qui investissent le plus dans la reproduction (Jenni, 1974; Boomsma, 2007). Enfin, le système de promiscuité est un mélange entre la polygynie et la polyandrie où les mâles comme les femelles prodiguent les soins aux jeunes, cela induit un investissement approximativement égal de la part des deux sexes dans la reproduction (Emlen & Oring, 1977; Boomsma, 2007). La polygynie et la polyandrie sont à l'origine d'une différence de comportement entre mâles et femelles d'une même espèce (Emlen & Oring, 1977; Greenwood, 1980). En effet, le sexe qui va se reproduire avec plusieurs autres congénères va entrer en compétition avec les individus de même sexe dans le but d'accéder à des partenaires sexuels, afin d'augmenter son succès reproducteur (Emlen & Oring, 1977). Tandis que le succès reproducteur du sexe opposé, dit sexe 'limitant', dépend de l'accès aux ressources alimentaires ; son but est donc d'accéder aux ressources alimentaires afin de combler les dépenses énergétiques liées à la reproduction (Trivers, 1972). Ainsi, le comportement spatial de chaque sexe sera influencé par la distribution des ressources qui vont impacter son succès reproducteur (Andersson, 1994).

L'utilisation de l'espace par un animal dépend principalement de la structure de l'environnement et de la distribution des ressources dans celui-ci (Wiens, 1976; Kotliar & Wiens, 1990). Dans les chapitres précédents, j'ai démontré que le chevreuil

et le cerf adoptaient la tactique de multi-range, correspondant à l'utilisation de plusieurs sous-unités du domaine vital, appelés domaines vitaux sous-saisonniers (*sub-seasonal functional home ranges*, sfHR). J'ai mis en évidence que la tactique de multi-range variait en lien avec la distribution spatio-temporelle des ressources, notamment en fonction de l'hétérogénéité et prévisibilité de la distribution des ressources dans l'environnement. La variation dans cette tactique de multi-range a été étudiée en termes de distance entre les sfHR utilisés et de nombre de sfHR utilisés, ainsi qu'en termes de différence d'accès aux ressources de bonne qualité. Pour aller plus loin dans l'exploration de cette tactique d'utilisation de l'espace, j'ai voulu, dans ce chapitre, étudier la variation de surface des sfHR en fonction de la distribution des ressources selon le sexe, afin de mieux comprendre la tactique de multi-range et les différences interindividuelles d'utilisation de l'espace selon les motivations des individus.

Je m'attends à ce que la surface des sfHR des mâles ne varie pas en réponse à la variation spatiotemporelle dans la distribution et la qualité des ressources, au moins durant la période de territorialité, puisque la défense d'un territoire stable, ayant une grande surface, contribue à maximiser leur succès reproducteur, et ce, indépendamment de la qualité et de l'abondance des ressources qu'il contient (Linnell & Andersen, 1998; Vanpé *et al.*, 2009b). *A contrario*, je m'attends à ce que les femelles répondent à la variation spatiotemporelle de la distribution et de la qualité des ressources en ajustant la surface de leurs sfHR. Ainsi je m'attends à ce que les femelles utilisent de plus petits sfHR dans un habitat hétérogène que dans un habitat homogène (Kie *et al.*, 2002; Saïd & Servanty, 2005; Di Stefano *et al.*, 2011), puisqu'un habitat hétérogène leur permet de faire de la complémentation d'habitat (Dunning *et al.*, 1992). Je m'attends également à ce que les femelles utilisent de plus petits sfHR dans un environnement prévisible, puisqu'elles mémoriseraient l'emplacement des ressources alimentaires de bonne qualité (Van Moorter *et al.*, 2009). Finalement, en accord avec la distribution libre idéale, suggérant qu'un individu devrait occuper la plus petite surface contenant les ressources nécessaires à sa survie et sa reproduction (Fretwell & Lucas, 1969), je m'attends à ce que les femelles réduisent la surface de leurs sfHR lorsque les ressources sont en croissance (Van Beest *et al.*, 2011; Corriale *et al.*, 2013; Morellet *et al.*, 2013). En effet, les ressources à un stade intermédiaire de croissance sont abondantes et de bonne

qualité (Fryxell, 1991). Cependant, ceci ne devrait être vrai qu'en habitat ouvert, où la disponibilité, la quantité et la qualité des ressources varie davantage au cours de l'année qu'en habitat forestier (Abbas *et al.*, 2013).

Ce chapitre donnera lieu à un article, qui est en cours de préparation pour une soumission dans *Oikos*.

Abstract

Animal ranging behaviour is mostly driven by variation in resource distribution. The relationship between resources and home range size has mostly been studied at coarse temporal scales, whereas, in reality, animals move at fine spatial and temporal scales. The recent focus on ecologically meaningful descriptors of ranging behaviour has lead to the identification of sub-seasonal functional home ranges (sfHR) in several large herbivores. Linking the dynamics of this space use to relevant ecological drivers is likely to provide insights on the constraints that drive patterns of animal movement. In particular, sexual selection is an important cause of differences in behaviour and life history between females and males. In this study, we examined the sex-specific relationship between the use of sub-seasonal functional home ranges (sfHR) with resource distribution and phenology. We analysed fine scale within-season space use of a large sample of GPS monitored roe deer in a heterogeneous agricultural landscape in the South of France. We expected that the size of sfHRs would increase with decreasing resource heterogeneity and increasing predictability. We also expected sfHR size should increase with decreasing habitat quality. Finally, we expected no variation in sfHR size in males regardless of habitat quality and vegetation phenology because of their marked territorial behaviour. In accordance with what we expected, we found that sfHR size of females decreased with an increase in resource quality and abundance, while males did not adjust the size of their sfHR in relation to a variation in resource quality and abundance. Edge density between forested and open habitat had a negative effect on sfHR size, while resource heterogeneity and diversity had a positive effect on sfHR size. Finally, sfHR size was lower in forested habitats than in mixed or open habitats. Food resources distribution, quality and abundance are of real importance determining the surface used by herbivores. However, males did not exhibit a response to plant quality and abundance and used areas of the same size during most of the year. These results confirm that, in roe deer and in polygynous species in general, the reproductive success of females highly depends on resources quality and abundance, while the reproductive success of males is limited by the size of their territory.

Key words: Home range, sub-seasonal functional home range, territoriality, resource heterogeneity, resource quality

III. 1. Introduction

The home range (*sensu* Burt, 1943) comprises the area within which an animal moves, feeds, mates and cares for its young (McLoughlin & Ferguson, 2000) and is generally considered to be a reliable descriptor of its overall spatial behaviour and, by extension, its needs (Börger *et al.*, 2008; Van Moorter *et al.*, 2016),. Although sedentary animals show marked site fidelity, occupying a home range for at least a season, between seasons these spatial limits may vary (Börger *et al.*, 2008). Indeed, ranging behaviour is mostly driven by variation in resource distribution, periodically causing an animal to change the location and boundaries of its home range (Bevanda *et al.*, 2015; Rechetelo *et al.*, 2016). This relationship has traditionally been studied using the concept of the home range as an overall descriptive metric of spatial behaviour (*i.e.* examining monthly, seasonal or annual home ranges) (Kie *et al.*, 2002; Saïd & Servanty, 2005; Di Stefano *et al.*, 2011; Campos *et al.*, 2014). However, the grain of this analysis is coarse, whereas animals move at fine spatial (between feeding stations, habitat patches) and temporal (nycthemeral cycles, rumination cycles) scales. A few recent studies have examined the effect of resource distribution on ranging behaviour at finer temporal scales (*i.e.* daily, weekly or bi-weekly) (Van Beest *et al.*, 2011; Morellet *et al.*, 2013; Bevanda *et al.*, 2015), and a recent focus on ecologically meaningful descriptors of ranging behaviour has lead to the identification of spatially discrete foraging arenas in sedentary species (Owen-Smith & Martin, 2015, in sable antelope (*Hippotragus niger*)). Indeed, in a previous study, we demonstrated that a supposedly highly sedentary species, the roe deer (*Capreolus capreolus*) (Hewison *et al.*, 1998), adopted a multi-range tactic, using several sub-seasonal functional home ranges (sfHR) within a season, rather than a single continuous home range (Couriot *et al., Unpublished data*). However, the ecological drivers of this type of ranging behaviour are still poorly understood.

Sexual selection is widespread in the animal kingdom (Emlen & Oring, 1977) and is well known to drive differences in behaviour between females and males (Andersson, 1994). In particular, differences in space use in response to resource distribution are expected in species with a high degree of sexual selection (Andersson, 1994). Indeed, in polygynous mammals, where males reproduce with several females (Emlen & Oring, 1977), spatial behaviour of females is driven by the distribution of

resources necessary to breed successfully, whereas space use of males is driven by the distribution of females for which they are competing (Trivers, 1972). The strength of sexual selection varies widely among species (Clutton-Brock, 1988). Among large herbivores, for example, red deer (*Cervus elaphus*) and bighorn sheep (*Ovis canadensis*) display marked sexual selection, while it is relatively weak in the much less sexually dimorphic roe deer (Vanpé *et al.*, 2008). Indeed, antler growth and the higher body mass of males require higher energetic expenditure, generally decreasing survival of males compared to females in strongly dimorphic species (Catchpole *et al.*, 2004). However, while sexual selection is much less marked in roe deer, it has been reported that males have a lower adult survival than females (Gaillard *et al.*, 1993), typical of species with high levels of sexual selection (Andersson, 1994). Although roe deer males are only 10% heavier than females, they defend a territory for the most of the year (from March to late August (Vanpé *et al.*, 2009b)), potentially imposing high energetic costs, and probably contributing to the lower survival rate in males compared to females (Parker, 1974).

In this study, we analyzed the link between resource distribution and phenology with variation in sfHR size, and how this relationship varies between the sexes in a weakly dimorphic, but strongly territorial ungulate, the roe deer. Since males are known to defend fixed mating territories from March until the end of the rut, in late August, in order to enhance access to females (Vanpé *et al.*, 2009b), we expected no variation in sfHR size for males regardless of resource distribution or phenology at least during the territorial period. Females, in contrast, should show a marked response, in terms of adjustment of sfHR size, to habitat quality, growth stage and resource distribution. Because resource distribution and patchiness is predicted to be the most important driver of ranging behaviour (Bevanda *et al.*, 2015; Rechetelo *et al.*, 2016), we expected sfHR size of females would vary as a function of the spatial variation in resource heterogeneity. In particular, since roe deer require a combination of resources that are not necessarily located in the same place, such as forage and shelter or different types of forage resources, such as acorns in forests or lucerne, wheat or maize in open habitat, for example (Abbas *et al.*, 2011; Morellet *et al.*, 2011; Lovari *et al.*, 2017), landscape complementation should be easier in heterogeneous environments where various resource patches are likely to co-occur in close proximity than in homogeneous environments (Dunning *et al.*, 1992). We

therefore expected that sfHR size of females would decrease with increasing resource heterogeneity, (Kie *et al.*, 2002; Saïd & Servanty, 2005; Di Stefano *et al.*, 2011). Second, because animals are able to memorise the spatial location of available food resources (Van Moorter *et al.*, 2009), an individual should travel shorter distances within its range to forage if resources are predictably distributed (Mueller *et al.*, 2011). Hence, we expected that sfHR size of females would decrease with increasing temporal predictability in resource distribution. Third, the ideal free distribution states that an individual should occupy the smallest possible home range that contains the resources necessary for its survival and reproduction (Fretwell & Lucas, 1969). Since the forage maturation hypothesis predicts that plant quality and abundance peaks at intermediate stages of plant growth, when digestibility is highest (Fryxell, 1991), home range size should be lower during the growing season (Van Beest *et al.*, 2011; Corriale *et al.*, 2013; Morellet *et al.*, 2013). We thus expected that sfHR size of females should be smaller with an increase in plant growth, when resources are abundant and of high quality, than during winter, when resources are scarce and of poorer quality. However, this relationship should be more pronounced in open agricultural environments, where resources availability, quality and quantity vary more markedly between winter and summer, than in forested environments, where resources availability, quality and quantity vary not much between winter and summer (Abbas *et al.*, 2013).

III. 2. Material and methods

III. 2. 1. Study area and GPS data

The study site considered in this study is the site of Aurignac, in the South-west of France (N 43°17, E 0°53), described more in details in the part Matériels et méthodes III.2 (Fig. III.1).

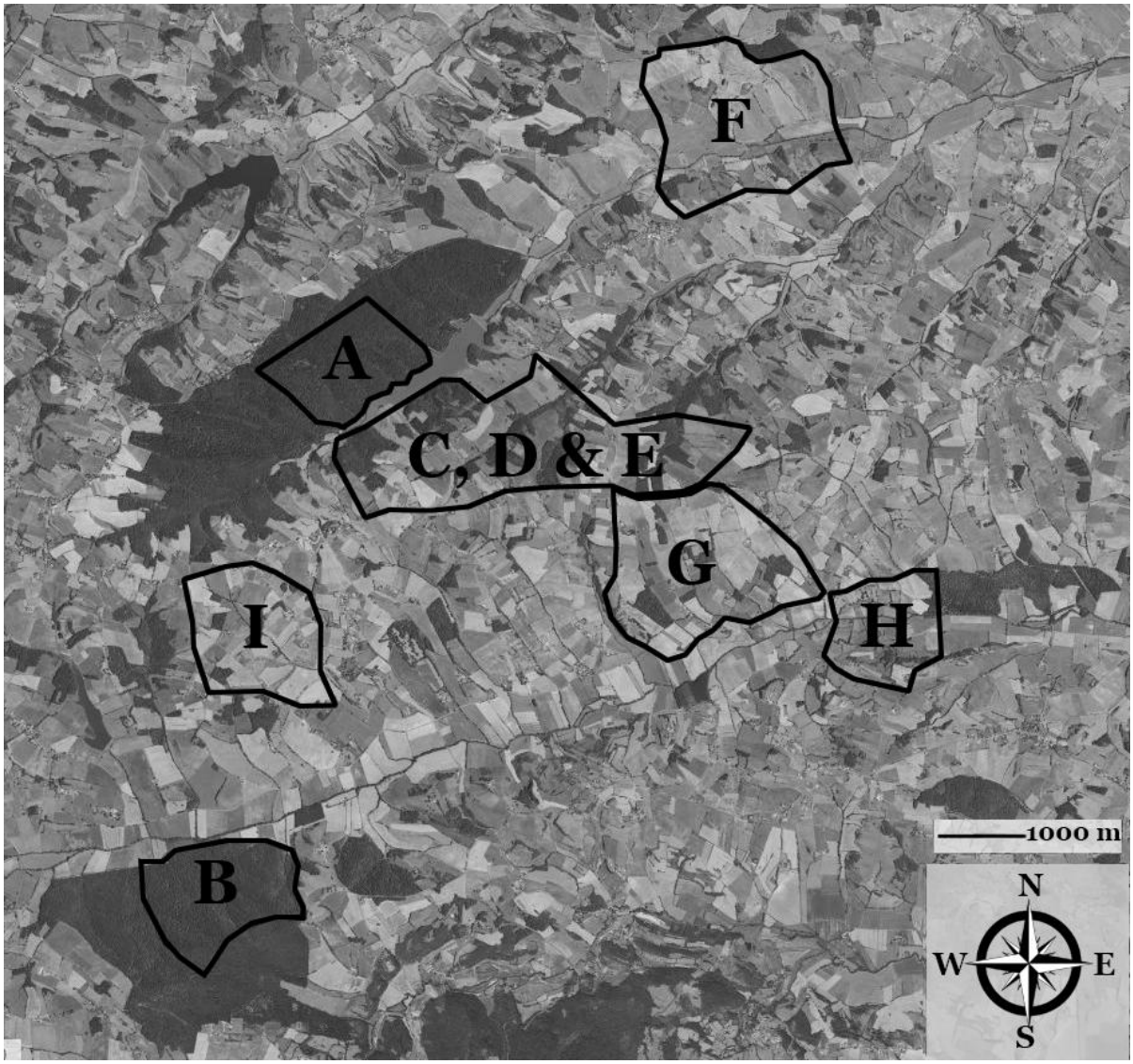


Fig. III.1: Study area with nine capture sites grouped into three categories (*i.e.* sectors) depending on the degree of woodland fragmentation. Sites A & B correspond to forested environments, sites C, D & E correspond to mixed environments and sites F to I correspond to open agricultural environments, as described by Hewison *et al.* (2009).

III. 2. 2. Annual movement behaviour

In order to assign an annual movement tactic to each individual, we followed the methods described in part Matériels et methods IV.1. After visual reclassification, our data set included 85 residents (53 females and 32 males) and 20 individuals

exhibiting a migratory tactic (12 females and 8 males), with two temporally and spatially distinct ranges.

Subsequently, to define the dates of migration for each migratory individual, we followed the methods describes in part Matériels et methodes IV.2. Hence, during the considered period, dates of departure from the winter range ranged from the 6th of March to the 27th of July (median = 29th of April, sd = 39 days), while return dates ranged from the 26th of June to the 17th of October (median = 24th of August, sd = 37 days). Median dates of departure and return of migratory individuals were used to determine equivalent seasonal ranges for resident individuals. As we were interested by the effect of resource phenology on sfHR size variation, we excluded the post-return phase, since it correspond to forage deterioration (Leopold, 1964). We then analysed movement behaviour during the first winter and the summer.

III. 2. 3. The number and size of sub-seasonal functional home ranges

In order to determine the number of sfHR used by an individual during a given season, we applied the method detailed Matériels et méthodes IV.3. Finally, we calculated the size of all sfHR using the 90% fixed kernel method based on an ad-hoc approach (Worton, 1989).

III. 2. 4. Environmental conditions

We expected the sfHR size to vary depending on resource heterogeneity, resource predictability and plant growth. To test theses hypotheses, we calculated the three indices of resources heterogeneity (*i.e.* Simpson's diversity index, edge density and resource heterogeneity based on NDVI) and the index of resource predictability (*i.e.* constancy of NDVI), described in part Matériels et méthodes V. and one index of plant growth.

We used day length in order to index plant phenology, since day length strongly influences plant growth ; when day length increases, plant growth begins (Leopold, 1964).

III. 2. 5. Statistical analyses

We used linear mixed models in order to examine variation in the log-transformed sfHR size in relation to resource heterogeneity (three indexes: Simpson's diversity index, edge density and NDVI heterogeneity), resource predictability (NDVI constancy), plant phenology (day length), sex and sector (three modalities: forested, mixed or open agricultural). In addition, we accounted for a possible confounding effect of annual movement behaviour, since migration might permit individuals to access areas of higher resource quality (Fryxell & Sinclair, 1988), sfHR size might differ among residents and migrants. Therefore, we included the annual movement tactic (two modalities: residency versus migration). We included individual identity as a random factor on the intercept to control for repeated observations of individuals in all models since the data included more than one sfHR per individual. Because we expected sfHR size to decrease with an increase in plant growth and then resource quality, especially in open agricultural sectors, for females but not for males, we included the three-way interaction among sex, sector and day length. As we expected an interaction between resource distribution and sex, we included four two-way interactions between each of the three indices of resource heterogeneity and sex and between NDVI constancy and sex. Finally, we did not expect any interaction between annual movement tactic and the other covariates, so we included this term as additive effect. All continuous variables were centred by subtracting the mean of the considered variable from each value of this variable. We then proceeded to simplify this model by successive withdrawal of terms to obtain all possible simpler models. Finally, we used the Akaike's information criterion (AIC; Burnham and Anderson 1998) to select the model with the most support among the set of models constructed a priori. We retained and discussed the most parsimonious model that best fit the data (*i.e.* the model with the lowest AIC and the lowest number of parameters). The analyses were perfomed in R version 3.1.2 (R Development Core Team, 2014).

III. 3. Results

The selected model explaining variation in log-transformed sfHR size included the three indices of resource heterogeneity, the sector and the two-way interaction between day length and sex (ΔAIC = 0.48, AIC weight = 0.140, df = 11) (Table III.1). In partial accordance with our first hypothesis, sfHR size decreased with increasing resource heterogeneity, but only for one of the three indexes of resource heterogeneity considered, and this relationship did not differ between the sexes (no resource heterogeneity*sex interaction). Indeed, while controlling for the effects of the other covariates, model predictions indicated that an individual occupying a sfHR with lots of edges between forest and open habitat (edge density = 3728 m/ha) had a sfHR of around half the size of an individual occupying a sfHR with no forest-open habitat edges (35 ha vs. 73 ha, Fig. III.2 a). However, the model overestimated the sfHR size for individuals living in the forested sector (with a low density of edges) as their sfHR were systematically smaller than predicted by the model. When we re-ran the analyses excluding individuals from forested sector, the same model was selected supporting the negative relationship between sfHR size and edge density (Appendix III). Contrary to our expectations, the two other indices of resource heterogeneity had a positive effect on sfHR size, but again there was no interaction with sex. Indeed, while controlling for the effects of the other covariates, the predictions of the model indicated that an individual occupying a sfHR containing a high diversity of habitats (SIDI = 0.87) had an sfHR which was twice as large compared to an individual occupying a sfHR with low diversity of habitats (SIDI = 0.03) (68 ha vs. 34 ha, Fig. III.2 b). Similarly, while controlling for the effects of the other covariates, model predictions suggested that an individual occupying a heterogeneous sfHR (NDVI heterogeneity = 0.16) had a sfHR that was 43% larger than an individual occupying a homogeneous sfHR (NDVI heterogeneity = 0.01) (76 ha vs. 53 ha, Fig. III.2 c).

Contrary to our second hypothesis, temporal predictability in resource distribution did not influence sfHR size as NDVI constancy was not retained in the most supported model. Landscape structure appeared to have an effect on sfHR size, since the sector was retained in the selected model. Individuals living in the open agricultural sector occupied a sfHR that was, on average, 9 ha larger than that of individuals living in the mixed sector and 16 ha larger than that of individuals living

in the forest sector (68, 59 and 52 ha respectively) (Fig. III.3). However, the three-way interaction among sector, sex and day length did not feature in the selected model, although the two-way interaction between sex and day length did. Indeed, in partial support of our third hypothesis, females occupied smaller sfHR when day length was long (day length = 15:09, sfHR size = 40 ha) than when day length was short (day length = 09:51 sfHR size = 69 ha), while the sfHR size of males did not vary (60 ha) as a function of day length (Fig. III.4).

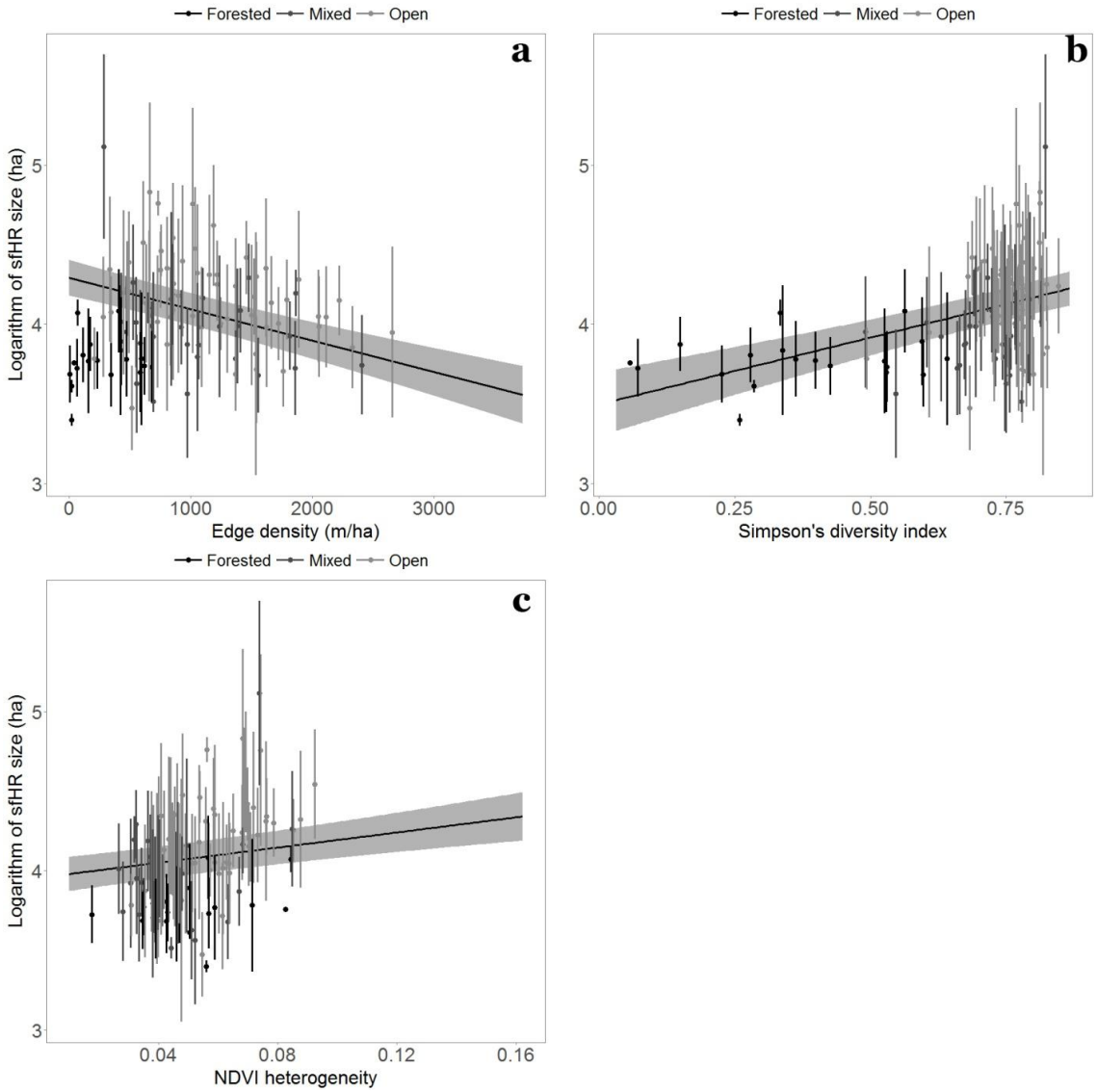


Fig. III.2: Graphical representation of the effect of three indexes of heterogeneity in resource distribution on log-transformed sfHR size: edge density between forested and open habitats (a), Simpson's diversity index (SIDI) (b) and NDVI heterogeneity (c). The lines represent predictions derived from the most parsimonious model explaining variation in sfHR size (with the 95% confidence intervals in grey shading).The points (and error bars) are the mean (and standard deviation) of log-transformed sfHR size for each individual and colours represent the sectors (*i.e.* forested, mixed or open). We fixed each of the other indices of resource heterogeneity and day length to their values mean, the sector to mixed and the sex to male when not represented in the figures.

Table III.1: The best models and the Null model describing variation in log-transformed sfHR size as a function of the four two-way interactions between edge density (ED) and sex, Simpson's diversity index (SIDI) and sex, heterogeneity and constancy of the NDVI (NDVI hetero and NDVI const respectively) and sex, the annual movement tactic (MT), and the three way interaction among sex, sector and day length. AIC is the value of the Akaike's information criterion and K is the number of estimated parameters for each model. The retained model from model selection is the third in the list in bold. We only present here the models with the ΔAIC ≤ 2.

Variables	**k**	**AIC**	**ΔAIC**	**AIC weight**
ED + SIDI + NDVI hetero + sex * sector * day length	17	406.7	0	0.042
ED + SIDI + NDVI hetero + NDVI const + sex * sector * day length	18	407	0.3	0.036
ED + SIDI + NDVI hetero + sector + sex * day length	**11**	**407.18**	**0.48**	**0.033**
ED + SIDI + NDVI hetero + NDVI const + sector + sex * day length	12	407.39	0.69	0.03
ED * sex + SIDI + NDVI hetero + sex * sector * day length	18	407.68	0.98	0.026
ED + SIDI + NDVI hetero * sex + sex * sector * day length	18	407.71	1.01	0.023
ED * sex + SIDI + NDVI hetero + NDVI const + sex * sector * day length	19	407.94	1.24	0.022
ED + SIDI + NDVI hetero * sex + NDVI const + sex * sector * day length	19	408.02	1.32	0.02
ED + SIDI * sex + NDVI hetero + sex * sector * day length	18	408.22	1.52	0.019
ED * sex + SIDI + NDVI hetero + sector + sex * day length	12	408.35	1.65	0.017
ED + SIDI + NDVI hetero + sex * sector * day length + MT	18	408.47	1.77	0.016
ED * sex + SIDI + NDVI hetero + NDVI const + sector + sex * day length	13	408.6	1.9	0.016
ED + SIDI * sex + NDVI hetero + NDVI const + sex * sector * day length	19	408.63	1.93	0.016
ED + SIDI * sex + NDVI hetero + sector + sex * day length	12	408.67	1.97	0.015
1	3	693.88	287.2	0

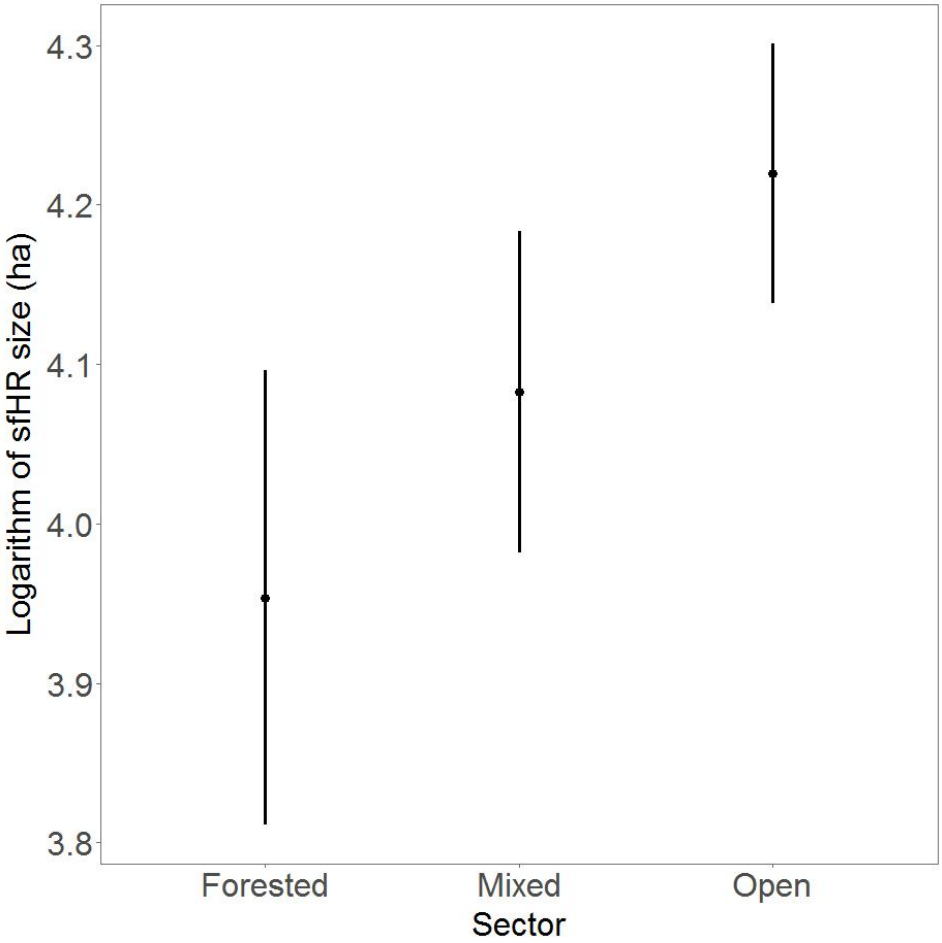


Fig. III.3: Variation in log-transformed sfHR size among sectors. Points (and error bars) represent predictions derived from the retained model explaining variation in sfHR size (with the 95% confidence interval). To control for the effects of the other covariates in the retained model, we fixed each covariate to its mean value for continuous variables (indices of resource heterogeneity and day length) and sex to male.

III. 4. Discussion

Animal movements constitutes the behavioural response of an individual to spatio-temporal variation in resource distribution (Nathan *et al.*, 2008; Revilla & Wiegand, 2008) and directly impacts its home range boundaries (McLoughlin & Ferguson, 2000; Bevanda *et al.*, 2015). Sexual selection has resulted in divergence between males and females in their behavioural repertoires (Emlen & Oring, 1977; Andersson, 1994), and is predicted to drive sex-specific responses to resource distribution through differences in space use behaviour (Trivers, 1972; Andersson, 1994). We expected the manner in which home range size of roe deer depends on fluctuations in resource distribution and phenology to differ between males and females. We analysed these sex-specific relationships at an ecologically meaningful spatiotemporal scale, *i.e.* the sub-seasonal functional home range (sfHR, Benhamou, 2014; Couriot *et al., Unpublished data*). In partial accordance with our expectations, sfHR size was linked to proxies of resource heterogeneity in a similar fashion in both sexes, but we observed sex-specific differences in sfHR size variation related to day length. Indeed, day length, as a proxy for the vegetation growth cycle and the major environmental cue of seasonality, was negatively correlated with variation in sfHR size for females, but did not impacted sfHR size for males.

A number of studies have described variation in home range size among the seasons (Náhlik *et al.*, 2009; Saïd *et al.*, 2009; Van Beest *et al.*, 2011; Richard *et al.*, 2014, for example). In particular, day length has been repeatedly reported to correlate with variation in HR size (Börger *et al.*, 2006; Rivrud *et al.*, 2010; Van Beest *et al.*, 2011; Morellet *et al.*, 2013). In this study, by analysing space use behaviour of roe deer at an ecologically relevant spatial scale for animal, we obtained strong support for this hypothesis among females, as day length was inversely correlated with variation in sfHR size. Day length, through its effects on plant phenology, determines how much forage is available for large herbivores. When resource availability is lower, animals must range over greater distances to obtain sufficient energy to meet their requirements (Avgar *et al.*, 2013; Hansson & Åkesson, 2014), hence, there is an indirect link between sfHR size and day length (Fryxell, 1991 and Barten *et al.*, 2001; Morellet *et al.*, 2013 for examples). Females of income breeding species (sensu Jönsson, 1997) such as roe deer (Andersen et al. 2000) are particularly

sensitive to seasonal variation in resource abundance and quality, since they have to offset the additional energetic requirements linked to gestation and lactation (Clutton-Brock *et al.*, 1989) through current intake, but are able to occupy smaller ranges when resource abundance is highest, during spring and summer (Fretwell & Lucas, 1969; Fryxell, 1991). The presence of young during this season may also restrict the movement of the mother due to the poor motion capacity of fawns during the first weeks of life (DeMars *et al.*, 2013; McGraw *et al.*, 2014). Further analyses are required to disentangle the reasons why females reduce the size of their sfHR when day length increases, because they have fawns at heel or because resource quality increases.

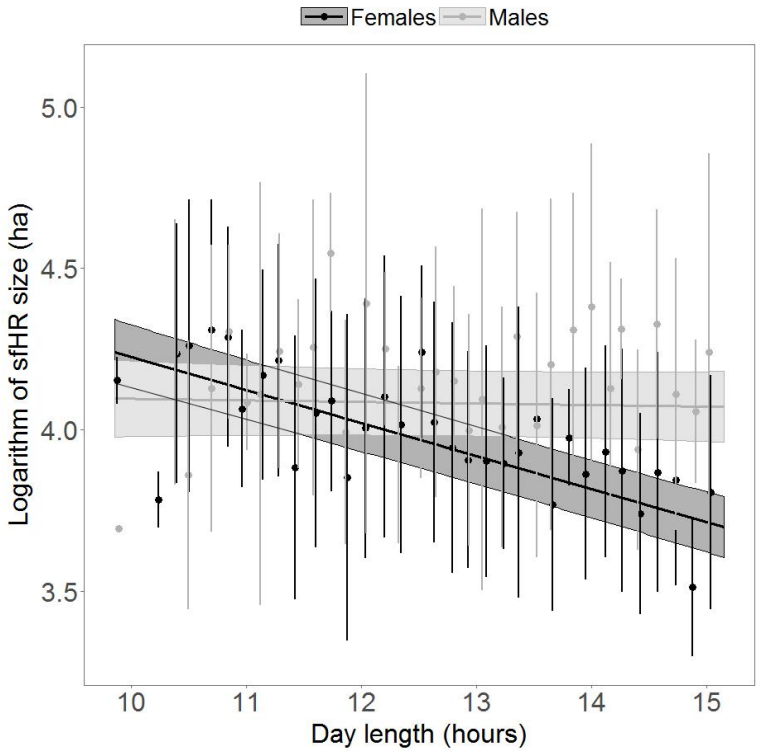


Fig. III.4: Variation in log-transformed sfHR size in males (grey) and females (dark) in relation to day length. The lines represent predictions derived from the most parsimonious model explaining variation in sfHR size (with the 95% confidence intervals in grey shading). To better visualize the raw data, we divided day length into 35 equal classes; the points (and error bars) are the mean log-transformed sfHR size (with standard deviation) for each of the 35 classes. To control for the effects of the other covariates in the retained model, we fixed each covariate to its mean value for indices of heterogeneity in resource distribution and sector to mixed.

In contrast, there was no link between ranging behaviour and day length in males, as sfHR size remained more or less constant over the analysed period. From a theoretical point of view, the distribution of males should be most strongly influenced by the distribution of females, since in polygynous species, access to mates is the major factor affecting male reproductive success (Emlen & Oring, 1977). Even though roe deer is only weakly polygynous (Vanpé *et al.*, 2008), males are highly territorial in this species, defending a mating territory from March to the end of the rutting period in the beginning of September. Indeed, males defend the same territory boundaries throughout the rutting period and even from year to year (Linnell & Andersen, 1998), irrespective of changes in forage resources. Although territoriality is energetically costly (Parker, 1974), our results are coherent with the hypothesis that the reproductive success of male roe deer is limited by the size of the territory they are able to defend (Vanpé *et al.*, 2009b).

Contrary to what was expected, we did not observe any difference between males and females in their response to the spatial heterogeneity in resource distribution. Roe deer of both sexes occupied smaller areas when their sub-seasonal range contained a lot of edges between forest and open habitats, supporting the findings of a previous study on summer home range size (Saïd & Servanty, 2005). Ecotones, such as edges, harbour a high diversity of plant species, since edge are the interface between two habitats, each composed by different plant species, therefore they potentially provide a high diversity of food resources (Clark & Gilbert, 1982; Armstrong *et al.*, 2016). This is of particular importance for herbivores, since to have a complete diet, they need to forage at different forage sources (Crawley, 1983). In addition to high diversity, edge trees receive more light, more water and more nutriments than trees in high-density stands, allowing them to grow more and produce more fruits, seeds, etc. (Bonal *et al.*, 2012; Chase *et al.*, 2016), which have an valuable place in roe deer diet (Tixier & Duncan, 1996). Edges also provide proximity to both rich open agricultural habitats which are known to procure high food resource quality (Abbas *et al.*, 2011) and refuge habitat. Indeed, although preferred for feeding, open habitats are also linked to higher risk of predation and disturbance due to human activities, creating a landscape of fear (Lima & Dill, 1990). Large herbivores alternate feeding bouts with periods of rest and rumination (Bailey *et al.*, 1996). Because the roe deer has a particularly small rumen, these cycles are relatively short

(Bailey *et al.*, 1996; Duncan *et al.*, 1998), so that they prefer to forage in and around edge habitat (Lima & Dill, 1990) to maintain easy access to woodland refuge areas (Huggett & Cheesman, 2002). As a result, sub-seasonal ranges are smaller in local landscapes with a higher density of edge habitat. However, roe deer living in a strict forest environment with a total absence of forest-open habitat edges occupied sfHR that were smaller than predicted by the model. Forested environments are composed of several types of forested habitats creating edges that were not considered in this study, potentially providing high forage diversity for roe deer that would explain the over estimation of sfHR size. Overall, our results confirm that that roe deer thrive in ecotones (Tufto *et al.*, 1996), where access to both rich forage and refuge in close proximity is key to solving the trade-off between resource acquisition and risk avoidance for both sexes (Bjørneraas *et al.*, 2011; Morellet *et al.*, 2011; Lovari *et al.*, 2017).

Animals occupied larger sfHR when habitat diversity and NDVI's heterogeneity were high within sfHR, as well as when living in open agricultural environments, compared to homogenous sfHR or when living in forested environments. Agricultural areas are composed of crops and several dispersed small wood patches. As roe deer is highly influenced by the dispersion of woodlands (Morellet *et al.*, 2011; Lovari *et al.*, 2017), sfHR increased in order to acquire a sufficient amount of woodland. This also explains the fact that when edge density between forested and open agricultural environments within the sfHR of an individual is high, the size of the sfHR is small. Indeed, since edge density is related to woodland, a high edge density also traduces a high access to woodland.

Contrary to what we expected, resource predictability did not influence sfHR size. Resource predictability is known to influence annual movement tactic leading to nomadism and it affects the number of sfHR occupied by individuals (Mueller & Fagan, 2008; Couriot *et al., Unpublished data*). As individuals relocate their sfHR, they do not need to enlarge their sfHR when resources vary in an unpredictable manner. Another explanation could be that it results from the relevance of our index of predictability per se. Indeed temporal changes in resource abundance were done with relatively rough data as this index was based on NDVI measures within individuals' sfHR. Then, our index could underestimate temporal variation of forage resources. Indeed, the spatiotemporal resolution of NDVI could be inappropriate to

follow variation of sfHR size, as NDVI data have a temporal resolution of 16 days and a spatial resolution of 250 m (a pixel = 6.25 ha), while sfHR are occupied for, in average, 22 days (± 24 days) with a size of, in average, 63 ha (± 31 ha).

In conclusion, this study provides only partial support for the general prediction that space use behaviour should differ between females and males due to the influence of sexual selection in the slightly polygynous roe deer. We encourage further studies that investigate sexual differences in the ecological drivers of spatial behaviour in other large herbivores with a higher opportunity for sexual selection (e.g. red deer, bighorn).

Limites et perspectives

Dans ce chapitre, j'ai étudié la variation de surface des sfHR en relation avec la variation de la distribution spatio-temporelle des ressources et la qualité des ressources selon le sexe. Les résultats soulignent que mâles et femelles ne répondent pas de la même manière à la qualité et l'abondance des ressources, confirmant les différences comportementales des deux sexes face aux variations de disponibilité des ressources alimentaires, même chez une espèce peu dimorphique et peu polygyne telle que le chevreuil (Vanpé *et al.*, 2008). En effet, les femelles répondent considérablement à la variation de disponibilité des ressources alimentaires en diminuant la surface qu'elles utilisent lorsque la durée du jour augmente, reliée à la croissance des végétaux et traduisant donc une augmentation de l'abondance et de la qualité des ressources alimentaires pour les herbivores (Fryxell, 1991). Les mâles, en revanche, ne changent pas la surface qu'ils utilisent, et ce, peu importe la qualité et l'abondance des ressources alimentaires. La période que nous avons considérée concerne majoritairement la période où le chevreuil est territorial, expliquant pourquoi nous n'observons pas de relation entre surface des sfHR et durée du jour, puisqu'un mâle aura accès à davantage de femelles s'il défend un grand territoire, plutôt que s'il défend un territoire plus petit (Vanpé *et al.*, 2009b).

Cette étude, comme les précédentes, a ses limites. En effet, il faut noter que l'augmentation de la durée du jour, indexant la croissance des végétaux, correspond également à la période de la mise-bas et de lactation (Linnell *et al.*, 1998b). Durant cette période, les femelles de différentes espèces d'ongulés restreignent leurs mouvements, et donc la surface utilisée pour leurs activités, afin de rester à proximité de leur(s) faon(s) (D'Angelo *et al.*, 2004; DeMars *et al.*, 2013). Il serait donc intéressant de pouvoir distinguer la part des ressources et la part liée aux soins aux jeunes, dans la diminution de surface des sfHR chez les femelles à cette période. Pour cela il serait intéressant de différencier les femelles suivies par un ou plusieurs faons de celles qui n'en n'ont pas ou qui ont perdu leurs faons (*i.e.* prédation, fauchage, malnutrition, etc.). Il faut également noter que, chez cette espèce polygyne, les mâles sont en compétition pour accéder aux femelles (Emlen & Oring, 1977; Vanpé *et al.*, 2008). Ainsi, tous les mâles ne se reproduisent pas et tous ne sont pas territoriaux (Vanpé *et al.*, 2009a). Bien que nous n'ayons trouvé aucune réponse des mâles, en

termes de surface utilisée, en réponse à la variation de la durée du jour, il serait intéressant de reproduire ces analyses en distinguant les mâles territoriaux et les mâles non territoriaux, afin de déterminer si ce patron est effectivement dû à la sélection sexuelle chez le chevreuil.

Quoi qu'il en soit, cette étude est la première à réellement montrer que la relation entre surface du domaine vital (dans ce cas sous-unité du domaine vital) et qualité et abondance des ressource est sexe-dépendante. Ceci confirme que lorsqu'il y a sélection sexuelle chez une espèce, les deux sexes ne répondent pas de manière identique aux variations environnementales et adoptent un comportement spatial différent en fonction des ressources les plus limitantes de façon à maximiser leur succès reproducteur.

III. 5. References

Abbas, F., Morellet, N., Hewison, A.J.M., Merlet, J., Cargnelutti, B., Lourtet, B., Angibault, J.-M., Daufresne, T., Aulagnier, S. & Verheyden, H. (2011) Landscape fragmentation generates spatial variation of diet composition and quality in a generalist herbivore. *Oecologia*, **167**, 401–411.

Abbas, F., Picot, D., Merlet, J., Cargnelutti, B., Lourtet, B., Angibault, J.M., Daufresne, T., Aulagnier, S. & Verheyden, H. (2013) A typical browser, the roe deer, may consume substantial quantities of grasses in open landscapes. *European Journal of Wildlife Research*, **59**, 69–75.

Andersson, M. (1994) *Sexual selection* (ed. by J.R. Krebs and T. Clutton-Brock) Princeton University Press.

Armstrong, J.B., Takimoto, G., Schindler, D.E., Hayes, M.M. & Kauffman, M.J. (2016) Resource waves: Phenological diversity enhances foraging opportunities for mobile consumers. *Ecology*, **97**, 1099–1112.

Avgar, T., Mosser, A., Brown, G.S. & Fryxell, J.M. (2013) Environmental and individual drivers of animal movement patterns across a wide geographical gradient. *Journal of Animal Ecology*, **82**, 96–106.

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 herbivores grazing distribution patterns. *Journal of Range Management*, **49**, 386–400.

Barten, N.L., Bowyer, T.R. & Jenkins, K.J. (2001) Habitat Use by female caribou : Tradeoffs associated with parturition. *Journal of Wildlife Management*, **65**, 77–92.

Benhamou, S. (2014) Of scales and stationarity in animal movements. *Ecology letters*, **17**, 261–272.

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

Bjørneraas, K., Solberg, E.J., Herfindal, I., Van Moorter, B., Rolandsen, C.M., Tremblay, J.-P., Skarpe, C., Sæther, B.-E., Eriksen, R. & Astrup, R. (2011)

Moose *Alces alces* habitat use at multiple temporal scales in a human-altered landscape. *Wildlife Biology*, **17**, 44–54.

Bonal, R., Hernández, M., Ortego, J., Muñoz, A. & Espelta, J.M. (2012) Positive cascade effects of forest fragmentation on acorn weevils mediated by seed size enlargement. *Insect Conservation and Diversity*, **5**, 381–388.

Boomsma, J.J. (2007) Kin Selection versus Sexual Selection: Why the Ends Do Not Meet. *Current Biology*, **17**, 673–683.

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

Börger, L., Franconi, N., De Michele, G., Gantz, A., Meschi, F., Manica, A., Lovari, S. & Coulson, T. (2006) Effects of sampling regime on the mean and variance of home range size estimates. *Journal of Animal Ecology*, **75**, 1393–1405.

Burt, W.H. (1943) Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy*, **24**, 346–352.

Campos, F.A., Bergstrom, M.L., Childers, A., Hogan, J.D., Jack, K.M., Melin, A.D., Mosdossy, K.N., Myers, M.S., Parr, N.A., Sargeant, E., Schoof, V.A.M. & Fedigan, L.M. (2014) Drivers of home range characteristics across spatiotemporal scales in a Neotropical primate, *Cebus capucinus*. *Animal Behaviour*, **91**, 93–109.

Catchpole, E.A., Fan, Y., Morgan, B.J.T., Clutton-Brock, T.H. & Coulson, T. (2004) Sexual dimorphism, survival and dispersal in red deer. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*, **9**, 1–26.

Chase, C.W., Kimsey, M.J., Shaw, T.M. & Coleman, M.D. (2016) The response of light, water, and nutrient availability to pre-commercial thinning in dry inland Douglas-fir forests. *Forest Ecology and Management*, **363**, 98–109.

Clark, A.T.P. & Gilbert, F.F. (1982) Ecotones as a measure of deer habitat quality in central Ontario. *Journal of Applied Ecology*, **19**, 751–758.

Clutton-Brock, T.H. (1988) *Reproductive success: studies of individual variation in contrasting breeding systems*, The University of Chicago Press.

Clutton-Brock, T.H., Albon, S.D. & Guinness, F.E. (1989) Fitness costs of gestation and lactation in wild mammals. *Nature*, **337**, 260–262.

Corriale, M.J., Muschetto, E. & Herrera, E.A. (2013) Influence of group sizes and food resources in home-range sizes of capybaras from Argentina. *Journal of Mammalogy*, **94**, 19–28.

Couriot, O., Hewison, A.J.M., Saïd, S., Cagnacci, F., Chamaillé-Jammes, S., Linnell, J.D.C., Mysterud, A., Peters, W., Urbano, F., Heurich, M., Kjellander, P., Nicoloso, S., Berger, A., Sustr, P., Kroeschel, M., Soennichsen, L., Sandfort, R., Gehr, B. & Morellet, N. Truly sedentary? The multi-range tactic as a response to resource heterogeneity and unpredictability in a large herbivore. *Oecologia*.

Crawley, M.J. (1983) *Herbivory: The dynamics of animal-plant interaction*, Blackwell Scientific Publications.

D'Angelo, G.J., Comer, C.E., Kilgo, J.C., Drennan, C.D., Osborn, D.A. & Miller, K. V. (2004) Daily movements of female white-tailed deer relative to parturition and breeding. *Proceedings of the Annual Conference of the Southeastern Association of Fish and Wildlife Agencies*, **58**, 292–301.

DeMars, C.A., Auger-Méthé, M., Schlägel, U.E. & Boutin, S. (2013) Inferring parturition and neonate survival from movement patterns of female ungulates: a case study using woodland caribou. *Ecology and Evolution*, **3**, 4149–4160.

Duncan, P., Tixier, H., Hofman, R.R. & Lechner-Doll, M. (1998) Feeding strategies and the physiology of digestion in roe deer. *The European roe deer: the biology of success* (ed. by R. Andersen, P. Duncan, and J.D.C. Linnell), pp. 91–116. Scandinavian University Press.

Dunning, J.B., Danielson, B.J. & Pulliam, H.R. (1992) Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos*, **65**, 169–175.

Emlen, S.T. & Oring, L.W. (1977) Ecology , sexual selection , and the svolution of mating systems. *Science*, **197**, 215–223.

Fabiani, A., Galimberti, F., Sanvito, S. & Hoelzel, A.R. (2004) Extreme polygyny among southern elephant seals on Sea Lion Island, Falkland Islands. *Behavioral Ecology*, **15**, 961–969.

Fretwell, S.D. & Lucas, H.L. (1969) On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds - I. Theoretical development. *Acta Biotheoretica*, **19**, 16–36.

Fryxell, J.M. (1991) Forage quality and aggregation by large herbivores. *The American naturalist*, **138**, 478–498.

Fryxell, J.M. & Sinclair, A.R.E. (1988) Causes and consequences of migration by large herbivores. *Trends in Ecology & Evolution*, **3**, 237–241.

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

Greenwood, P.J. (1980) Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour*, **28**, 1140–1162.

Hansson, L.-A. & Åkesson, S. (2014) *Animal movement across scales*, Oxford University Press.

Hewison, A.J.M., Morellet, N., Verheyden, H., Daufresne, T., Angibault, J.-M., Cargnelutti, B., Merlet, J., Picot, D., Rames, J.-L., Joachim, J., Lourtet, B., Serrano, E., Bideau, E. & Cebe, N. (2009) Landscape fragmentation influences winter body mass of roe deer. *Ecography*, **32**, 1062–1070.

Hewison, A.J.M., Vincent, J.-P. & Reby, D. (1998) Social organisation of European roe deer. *The European roe deer: The Biology of Success* (ed. by R. Andersen, P. Duncan, and J.D.C. Linnell), pp. 189–219. Scandinavian University Press, Oslo.

Huggett, R. & Cheesman, J. (2002) *Topography and the environment*, Broché.

Jenni, D.A. (1974) Evolution of polyandry in birds. *American Zoologist*, **14**, 129–144.

Jönsson, K.I. (1997) Capital and income breeding as alternative tactics of resource use in reproduction. *Oikos*, **78**, 57–66.

Kie, J.G., Bowyer, R.T., Nicholson, M.C., Boroski, B.B. & Loft, E.R. (2002) Landscape heterogeneity at differing scales: effects on spatial distribution of mule deer. *Ecology*, **83**, 530–544.

Kotliar, N.B. & Wiens, J.A. (1990) Multiple scales of patchiness and patch structure : a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos*, **59**, 253–260.

Leopold, A.C. (1964) Plant growth and development, McGraw-Hill.

Lima, S.L. & Dill, L.M. (1990) Behavioural decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, **68**, 619–640.

Linnell, J.D.C. & Andersen, R. (1998) Territorial fidelity and tenure in roe deer bucks. *Acta Theriologica*, **43**, 67–75.

Linnell, J.D.C., Wahlström, K. & Gaillard, J.-M. (1998) From birth to independence. *The European roe deer: The Biology of Success* (ed. by R. Andersen, P. Duncan, and J.D.C. Linnell), pp. 257–283. Scandinavian University Press, Oslo.

Lovari, S., Serrao, G. & Mori, E. (2017) Woodland features determining home range size of roe deer. *Behavioural Processes*, **140**, 115–120.

McGraw, A.M., Terry, J. & Moen, R. (2014) Pre-parturition movement patterns and birth site characteristics of moose in northeast Minnesota. *Alces*, **50**, 93–103.

McLoughlin, P.D. & Ferguson, S.H. (2000) A hierarchical pattern of limiting factors helps explain variation in home range size. *Ecoscience*, **7**, 123–130.

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**, 1326–1339.

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**, 999–1010.

Mueller, T. & Fagan, W.F. (2008) Search and navigation in dynamic environments - from individual behaviors to population distributions. *Oikos*, **117**, 654–664.

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**, 683–694.

Náhlik, A., Sándor, G., Tari, T. & Király, G. (2009) Space use and activity patterns of red deer in a highly forested and in a patchy forest-agricultural habitat. *Acta Silvatica & Lignaria Hungarica*, **5**, 109–118.

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**, 19052–19059.

Owen-Smith, N. & Martin, J. (2015) Identifying Space Use at Foraging Arena Scale within the Home Ranges of Large Herbivores. *PloS One*, **10**, e0128821.

Parker, G.. (1974) Assessment strategy and the evolution of animal conflicts. *Journal of Theoretical Biology*, **47**, 223–243.

R Development Core Team (2014) *R: a language and environment for statistical computing*.

Rechetelo, J., Grice, A., Reside, A.E., Hardesty, B.D. & Moloney, J. (2016) Movement Patterns, Home Range Size and Habitat Selection of an Endangered Resource Tracking Species, the Black-Throated Finch (*Poephila cincta cincta*). *Plos One*, **11**, e0167254.

Revilla, E. & Wiegand, T. (2008) Individual movement behavior, matrix heterogeneity, and the dynamics of spatially structured populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **105**, 19120–19125.

Richard, E., Saïd, S., Hamann, J.-L. & Gaillard, J.-M. (2014) Daily, seasonal and annual variations in individuals home range overlap of two sympatric species of deer. *Canadian Journal of Zoology*, **92**, 853–859.

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**, 1280–1295.

Saïd, S., Gaillard, J.-M., Widmer, O., Débias, F., Bourgoin, G., Delorme, D. & Roux, C. (2009) What shapes intra-specific variation in home range size? A case study of female roe deer. *Oikos*, **118**, 1299–1306.

Saïd, S. & Servanty, S. (2005) The influence of landscape structure on female roe deer home-range size. *Landscape Ecology*, **20**, 1003–1012.

Di Stefano, J., Coulson, G., Greenfield, A. & Swan, M. (2011) Resource heterogeneity influences home range area in the swamp wallaby *Wallabia bicolor*. *Ecography*, **34**, 469–479.

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

Trivers, R. (1972) *Parental investment and sexual selection*. *Sexual Selection and the Descent of Man* (ed. by B. Campbell), pp. 53–95. Aldine Press, Chicago.

Tufto, J., Andersen, R. & Linnell, J. (1996) Habitat use and ecological correlates of home range size in a small cervid: the roe deer. *Journal of Animal Ecology*, **65**, 715–724.

Van Beest, F.M., Rivrud, I.M., Loe, L.E., Milner, J.M. & Mysterud, A. (2011) What determines variation in home range size across spatiotemporal scales in a large browsing herbivore? *Journal of Animal Ecology*, **80**, 771–785.

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

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

Vanpé, C., Gaillard, J., Morellet, N., Kjellander, P., Liberg, O., Delorme, D. & Hewison, A.J.M. (2009a) Age-Specific Variation in Male Breeding Success of a Territorial Ungulate Species, the European Roe Deer. *Journal of Mammalogy*, **90**, 661–665.

Vanpé, C., Kjellander, P., Galan, M., Cosson, J.-F., Aulagnier, S., Liberg, O. & Hewison, A.J.M. (2008) Mating system, sexual dimorphism, and the

opportunity for sexual selection in a territorial ungulate. *Behavioral Ecology*, **19**, 309–316.

Vanpé, C., Morellet, N., Kjellander, P., Goulard, M., Liberg, O. & Hewison, A.J.M. (2009b) Access to mates in a territorial ungulate is determined by the size of a male's territory, but not by its habitat quality. *Journal of Animal Ecology*, **78**, 42–51.

Wiens, J.A. (1976) Population responses to patchy environments. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **7**, 81–120.

Worton, B.J. (1989) Kernel methods for estimating the utilization in home-range studies. *Ecology*, **70**, 164–168.

Discussion

Photo prise dans le site d'étude d'Aurignac (31), un matin de capture.

Le mouvement de chaque animal modifie la dynamique de la population dans laquelle il se trouve, par les mouvements entre patchs, les mouvements de dispersion ou encore de migration (Turchin, 1998; Revilla & Wiegand, 2008; Morales et al., 2010). En effet, tous ces mouvements contribuent à la modification de la distribution des individus dans la population ou métapopulation et affectent la valeur adaptative des individus, modifiant ainsi le taux de croissance de la population (Turchin, 1991; Revilla & Wiegand, 2008). La valeur adaptive est liée aux mouvements inter-patchs, selon la qualité des patchs visités, le risque de prédation dans les patchs et les risques liés aux mouvements (i.e. collision, prédation, chasse) (Clarke, 1983; Scrimgeour & Culp, 1994; Gunson et al., 2011). La dispersion et la migration sont, quant à elles, des mouvements entre populations d'une métapopulation qui participent aux flux de gènes et qui sont soumis aux mêmes risques que les mouvements inter-patchs mais qui engendrent des coûts directement liés à la locomotion (Bowler & Benton, 2005; Hüppop et al., 2006; Bonte et al., 2012; Johansson et al., 2014). En jouant un rôle dans la dynamique des populations, le mouvement d'un individu a un effet sur le fonctionnement d'un écosystème, puisque celui-ci dépend étroitement de la dynamique des populations présentes (Hastings et al., 2011; Brose & Hillebrand, 2016; Lampert & Hastings, 2016).

Le mouvement animal a fasciné l'Homme depuis des milliers d'années, comme en atteste le texte d'Aristote (384-322 av. J.-C.), de Motu Animalium, qui rassemble les mécanismes généraux du mouvement animal, en abordant la complexité des séquences qui façonnent le mouvement (Nussbaum, 1976). Durant les 30 dernières années, les études sur le mouvement se sont multipliées, et ce, grâce aux avancées technologiques, permettant de suivre les trajectoires individuelles de plus en plus précisément et durant plusieurs années (Holyoak et al., 2008). Il est évident que ces études ont permis de progresser dans la compréhension de certains patrons de mouvements, leur mécanisme ainsi que leurs causes et leurs conséquences sur les individus, les populations, les espèces et les écosystèmes (Holyoak et al., 2008; Nathan et al., 2008). Pour autant, il reste une part d'inconnue dans notre compréhension de ces processus. De nombreuses études ont analysé l'impact des variations spatiotemporelles de l'environnement sur les mouvements à fine (i.e. mouvements intra- et inter-patch) et à large échelles spatiotemporelles (i.e. mouvements inter-saisonniers) (Fauchald, 1999; Fritz et al., 2003; Bunnefeld et al., 2011; Chapman et al., 2011b; Allen et al., 2014; Singh et al., 2016). Cependant, les

impacts sur le mouvement à une échelle intermédiaire (i.e. mouvements intra-saisonniers) restent peu étudiés. Pourtant, les caractéristiques de l'environnement, comme la distribution des ressources alimentaires, des prédateurs ou des congénères ne varient pas seulement de façon saisonnière ou journalière, mais également de façon intra-saisonnière (Massé & Côté, 2013; Basille et al., 2015). Puisque les variations spatiotemporelles intra-saisonnières de la distribution des ressources et du risque peuvent inciter un animal à se déplacer pour accéder à des ressources disponibles dans l'environnement ou pour éviter le risque, il est judicieux de comprendre les mécanismes de mouvement à l'échelle intra-saisonnière. Cette thèse, analysant le mouvement animal à cette échelle, apporte de nouvelles lumières sur le mouvement animal. Cependant, même si ma thèse apporte quelques éléments de réponse aux questions régulièrement abordées en écologie du mouvement (Nathan 2008), elle pose également de nouvelles questions pour la compréhension des mouvements à cette échelle.

I. Hiérarchie du mouvement

Les études sur le mouvement partent du principe qu'il a une structure hiérarchique et que les patrons de mouvement à des échelles inférieures façonnent ceux aux échelles supérieures (Charnov & Orians, 1973; Kotliar & Wiens, 1990; Owen-Smith *et al.*, 2010), ou inversement (Rettie & Messier, 2000). La tactique de multi-range, consistant à l'utilisation de plusieurs domaines vitaux sous-saisonniers (*sub-seasonal functional home ranges*, sfHR), spatialement et temporellement distincts, semble donc s'insérer à un niveau hiérarchique entre mouvements inter-patchs et migration entre domaines vitaux saisonniers. Mais le mouvement est-il réellement hiérarchique ?

C'est un point de vue. Benhamou (2014) suggère que si l'on augmente la résolution, nous observerons de nombreuses phases stationnaires ; à l'inverse, en diminuant la résolution, afin de ne pas être perturbé par les phases stationnaires à très fine échelle, nous observerons des phases stationnaires plus longues. Par exemple, en observant la trajectoire d'un individu migrateur à l'échelle saisonnière

avec une résolution d'une ou deux localisations par jour, on observera la formation d'un domaine vital saisonnier. En élargissant la fenêtre temporelle sur plusieurs années et en diminuant la résolution, on observera la formation d'un domaine vital global comprenant les deux domaines vitaux saisonniers ainsi que le couloir de migration, où l'individu effectue ses trajets de migration, et ainsi de suite (Benhamou, 2014). *A contrario*, en observant cette même trajectoire à l'échelle saisonnière, en augmentant la résolution à plusieurs localisations par heure, il est possible d'observer de nombreuses phases stationnaires correspondant aux patchs d'alimentation, de repos, etc. (Edelhoff *et al.*, 2016). Comme Van Moorter (2008) l'a souligné dans sa thèse sur la sélection de l'habitat chez le chevreuil, considérer une structure hiérarchique n'est peut-être pas le fonctionnement réel (*i.e.* perception de l'animal), mais cela permet d'établir une organisation dans le but d'analyser la sélection de l'habitat ou le mouvement animal, puisque cela reflète la structure hiérarchique de l'environnement et cela donne un cadre conceptuel simple. Il ajoute que cela permet de nous faire réfléchir à la notion d'échelles et comment les différents niveaux de sélection ou, dans notre cas, de mouvement, peuvent interagir entre eux.

En analysant les trajectoires individuelles à l'échelle intra-saisonnière, nous observons des phases stationnaires, correspondant à des unités distinctes, les sfHR, dans lesquelles un animal reste une à plusieurs semaines à exploiter les mêmes patchs avant de changer d'unité. A plus large échelle temporelle, nous observons une fidélité spatiale dans un domaine vital saisonnier ou annuel. Ceci peut, effectivement, être interprété comme une structuration hiérarchique du mouvement, amenant potentiellement à reconsidérer les processus de sélection. Il est classique de considérer que les processus de sélection se font selon plusieurs niveaux hiérarchiques (Johnson, 1980) : la sélection de premier ordre correspond à la sélection de l'aire de répartition de l'espèce considérée, la sélection de second ordre correspond à la sélection du domaine vital de l'individu dans cette aire de répartition, la sélection de troisième ordre correspond aux habitats qu'il va sélectionner dans son domaine vital et enfin, la sélection de quatrième ordre correspond à la sélection de ressources alimentaires dans un habitat (Johnson, 1980). Par la suite, des ordres supplémentaires ont été proposés, notamment un ordre zéro, qui remplace le premier ordre et qui correspond à l'aire de répartition géographique de l'espèce, le premier ordre correspondant à la répartition d'une population dans l'aire de répartition de l'espèce ; ou encore, il a été proposé une division d'un ordre en deux sous-ordres

(Meyer & Thuiller, 2006). Les auteurs divisent, par exemple, le troisième ordre en deux sous-ordres 3a et 3b, le premier correspondant à la sélection d'un ensemble de patchs dans le domaine vital d'un individu et le second correspondant à un patch homogène (Meyer & Thuiller, 2006). La sélection correspondant à ce que l'animal va utiliser par rapport à ce qui est disponible au niveau hiérarchique considéré (Johnson, 1980), la difficulté est de savoir ce qui est réellement disponible pour un individu (Silvy, 2012). Lors de la migration, un animal utilise deux domaines vitaux saisonniers spatialement et temporellement distincts (Dingle & Drake, 2007). En hiver, les habitats présents dans le domaine vital estival d'un animal migrateur lui sont, dans la plupart des cas, indisponibles, et inversement, puisqu'il ne va pas faire des allers-retours entre son domaine vital estival et hivernal chaque jour. C'est pourquoi les études s'intéressant à la sélection de l'habitat de troisième ordre considèrent chaque domaine vital saisonnier séparément (Leisler, 1992; Beck *et al.*, 2013; Domenech *et al.*, 2015). De la même façon, dans le cas de la tactique de multi-range, les individus utilisent plusieurs sfHR spatialement et temporellement distincts. Ainsi, si un sfHR reflète la disponibilité des habitats, il pourrait être pertinent de ne pas considérer les autres zones non utilisées du domaine vital global, correspondant aux sfHR occupés à une autre période. En considérant la totalité du domaine vital saisonnier d'un animal, il peut sembler qu'un animal réalise une sélection ou un évitement, alors qu'en réalité l'animal peut ne pas répondre de cette façon à ce qui lui est réellement disponible (Hjermann, 2000; Freitas *et al.*, 2008). S'il en était ainsi, les analyses de sélection de l'habitat de troisième ordre devraient considérer chaque sfHR durant sa période d'occupation comme disponible. *A contrario*, si un sfHR ne reflète pas la disponibilité des ressources mais que cela représente la sélection d'un ensemble d'habitats dans le domaine vital saisonnier ou global d'un animal, cela pourrait correspondre à un ordre de sélection supplémentaire dans le processus de sélection, se situant entre la sélection de second ordre et la sélection de troisième ordre. Ceci pose alors la question de savoir ce qui est réellement disponible à chaque moment pour un animal et implicitement de savoir ce que représente un sfHR pour un animal.

II. De nombreux sfHR

Dans le premier chapitre, nous avons vu que le nombre de sfHR et la distance parcourue entre sfHR varient en fonction de la distribution spatiotemporelle des ressources dans l'environnement. Mais l'occupation de plusieurs sfHR est-elle uniquement liée à une modification de la disponibilité, de la qualité ou de l'abondance des ressources alimentaires dans le paysage ? Le deuxième chapitre de ma thèse indique que l'occupation de plusieurs sfHR permet à certains individus de suivre la vague verte mais que ce n'est pas le cas pour tous les individus. Le changement de sfHR ne semble donc pas uniquement lié au fait de suivre la disponibilité des ressources alimentaires. Chaque sfHR peut avoir des fonctions différentes dans le but de satisfaire les besoins d'un animal. Il a par exemple été démontré chez l'élan, le Cerf mulet (*Odocoileus hemionus*) et le Mouflon méditerranéen (*Ovis gmelini musimon x Ovis sp.*), que les femelles vont se déplacer afin de sélectionner un site différent pour la mise-bas et la période qui suit, probablement pour rejoindre un site où le risque de prédation est plus faible que le site occupé avant la mise-bas ou lorsque les jeunes sont sevrés (Bowyer *et al.*, 1999; Long *et al.*, 2009; McGraw *et al.*, 2014; Marchand *et al.*, 2015). Lors de la mise-bas et dans les semaines qui suivent, les femelles et leurs petits sont plus vulnérables au risque de prédation, puisque leurs mouvements sont restreints à cette période, par la présence des jeunes qui ne peuvent pas encore se déplacer comme les adultes (Bongi *et al.*, 2008; Panzacchi *et al.*, 2009; DeMars *et al.*, 2013). Ceci peut alors se traduire par l'occupation d'un sfHR différent durant cette période.

Le changement de sfHR pourrait également correspondre à un changement de perception de la distribution du risque dans le paysage. En effet, un animal ajuste son comportement spatial selon sa perception de la distribution spatiale du risque dans le paysage (Lima & Dill, 1990; Stephens *et al.*, 2007). Il a été démontré que de nombreuses espèces altèrent leur sélection de l'habitat entre zones risquées et zones non risquées, et privilégient les habitats fermés, moins risqués, que les habitats ouverts, dans les zones où le risque de prédation est élevé (Heithaus & Dill, 2002; Djagoun *et al.*, 2014). Ainsi, si la distribution du risque dans le paysage, ou la perception du risque pour un individu, change temporellement, les animaux ont besoin d'adapter leur comportement spatial et donc leurs mouvements. Par exemple,

les cervidés modifient leur régime alimentaire, traduisant une modification de sélection de l'habitat lorsque la saison de chasse est ouverte (Morgantini & Hudson, 1985; Marchand *et al.*, 2015), ou après réintroduction d'un grand prédateur dans l'environnement (White *et al.*, 2012), afin de privilégier les habitats où ils seront le plus en sécurité. Ainsi, un changement spatiotemporel dans la perception de la distribution du risque peut amener un individu à changer de sfHR, afin de concentrer ses mouvements dans des zones où il sera plus en sécurité.

La variation de la distribution des ressources est un facteur important impactant la tactique de multi-range et comme nous venons de le voir, la variation de la distribution des risques pourrait également contribuer à l'utilisation de plusieurs sfHR. Cependant, la perception du risque ou, tout du moins, la réponse des animaux face au risque peut varier entre individus (Ciuti *et al.*, 2012). Ceci est notamment lié à l'existence de personnalités contrastées entre individus d'une même population, définie comme l'ensemble des différences comportementales et physiologiques entre individus, fortement répétables et consistantes dans le temps et à travers les situations (Réale *et al.*, 2007). Ces différences comportementales sont connues pour impacter le comportement spatial des individus (Spiegel *et al.*, 2017). Par exemple, chez le chevreuil, les individus les plus vigilants et les moins tolérant à l'approche d'un homme, lors de leurs activités d'alimentation, utilisent davantage le milieu ouvert de jour que les individus les moins vigilants et les plus tolérants (Bonnot *et al.*, 2015). Ou encore, les individus les plus téméraires sont ceux qui sont le plus enclins à entreprendre une dispersion, comme cela a été démontré chez la gambusie (*Gambusia affinis*, Cote *et al.*, 2010) ou le chevreuil (Debeffe *et al.*, 2014b), ou à migrer, comme cela a été mis en évidence chez le gardon (*Rutilus rutilus*) (Chapman *et al.*, 2011c). Ceci semble être lié au fait que ces individus sont également ceux qui seront le plus explorateurs (Réale *et al.*, 2007) et qui, de par leurs explorations, pourront avoir une meilleure connaissance de la localisation et de la disponibilité des ressources, en dehors de leur domaine vital (Debeffe *et al.*, 2013). Ainsi, la personnalité des individus pourrait également impacter la tactique de multi-range, en termes de nombre de sfHR occupés ou de surface des sfHR. Par exemple, si les individus les plus explorateurs et/ou plus téméraires sont plus enclins à migrer (Chapman *et al.*, 2011c), on peut supposer qu'ils sont également plus enclins à changer de sfHR. D'autre part, un animal plus vigilant et plus réactif à l'approche d'un risque durant ses activités d'alimentation utiliserait davantage le milieu ouvert

(Bonnot *et al.*, 2015), conduisant cet individu à occuper de grands sfHR, puisque nous avons pu voir que la surface des sfHR était plus grande dans les habitats ouverts que dans les habitats forestiers.

En suivant ces hypothèses, un sfHR ne reflèterait donc pas uniquement la disponibilité des ressources dans le domaine vital saisonnier d'un animal, mais s'assimilerait davantage à la sélection d'un ensemble d'habitats répondant à ses besoins à un moment donné. Un sfHR est une surface occupée pendant une à plusieurs semaines et dans laquelle un animal réalise ses activités habituelles, ce qui, *sensu* Burt (1943), s'assimile à la définition d'un domaine vital. Un sfHR aurait donc la fonction d'un domaine vital, que l'animal déplacerait dans l'environnement selon ses besoins et motivations, et pourrait ainsi correspondre à un ordre de sélection supplémentaire dans les processus de sélection de l'habitat (Johnson, 1980).

III. Que cela implique-t-il pour l'animal ?

Dans le deuxième chapitre, j'ai analysé les conséquences, en termes de succès reproducteur annuel, des différences d'accès aux ressources de bonne qualité liées à la tactique de multi-range, pour les femelles. Les résultats montrent que la tactique de multi-range engendre des différences d'accès aux ressources de bonne qualité entre les individus. En quittant leur premier sfHR, certains individus accèdent à des ressources de meilleure qualité, d'autres à des ressources de moins bonne qualité et finalement, pour les derniers, cette tactique n'apporte aucun changement dans la qualité des ressources disponibles. Les différences d'accès aux ressources de bonne qualité que nous avons observé proviennent de la composition des sfHR, du nombre de sfHR occupés et de la date à laquelle les individus quittent leur premier sfHR. Cependant, nous n'avons pu établir aucun lien entre ces différences d'accès aux ressources de bonne qualité et le succès reproducteur annuel des femelles. La qualité des ressources alimentaires a été calculée à partir de l'indice de végétation par différence normalisé (*normalized difference vegetation index*, NDVI). Cet indice a une résolution spatiale de 250 mètres. Cette résolution est probablement trop grossière pour indexer la variation spatiotemporelle des ressources consommées par le chevreuil (voir les limites de l'étude, ci-dessous). De plus, une étude a analysé la

distance écologique (*i.e.* différence de niches écologiques) entre domaine vital hivernal et domaine vital estival de chevreuils migrateurs et la distance écologique entre niches des migrateurs et résidents (Peters *et al.*, 2017). Cette étude a démontré que la migration était expliquée par un ensemble de variables environnementales déterminant la niche écologique des individus, comme par exemple la pente, l'élévation altitudinale ou encore le couvert végétal, et n'était pas seulement expliquée par la productivité végétale (Peters *et al.*, 2017). La tactique de multi-range pourrait avoir des conséquences sur la valeur adaptative des individus, puisque le changement de sfHR serait lié à un changement de niche écologique, plus ou moins important selon les individus. Ainsi, il serait pertinent d'analyser les conséquences que peut avoir la différence de niche écologique entre sfHR, sur le succès reproducteur des individus.

Peut-être aussi aurait-il fallu explorer le lien direct entre tactique de multi-range et succès reproducteur, puisque la tactique de multi-range implique un déplacement du domaine vital sous-saisonnier, impliquant une perte de familiarité pour les individus, qui pourrait avoir des conséquences sur la valeur adaptative des individus. En effet, de nombreuses espèces, de toutes les classes de vertébrés, montrent une fidélité spatiale en occupant un domaine vital stable ou en défendant le même territoire d'année en année (Piper, 2011). L'utilisation d'un domaine vital ou d'un territoire stable proviendrait des bénéfices qu'aurait un animal à connaître son environnement et à mémoriser l'emplacement des ressources et la période où celles-ci sont disponibles dans le paysage (Brown *et al.*, 2008; Van Moorter *et al.*, 2009; Wolf *et al.*, 2009). Cette mémorisation de l'emplacement des ressources de qualité et des caractéristiques de l'environnement permettrait aux individus de maximiser leur valeur adaptative via une meilleure survie et un meilleur succès reproducteur (Brown *et al.*, 2008). Par exemple, il a été démontré chez un mollusque brouteur d'algue, le *Lottia gigantea*, et chez le mouton (*Ovis sp.*), qu'ils peuvent retenir les zones fournissant des ressources alimentaires abondantes et de qualité et donc exploiter au mieux ces ressources alimentaires en faisant preuve de fidélité spatiale (Dumont & Hill, 2001; Shanks, 2002). La connaissance de l'environnement pourrait également permettre à un animal d'effectuer une trajectoire plus efficace, en termes de rapidité ou de coûts associés (Stamps, 1995), comme cela a été, par exemple, démontré expérimentalement chez le poisson éléphant (*Gnathonemus petersii*). Connaitre son environnement permet aussi d'échapper plus facilement aux prédateurs, comme cela

a été démontré chez le poisson arc-en-ciel (*Melanotaenia duboulayi*) ou encore chez *Anolis aeneus*, une espèce de lézards (Clarke *et al.*, 1993; Brown, 2001). Yoder *et al.* (2004), confirment ces résultats en mettant en évidence que les gélinottes huppées (*Bonasa umbellus*) qui vont disperser ont un risque de prédation plus élevé que les gélinottes philopatriques, plus familières avec leur environnement. Outre les risques liés à la perte de familiarité, le mouvement en lui-même comporte de nombreux risques et des coûts. Parmi les principaux risques, il existe notamment le risque de rencontrer un prédateur, d'être parasité, d'être chassé, d'entrer en collision avec un véhicule, d'être confronté à une construction humaine ou de se noyer (Møller & Erritzoe, 1998; Wilson *et al.*, 2006; Gagnon *et al.*, 2007; Hebblewhite & Merrill, 2007; Westerdahl *et al.*, 2014). Les coûts associés au mouvement sont les coûts directement liés à la locomotion (Johansson *et al.*, 2014) ou les coûts indirects liés aux opportunités manquées par l'animal alors qu'il était en déplacement (*i.e.* allocation du temps à une autre activité, opportunité d'alimentation ou de reproduction manquée sur le lieu qu'il a quitté) (Bonte *et al.*, 2012). La tactique de multi-range implique de changer d'environnement à plusieurs reprises, entraînant une potentielle perte de familiarité ainsi que des coûts et une prise de risque durant le trajet entre sfHR.

Mais alors, quelles sont les conséquences pour un animal qui occupe de nombreux sfHR par rapport à celui qui en occupe peu ? Vaut-il mieux adopter une tactique *low risk, low gain* (Linnell & Andersen, 1998; Brown & Kotler, 2004) et rester à un endroit que l'on connait, au risque de ne pas avoir accès à certaines ressources car celles-ci sont indisponibles ou être soumis à un risque de prédation plus élevé (si la motivation de l'animal était de changer de sfHR car le risque de prédation a augmenté dans son sfHR précédent), par exemple ? Ou vaut-il mieux adopter une tactique *high risk, high gain* et prendre davantage de risque en changeant de sfHR et perdre provisoirement la connaissance de l'environnement local, mais potentiellement accéder à des ressources de meilleure qualité ou aller dans un sfHR où le risque de prédation sera plus faible ? Il a été démontré, par exemple, que les cerfs migrateurs sont plus exposés au risque de prédation pendant le trajet de migration mais bénéficient d'un risque de prédation plus faible dans leur domaine vital estival que s'ils étaient restés dans leur domaine vital hivernal (Hebblewhite & Merrill, 2007). C'est la balance entre coûts et bénéfices de chacune des tactiques (*i.e.* résidence et migration) qui permet le maintient de la migration

partielle dans une population (Chapman *et al.*, 2011a,b). Dans une étude réalisée sur des femelles de caribou (*Rangifer tarandus caribou*) au Canada, Lafontaine *et al.* (2017) ont démontré que les femelles sont très fidèles à leur domaine vital estival, mais ont tendance à être peu fidèles et à ne pas retourner dans le même domaine vital hivernal d'une année à l'autre. Les auteurs suggèrent que ces deux tactiques participent à maximiser la valeur adaptative individuelle. En effet, les femelles mettent bas dans leur domaine vital estival et une forte fidélité spatiale en été est corrélée à une meilleure survie des faons, alors qu'en hiver, une faible fidélité spatiale permet au caribou d'échapper au risque de prédation par le loup (*Canis lupus*). Dans le cas de la tactique de multi-range, la balance entre coûts et bénéfices peut dépendre de différences interindividuelles (*i.e.* personnalité). Il est admit que les individus les plus explorateurs explorent loin, rapidement et de façon superficielle pour avoir une connaissance globale de l'environnement et chercher les ressources disponibles, alors que les moins explorateurs vont moins loin mais ont une connaissance plus fine de leur environnement leur permettant d'exploiter au mieux les ressources de leur environnement local (van Overveld & Matthysen, 2010). Un individu explorateur tirerait davantage de bénéfices en occupant de nombreux sfHR, pour suivre la disponibilité des ressources dans l'environnement, alors qu'un individu moins explorateur tirerait davantage de bénéfices en occupant peu de sfHR, puisqu'il a une connaissance fine de la distribution des ressources au seins de ceux-ci, lui permettant de les exploiter au mieux.

La première question est donc de savoir si la tactique de multi-range implique réellement une perte de familiarité de l'individu avec son environnement. Pour répondre à cela, il serait intéressant de vérifier si un individu réutilise les mêmes sfHR, avec la même chronologie, d'une année sur l'autre. Auquel cas cela voudrait dire que l'animal valorise la familiarité avec son environnement. La deuxième question que l'on peut se poser est de savoir s'il y a des différences de coûts et/ou de bénéfices à occuper plus ou moins de sfHR ou des sfHR plus ou moins éloignés les uns des autres. Pour répondre à cela, il serait intéressant d'identifier quels sont les individus qui occupent de nombreux sfHR et ceux qui en utilisent peu, et voir les conséquences que cela peut avoir sur leur valeur adaptative. Par exemple, Monestier *et al.* (2015) ont démontré que les faons des femelles les plus réactives ont une meilleure survie dans un habitat ouvert que dans un habitat forestier ou que les faons des femelles les moins réactives en milieu ouvert. Inversement, les faons des femelles

les moins réactives ont une meilleure survie dans un habitat forestier que dans un habitat ouvert ou que les faons des femelles les plus réactives dans un habitat forestier. De façon similaire, la personnalité des individus peut interagir avec la tactique de multi-range et créer des différences en termes de bénéfices. Si le fait de changer souvent de sfHR accroit les bénéfices pour un individu explorateur, un individu explorateur utilisant de nombreux sfHR devrait avoir une meilleure survie ou un meilleur succès reproducteur que celui qui en occupe peu ou qu'un individu moins explorateur occupant de nombreux sfHR. A contrario, un individu peu explorateur occupant peu de sfHR devrait avoir une survie ou un succès reproducteur plus élevé que celui occupant de nombreux sfHR ou qu'un explorateur occupant peu de sfHR (Fig. D1).

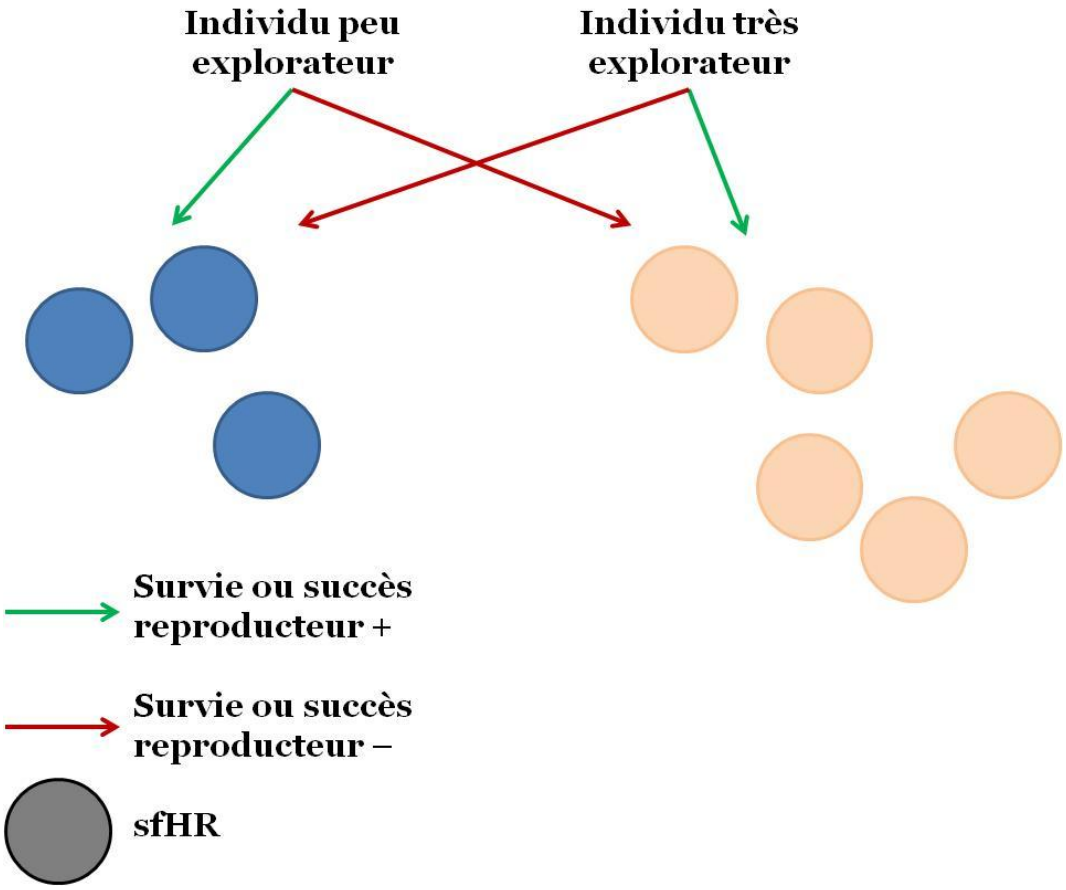


Fig. D1 : Potentielles conséquences du nombre de domaines vitaux sous-saisonniers (sfHR) occupés sur la survie ou sur le succès reproducteur d'un individu selon qu'il soit plus ou moins explorateur. Les flèches vertes représentent un bénéfice pour l'individu en termes de survie ou de succès reproducteur, alors que les flèches rouges représentent un désavantage.

IV. Changements globaux et impact sur les populations et écosystèmes

Jusqu'à maintenant, et ce depuis 10 000 ans, la Terre a connu une stabilité climatique peu ordinaire, selon les études qui ont été faites relatant des variations climatiques passées (Lovejoy, 2010). Mais depuis quelques années, la planète connait de nouvelles variations climatiques, présumées s'amplifier dans les années à venir (Lovejoy, 2010). Outre ces cycles climatiques naturels, l'Homme a été responsable de gros changements dans le paysage, en termes de fragmentation et de perte des habitats, en particulier durant les derniers siècles (Bennett & Saunders, 2010; Laurance *et al.*, 2010). La destruction et la fragmentation des habitats ont des conséquences dramatiques, en étant les premières causes d'extinction spécifique, et sont dues en particulier à l'agriculture, à l'exploitation forestière, minière, au chalutage et à l'urbanisation (Laurance *et al.*, 2010). En dehors des quelques forêts primaires que l'on retrouve en Amazonie, dans le bassin du Congo, en Indonésie et dispersées ça et là, la quasi-totalité de la planète a été modifiée par les pratiques agricoles, l'exploitation forestière et minière, etc. (Millenium Ecosystem Assessment, 2005). Même si la volonté d'une agriculture plus raisonnée voit le jour, sa forme intensive est encore en expansion dans le monde.

Dans les systèmes agro-sylvo-pastoraux, l'environnement est soumis à des changements spatiotemporels imprévisibles et bien souvent brutaux affectant la distribution de la flore et de la faune sauvage (Bennett *et al.*, 2006; Bennett & Saunders, 2010). Les pratiques d'élevage sont responsables de changements intra-annuels imprévisibles dans l'environnement, lorsque les troupeaux sont changés d'enclos ou de zone de pâture plusieurs fois dans l'année. Parmi ces changements, certains conduisent à l'évitement de ces zones par la faune sauvage, notamment la présence du bétail lui-même, mais également la présence de fèces, de clôtures, la pression d'herbivorie sur les végétaux, etc. (Vavra, 2005; Sevila, 2015). Cependant, lorsque les troupeaux sont enlevés des zones de pâtures, ces zones peuvent être attractives pour la faune sauvage, puisque les troupeaux participent à l'amélioration de la qualité de l'habitat (Vavra, 2005). L'agriculture et l'exploitation forestière conduisent à des changements inter- et intra-annuels. En particulier, la rotation des cultures crée un schéma qui ne se répète pas d'une année à l'autre dans

l'environnement et la récolte des cultures, les coupes forestières, les fauches, etc. sont responsables de la variabilité intra-annuelle de la disponibilité des ressources dans l'environnement (Smith & Jones, 1991; Green, 1995; Réounodji, 2003). La tactique de multi-range peut être une manière de pallier cette imprévisibilité et cette diminution brutale de disponibilité des ressources dans le domaine vital d'un animal, en changeant de sfHR au moment où une des ressources devient indisponible au sein de celui-ci.

En plus des modifications que nous venons de voir, les variations climatiques naturelles et changements induits par l'Homme entrent en interaction, amplifiant les altérations que subit l'environnement, nommés changements globaux et définis comme les interactions entre variations naturelles et effets anthropiques, sur la structure physique et biologique des écosystèmes (Ecosystems Panel *et al.*, 2000). Ces bouleversements sont connus pour accentuer les variations naturelles des cycles terrestres, notamment par l'augmentation des taux d'azote et de phosphore relâchés dans les sols et les écosystèmes aquatiques et de méthane et de dioxyde de carbone dans l'atmosphère, résultant en une acidification des sols, une eutrophisation des milieux et une augmentation des gaz à effet de serre, accélérant ainsi les processus de changements globaux et de réchauffement climatique (Tilman *et al.*, 2001). Les conséquences, déjà observables sont une avancée du printemps et un retard de l'hiver, d'année en année, des hivers doux avec des épisodes de dégel et des étés plus longs et plus secs (Parmesan, 2006; Lovejoy, 2010). Il a également été recensé une multiplication des évènements de feux sauvages et une augmentation du nombre de cyclones et de crues ainsi que d'autres évènements climatiques ponctuels intenses qui sont généralement suivis par la destruction d'habitats (Flannigan *et al.*, 2000; Lovejoy, 2010; Trenberth, 2011; Walsh *et al.*, 2014).

Pour la plupart des espèces, des oiseaux, aux insectes, en passant par les poissons, les mollusques et les mammifères (Bowyer *et al.*, 1998; Cook *et al.*, 2004; Visser & Both, 2005; van Asch & Visser, 2007), la survie des jeunes, et donc la valeur adaptative des adultes, dépend étroitement de la synchronisation de la date d'éclosion ou de mise-bas avec le pic de disponibilité, d'abondance et de qualité des ressources alimentaires (Stenseth & Mysterud, 2002; Visser & Both, 2005). L'avancée du printemps va, en premier lieu, avoir un effet sur la phénologie des végétaux, qui va débuter plus tôt, car déclenchée par les variations de température (Bertin, 2008),

impactant ainsi toute la chaine alimentaire (Stenseth & Mysterud, 2002). Or, de nombreuses espèces migrent et se reproduisent dans leur domaine vital estival, étant un habitat approprié, leur fournissant des ressources de bonne qualité en abondance (Lack, 1968; Orr, 1970; Shaw, 2016). Une avancée du printemps peut ainsi induire une désynchronisation (*Mismatch*) entre l'arrivée dans le domaine vital estival d'une espèce migratrice et le pic de disponibilité, d'abondance et de qualité des ressources alimentaires (Visser & Both, 2005; Post *et al.*, 2008). De nombreuses études se sont donc intéressées à l'hypothèse de synchronisation/désynchronisation (*Match/Mismatch Hypothesis*, MMH, Durant *et al.*, 2007), puisqu'une désynchronisation peut, par le biais de la valeur adaptative d'un individu, altérer directement les dynamiques des populations et le fonctionnement des écosystèmes sur les aires tant estivales qu'hivernales (Stenseth & Mysterud, 2002; Shaw, 2016). Les résultats de ces études montrent que certaines espèces sont capables d'ajuster leur comportement spatial, en avançant leur date de migration et ainsi de synchroniser leur arrivée avec le pic de disponibilité, d'abondance et de qualité des ressources alimentaires, alors que d'autres, au contraire, ne semblent pas pratiquer cet ajustement, créant ainsi une désynchronisation entre leur arrivée et la disponibilité des ressources (Visser & Both, 2005; Hurlbert & Liang, 2012).

Outre l'avancée du printemps, il a été démontré que les changements globaux génèrent une augmentation de l'hétérogénéité spatiotemporelle de la croissance des végétaux, à large échelle spatiale, mais que cette hétérogénéité de la croissance des végétaux diminue localement (Post *et al.*, 2008). Ces auteurs suggèrent que ce phénomène proviendrait de différences de conditions, en termes de précipitations, d'exposition, d'altitude, etc., qui sont partagées localement, mais différentes à une échelle plus large. Il a, par ailleurs, été démontré que le début du printemps n'est pas avancé dans les environnements d'altitude (Inouye *et al.*, 2000), montrant une variabilité spatiotemporelle de l'action du réchauffement climatique. En adoptant la tactique de multi-range, un individu aurait la possibilité de suivre les ressources alimentaires, en exploitant plusieurs patchs ayant une phénologie identique avant de changer de sfHR pour accéder à d'autres patchs dont la phénologie débute plus tard. Cette tactique pourrait donc permettre à une espèce de faire face aux changements globaux en occupant plusieurs sfHR, ainsi qu'en ajustant leur surface et la distance entre sfHR. Cependant, comme nous l'avons vu pour le cas de la migration, certaines espèces sont plastiques, d'autres non (Komers, 1997). Les espèces invasives, par

exemple, sont connues pour avoir une plasticité phénotypique supérieure aux espèces natives, les autorisant ainsi à coloniser des habitats dans lesquels elles n'étaient pas à l'origine (Davidson *et al.*, 2011). Pour les espèces incapables d'ajuster certains traits, comme la date de départ en migration, la vitesse de migration, entre autres, cette tactique leur permettrait de faire face aux changements globaux et de subsister dans cet environnement changeant. Par exemple, bien qu'étant une espèce prospère et très plastique (Linnell *et al.*, 1998a; Hewison *et al.*, 2001), le chevreuil est incapable d'ajuster sa date de mise-bas, pour permettre aux faons de bénéficier du pic de disponibilité, d'abondance et de qualité des ressources, résultant en une diminution de la croissance des populations en milieu forestier (Gaillard *et al.*, 2013; Plard *et al.*, 2014). La tactique de multi-range peut offrir au chevreuil la possibilité de coloniser de nouveaux habitats, tel que le milieu agricole lui permettant de faire face au réchauffement climatique (Gaillard *et al.*, 2013).

Le réchauffement climatique entraîne également un déplacement de l'isotherme vers les hautes latitudes (dans l'hémisphère Nord) et altitudes (Hughes, 2000). Ceci a pour conséquence une modification de l'aire de répartition des espèces vers les pôles et les sommets, afin de retrouver un environnement qui leur est adapté/approprié (Hughes, 2000; Parmesan, 2006). Ces déplacement d'aire de répartition vers les hautes latitudes et altitudes concernent tous les groupes d'espèces végétales ou animales, invertébrées comme vertébrées (Hickling *et al.*, 2006; Chen *et al.*, 2011). Cependant, certaines espèces montrent une stabilisation de leur aire de répartition et ne semblent pas déplacer leur domaine, ou semblent même déplacer leur aire de répartition de manière contraire à ce qui est attendu sous les hypothèses du changement climatique (Parmesan & Yohe, 2003). Ces différences semblent provenir des différences de traits entre espèces, notamment la capacité à disperser ou migrer (Hickling *et al.*, 2006; Angert *et al.*, 2011). La tactique de multi-range peut, à l'image de la dispersion et de la migration, être une manière de coloniser de nouvelles latitudes ou altitudes ou de nouvelles niches écologiques, pour les espèces décrites comme fortement sédentaires, dans le cadre du réchauffement climatique. Cette tactique pourrait ainsi permettre à ces espèces de modifier leur aire de répartition et de subsister.

V. Limites de l'étude

Les travaux réalisés durant ma thèse permettent de combler certaines lacunes concernant la compréhension du mouvement animal. Cependant, comme toute étude, celle-ci a ses limites. D'autres études ont montré l'utilité du NDVI pour comprendre l'impact des variations spatiotemporelles de la distribution des ressources sur les mouvements chez le cerf (Bischof *et al.*, 2012; Rivrud *et al.*, 2016a; Mysterud *et al.*, 2017). Cependant, la résolution du NDVI, utilisé pour calculer l'hétérogénéité, la prévisibilité des ressources ainsi que la phénologie en calculant le taux de croissance instantané des ressources (*Instantaneous Rate of Green-up*, IRG), est peut-être trop faible comparée aux mouvements inter-sfHR que nous observons pour le chevreuil (résolution du NDVI = 250 m ; distance moyenne entre sfHR pour le chevreuil = 435 m, pour le cerf = 1430 m ; surface moyenne d'un sfHR pour le chevreuil = 65 ha, pour le cerf = 375 ha). Ainsi, l'hétérogénéité et la prévisibilité des ressources calculées dans le premier chapitre, à partir du NDVI, reflètent la variation spatiotemporelle des ressources à une échelle relativement large, mais des résultats similaires ont été trouvés dans une étude basée sur l'impact de l'hétérogénéité et la prévisibilité des ressources à plus fine échelle sur les mouvements entre sfHR chez le chevreuil, dans la population d'Aurignac (annexe IV, résultats non publiés). Ceci suggère que la structure de l'environnement à une échelle donnée est soit directement liée au mouvement des animaux, à l'instar de l'hétérogénéité calculée à une échelle inférieure, soit à la structure de l'environnement à l'échelle inférieure. Quoi qu'il en soit, les résultats de cette étude confirment les résultats observés, quant à l'impact de l'hétérogénéité et de la prévisibilité du NDVI sur les mouvements entre sfHR chez les deux espèces étudiées dans le premier chapitre.

Cependant, bien que la résolution spatiale utilisée pour décrire l'hétérogénéité et la prévisibilité des ressources dans l'environnement donne des résultats similaires avec une résolution plus fine, cela soulève une incertitude quant à la caractérisation des ressources consommées par les herbivores. En effet, dans un paysage agricole tel que celui étudié à Aurignac, le NDVI et l'IRG, ayant une résolution de 250 m, reflètent la phénologie d'un ensemble de patchs de l'environnement. Un herbivore ne s'alimentant que de quelques espèces végétales dans une communauté, cas des herbivores sélectifs tels que le chevreuil (Illius & Gordon, 1993; Duncan *et al.*, 1998),

les résultats présentés dans le second chapitre, portant sur le fait de maximiser l'accès aux ressources de bonne qualité (indexées par l'IRG), sont discutables. Afin de confirmer ou réfuter ces résultats, il s'agirait de considérer le NDVI à une résolution plus haute (par exemple Landsat 8, dont la résolution spatiale est de 30 m), permettant de déterminer la phénologie de la communauté végétale contenue dans un seul patch.

VI. Perspectives

Dans mes travaux de recherche, je me suis intéressée au lien entre variation spatiotemporelle de la distribution des ressources dans l'environnement et mouvement individuel, à l'échelle intra-saisonnière. Bien que plusieurs facteurs affectent le mouvement d'un animal, il n'est pas possible de tout aborder en une thèse, il a donc fallu faire un choix. La distribution des ressources alimentaires dans l'environnement est bien connue pour être une des causes principales impactant le mouvement à différentes échelles spatiotemporelles (Orr, 1970; Wiens, 1976; Mueller & Fagan, 2008). C'est pourquoi, j'ai articulé ma thèse autour de l'impact de la variation spatiotemporelle dans la distribution des ressources dans le paysage sur le mouvement individuel.

D'autres facteurs de l'environnement sont connus pour affecter le mouvement d'un animal. Afin de mieux comprendre les mécanismes de mouvement à l'échelle intra-saisonnière, il est nécessaire de pouvoir prendre en compte toutes les causes responsables de variation dans ces mouvements. La présence de congénères, par exemple, est connue pour influencer le mouvement individuel. La distribution libre idéale (*Ideal free distribution*, IFD, en anglais) part du principe que chaque individu est libre d'aller où il veut, et que chaque individu va se diriger vers les patchs de meilleure qualité, permettant d'augmenter sa valeur adaptative (Fretwell & Lucas, 1969). Mais puisque la qualité d'un patch est relative au nombre d'individus présents dans ce patch, la répartition des individus va s'équilibrer afin que tous les individus d'une population aient la même valeur adaptative, et ce, quel que soit la qualité du patch dans lequel ils se trouvent (Fretwell & Lucas, 1969). Le mouvement inter-patch est donc densité-dépendant (Bonenfant *et al.*, 2009; Chapman *et al.*, 2011b;

Mysterud *et al.*, 2012). Cette théorie a été démontré chez plusieurs espèces, dont la gerbille (*Psammomys obesus,* Shenbrot, 2004), la paruline couronnée (*Seiurus aurocapilla,* Haché *et al.*, 2013) et la daphnie (*Daphnia,* Lampert, 2005), par exemple. Cependant, les animaux ne sont pas omniscients et ne peuvent s'établir n'importe où, la variation de la distribution et de la qualité des habitats amène alors à des différences de valeur adaptative entre individus (Gaillard *et al.*, 2010), comme cela a été démontré chez le chevreuil (Pettorelli *et al.*, 2001, 2003) ou chez le cerf (Coulson *et al.*, 1997; Conradt *et al.*, 1999), par exemple. La variation spatiotemporelle et la différence de qualité entre patchs de l'environnement peut ainsi entraîner une compétition pour les ressources et pour accéder aux patchs de bonne qualité les individus les plus compétitifs peuvent être amenés à écarter les moins compétitifs (Gilad, 2008). Ainsi, la population ne suivrait plus une distribution libre idéale, mais une distribution despotique, où les individus les plus compétitifs monopolisent les ressources de bonne qualité (Godin & Keenleyside, 1984; Parker & Sutherland, 1986; Messier *et al.*, 1990; Durrett & Levin, 1998).

Les mouvements à large échelle spatio-temporelle sont également densité dépendant. Lorsque la densité de population est trop élevée dans un des domaines vitaux saisonniers, le nombre de migrateurs va augmenter, puisque les ressources disponibles vont diminuer avec le nombre d'individus présents, comme cela a été démontré chez le cerf, par exemple (Kokko & Lundberg, 2001; Mysterud *et al.*, 2011). Là encore, la compétition peut avoir un rôle dans la migration, qui concernera les individus les moins compétitifs (Chapman *et al.*, 2011b). En suivant ces raisonnements, il est possible que dans des populations où la densité de population est élevée, les individus les moins compétitifs changent souvent de sfHR, afin d'éviter la compétition intra-spécifique. Les futures études s'intéressant aux variations inter-individuelles dans la tactique de multi-range devraient prendre en considération la compétition intraspécifique dans une population en analysant l'impact de la densité de population locale, ou, si possible, le statut de chaque individu (*i.e.* dominant *vs* subordonné), qui pourrait amener certains d'entre eux à avoir accès à des ressources de plus ou moins bonne qualité, par exemple.

De la même manière, chez les espèces territoriales, les individus au comportement le plus marqué repoussent les individus les moins compétitifs (*i.e.* les individus qui sont les moins efficace pour tenir un territoire) hors de leur territoire

lorsqu'il y a intrusion, dans le but de monopoliser les ressources qu'il contient (Burt, 1943). Ces comportements agonistiques entre congénères, visant à chasser les intrus, ont été observés chez de nombreuses espèces, comme par exemple le Lézard des palissades (*Sceloporus occidentalis*, Sheldahl & Martins, 2000), le Méliphage barbe-rouge (*Anthochaera carunculata,* Ford, 1981), la Marmotte à ventre jaune (*Marmota flaviventris,* Armitage, 1974) ou encore le Nordique orange (*Oeneis chryxus,* Knapton, 1985), par exemple. La territorialité peut ainsi inciter les individus dominés, qui se font chasser à plusieurs reprises par des individus territoriaux, à relocaliser plusieurs fois leur sfHR. Il serait donc pertinent de pouvoir déterminer quels sont les individus territoriaux et quels sont les individus qui ne le sont pas, pour déterminer si la territorialité est une cause de variation interindividuelle dans la tactique de multi-range, notamment en termes d'accès aux ressources de bonne qualité et de nombre de sfHR occupés par chaque individu.

Comme je viens de l'évoquer, la présence de conspécifiques a un effet sur le mouvement d'un individu, mais la présence d'autres espèces peut également jouer un rôle dans le mouvement d'un animal. En effet, celui-ci pourrait dépendre de la densité de population d'une autre espèce présente entrant en compétition avec l'espèce étudiée (Durrett & Levin, 1998). Ou, comme évoqué précédemment, la présence de prédateurs peut également pousser un animal à modifier son comportement spatial (Hauzy *et al.*, 2007; Hebblewhite & Merrill, 2007, 2009; Stephens *et al.*, 2007). Par exemple, la présence de prédateur affecte le comportement spatial du grand dauphin de l'océan Indien (*Tursiops aduncus*), qui va préférentiellement utiliser des habitats fournissant des ressources moins abondantes mais où le risque de prédation est faible (Heithaus & Dill, 2002). De la même manière, le chevreuil utilise préférentiellement les zones de refuges lorsque le risque de prédation est accru (Bonnot *et al.*, 2013, 2015). Afin de mieux comprendre la tactique de multi-range, il s'agirait également de considérer les autres espèces présentes dans la population, également équipées de colliers GPS, afin de pouvoir analyser les interactions qu'elles entretiennent avec l'espèce focale et s'il existe une influence sur le comportement spatial de cette dernière. La présence de parasite peut aussi amener un animal à modifier son comportement spatial (Brown & Bomberger Brown, 1992; Mysterud *et al.*, 2016). Par exemple, puisque les parasites intestinaux se transmettent via les fèces, les habitats contaminés par les fèces de congénères ou d'autres espèces par lesquelles la transmission est possible, les habitats où la densité

de parasites est potentiellement plus élevée, vont être évités (Loker & Hofkin, 2015). Il a par exemple été montré, sur le site d'étude d'Aurignac, que le bétail domestique est source de transmission de nématodes gastro-intestinaux chez le chevreuil (Sevila, 2015). Les individus seraient donc susceptibles d'éviter les zones de présence de bétail domestique afin d'éviter la contamination. La tactique de multi-range permettrait d'éviter la présence d'animaux domestiques lorsque le bétail est changé d'enclos régulièrement.

Pour terminer, même si cette étude participe à une meilleure compréhension du mouvement animal en relation avec la variation spatiotemporelle des ressources alimentaires dans l'environnement, à l'échelle intra-saisonnière, elle ouvre de nombreuses perspectives. Nous avons pus démontrer que le chevreuil et le cerf ne sont pas réellement sédentaires à l'échelle intra-saisonnière, cependant nous ne pouvons généraliser à d'autres espèces animales. Les futures études sur le mouvement animal devraient prendre en considération que les animaux ne sont pas forcément sédentaires à l'échelle intra-saisonnière. En particulier dans le contexte actuel des changements globaux, puisque la tactique de multi-range pourrait permettre à certaines espèces connues comme étant fortement sédentaires, de modifier leur répartition spatiale en réponse à ces changements.

Références bibliographiques

Dessin de Simon Fourestier

Abbas, F., Merlet, J., Morellet, N., Verheyden, H., Hewison, A.J.M., Cargnelutti, B., Angibault, J.M., Picot, D., Rames, J.L., Lourtet, B., Aulagnier, S. & Daufresne, T. (2012) Roe deer may markedly alter forest nitrogen and phosphorus budgets across Europe. *Oikos*, **121**, 1271–1278.

Abbas, F., Morellet, N., Hewison, A.J.M., Merlet, J., Cargnelutti, B., Lourtet, B., Angibault, J.-M., Daufresne, T., Aulagnier, S. & Verheyden, H. (2011) Landscape fragmentation generates spatial variation of diet composition and quality in a generalist herbivore. *Oecologia*, **167**, 401–411.

Abbas, F., Picot, D., Merlet, J., Cargnelutti, B., Lourtet, B., Angibault, J.M., Daufresne, T., Aulagnier, S. & Verheyden, H. (2013) A typical browser, the roe deer, may consume substantial quantities of grasses in open landscapes. *European Journal of Wildlife Research*, **59**, 69–75.

Abramsky, Z., Strauss, E., Subach, A., Kotler, B.P. & Riechman, A. (1996) The effect of barn owls (Tyto alba) on the activity and microhabitat selection of *Gerbillus allenbyi* and *G. pyramoidum*. *Oecologia*, **105**, 313–319.

Agnew, P., Koella, J.C. & Michalakis, Y. (2000) Host life history responses to parasitism. *Microbes and Infection*, **2**, 891–896.

Aikens, E.O., Kauffman, M.J., Merkle, J.A., Dwinnell, S.P.H., Fralick, G.L. & Monteith, K.L. (2017) The greenscape shapes surfing of resource waves in a large migratory herbivore. *Ecology Letters*, **20**, 741–750.

Alerstam, T., Hedenström, A. & Åkesson, S. (2003) Long-distance migration: evolution and determinants. *Oikos*, **103**, 247–260.

Allen, A.M., Månsson, J., Jarnemo, A. & Bunnefeld, N. (2014) The impacts of landscape structure on the winter movements and habitat selection of female red deer. *European Journal of Wildlife Research*, **60**, 411–421.

Ammer, C. (1996) Impact of ungulates on structure and dynamics of natural regeneration of mixed mountain forests in the Bavarian Alps. *Forest Ecology and Management*, **88**, 43–53.

Andersen, R., Duncan, P. & Linnell, J.D.C. (1998) *The European Roe Deer: The Biology of Success*, (ed. by R. Andersen, P. Duncan, and J.D.C. Linnell) Scandinavian University Press, Oslo.

Andersson, M. (1994) *Sexual selection*, (ed. by J.R. Krebs and T. Clutton-Brock) Princeton University Press.

Angert, A.L., Crozier, L.G., Rissler, L.J., Gilman, S.E., Tewksbury, J.J. & Chunco, A.J. (2011) Do species' traits predict recent shifts at expanding range edges? *Ecology Letters*, **14**, 677–689.

Antrop, M. (2004) Landscape change and the urbanization process in Europe. *Landscape and Urban Planning*, **67**, 9–26.

Apollonio, M., Andersen, R. & Putman, R. (2010) *European ungulates and their management in the 21st century*, Cambridge University Press.

Armitage, K.B. (1974) Male behaviour and territoriality in the Yellow-bellied marmot. *Journal of Zoology*, **172**, 233–265.

Armstrong, J.B., Takimoto, G., Schindler, D.E., Hayes, M.M. & Kauffman, M.J. (2016) Resource waves: Phenological diversity enhances foraging opportunities for mobile consumers. *Ecology*, **97**, 1099–1112.

Aulak, W. & Babinska-Werka, J. (1990) Use of agricultural habitats by roe deer inhabiting a small forest area. *Acta Theriologica*, **35**, 121–127.

Avgar, T., Mosser, A., Brown, G.S. & Fryxell, J.M. (2013) Environmental and individual drivers of animal movement patterns across a wide geographical gradient. *Journal of Animal Ecology*, **82**, 96–106.

Baguette, M., Stevens, V.M. & Clobert, J. (2014) The pros and cons of applying the movement ecology paradigm for studying animal dispersal. *Movement Ecology*, **2**, 2:13.

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 herbivores grazing distribution patterns. *Journal of Range Management*, **49**, 386–400.

Barraquand, F. & Benhamou, S. (2008) Animal movements in heterogeneous landscapes: identifying profitable places and homogeneous movement bouts. *Ecology*, **89**, 3336–3348.

Barten, N.L., Bowyer, T.R. & Jenkins, K.J. (2001) Habitat Use by female caribou: Tradeoffs associated with parturition. *Journal of Wildlife Management*, **65**, 77–92.

Basille, M., Fortin, D., Dussault, C., Bastille-Rousseau, G., Ouellet, J.P. & Courtois, R. (2015) Plastic response of fearful prey to the spatiotemporal dynamics of predator distribution. *Ecology*, **96**, 2622–2631.

Beck, J.L., Smith, K.T., Flinders, J.T. & Clyde, C.L. (2013) Seasonal habitat selection by Elk in north central Utah. *Western North American Naturalist*, **73**, 442–456.

Belovsky, G.E. (1984) Herbivore optimal foraging: a comparative test of three models. *American Naturalist*, **124**, 97–115.

Belovsky, G.E. (1986) Optimal foraging and community structure: implications for a guild of generalist grassland herbivores. *Oecologia*, **70**, 35–52.

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**, 611–618.

Benhamou, S. (2014) Of scales and stationarity in animal movements. *Ecology letters*, **17**, 261–272.

Bennett, A.F., Radford, J.Q. & Haslem, A. (2006) Properties of land mosaics: Implications for nature conservation in agricultural environments. *Biological Conservation*, **133**, 250–264.

Bennett, A.F. & Saunders, D.A. (2010) *Habitat fragmentation and landscape change*. *Conservation Biology for All* (ed. by N.S. Sodhi and P.R. Ehrlich), pp. 88–106.

Berger-Tal, O. & Bar-David, S. (2015) Recursive movement patterns: review and synthesis across species. *Ecosphere*, **6**, art149.

Bertin, R.I. (2008) Plant phenology and distribution in relation to recent climate change. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, **135**, 126–146.

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

Bischof, R., Loe, L.E., Meisingset, E.L., Zimmermann, B., Van Moorter, B. & Mysterud, A. (2012) A migratory northern ungulate in the pursuit of spring: jumping or surfing the green wave? *The American Naturalist*, **180**, 407–424.

Bjørneraas, K., Solberg, E.J., Herfindal, I., Van Moorter, B., Rolandsen, C.M.,

Tremblay, J.-P., Skarpe, C., Sæther, B.-E., Eriksen, R. & Astrup, R. (2011) Moose *Alces alces* habitat use at multiple temporal scales in a human-altered landscape. *Wildlife Biology*, **17**, 44–54.

Blair, R.M., Short, H.L. & Epps, E.A.J. (1977) Seasonal nutrient yield and digestibility of deer forage from a young pine plantation. *Journal of Wildlife Management*, **41**, 667–676.

Bobek, B., Boyce, M.S. & Kosobucka, M. (1984) Factors affecting red deer (*Cervus elaphus*) population density in southeastern Poland. *The Journal of Applied Ecology*, **21**, 881–890.

Bohonak, A.J. (1999) Dispersal, gene flow, and population structure. *The Quarterly Review of Biology*, **74**, 21–45.

Bolger, D.T., Newmark, W.D., Morrison, T.A. & Doak, D.F. (2008) The need for integrative approaches to understand and conserve migratory ungulates. *Ecology letters*, **11**, 63–77.

Bonal, R., Hernández, M., Ortego, J., Muñoz, A. & Espelta, J.M. (2012) Positive cascade effects of forest fragmentation on acorn weevils mediated by seed size enlargement. *Insect Conservation and Diversity*, **5**, 381–388.

Bonenfant, C., Gaillard, J.-M., 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) Empirical Evidence of Density-Dependence in Populations of Large Herbivores. *Advances in Ecological Research*, **41**, 313–357.

Bongi, P., Ciuti, S., Grignolio, S., Del Frate, M., Simi, S., Gandelli, D. & Apollonio, M. (2008) Anti-predator behaviour, space use and habitat selection in female roe deer during the fawning season in a wolf area. *Journal of Zoology*, **276**, 242–251.

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**, 185–193.

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**, 105–114.

Bonte, D., Van Dyck, H., Bullock, J.M., Coulon, A., Delgado, M., Gibbs, M., Lehouck, V., Matthysen, E., Mustin, K., Saastamoinen, M., Schtickzelle, N., Stevens, V.M., Vandewoestijne, S., Baguette, M., Barton, K., Benton, T.G., Chaput-Bardy, A., Clobert, J., Dytham, C., Hovestadt, T., Meier, C.M., Palmer, S.C.F., Turlure, C. & Travis, J.M.J. (2012) Costs of dispersal. *Biological Reviews*, **87**, 290–312.

Boomsma, J.J. (2007) Kin Selection versus Sexual Selection: Why the Ends Do Not Meet. *Current Biology*, **17**, 673–683.

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

Börger, L., Franconi, N., De Michele, G., Gantz, A., Meschi, F., Manica, A., Lovari, S. & Coulson, T. (2006) Effects of sampling regime on the mean and variance of home range size estimates. *Journal of Animal Ecology*, **75**, 1393–1405.

Börger, L. & Fryxell, J.M. (2012) *Quantifying individual differences in dispersal using net squared displacement*. *Dispersal Ecology and Evolution* (ed. by J. Clobert, M. Baguette, T.J. Benton, and J. Bullock), pp. 222–230.

Borowik, T., Pettorelli, N., Sönnichsen, L. & Jedrzejewska, B. (2013) Normalized difference vegetation index (NDVI) as a predictor of forage availability for ungulates in forest and field habitats. *European Journal of Wildlife Research*, **59**, 675–682.

Borowski, Z. (2003) Habitat selection and home range size of field voles Microtus agrestis in Słowiński National Park, Poland. *Acta Theriologica*, **48**, 325–333.

Boulinier, T., Mariette, M. & Danchin, E. (2005) *La sélection d'un lieu de reproduction*. *Ecologie comportementale*, Dunod.

Bowler, D.E. & Benton, T.G. (2005) Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biological Reviews*, **80**, 205–225.

Bowyer, R.T., Van Ballenberghe, V., Kie, J.G. & Low (1998) Timing and synchrony of parturition in Alaskan moose: Long-term versus proximal effects of climate.

Journal of Mammalogy, **79**, 1332–1344.

Bowyer, R.T., Van Ballenberghe, V., Kie, J.G. & Maier, J.A.K. (1999) Birth-site selection by Alaskan moose: maternal strategies for coping with a risky environment. *Journal of Mammalogy*, **80**, 1070–1083.

Brose, U. & Hillebrand, H. (2016) Biodiversity and ecosystem functioning in dynamic landscapes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **371**, 20150267.

Brown, C. (2001) Familiarity with the test environment improves escape responses in the crimson spotted rainbowfish, *Melanotaenia duboulayi*. *Animal Cognition*, **4**, 109–113.

Brown, C.R. & Bomberger Brown, M. (1992) Ectoparasitism as a cause of natal dispersal in cliff swallows. *Ecology*, **73**, 1718–1723.

Brown, C.R., Brown, M.B. & Brazeal, K.R. (2008) Familiarity with breeding habitat improves daily survival in colonial cliff swallows. *Animal Behaviour*, **76**, 1201–1210.

Brown, J.H., Marquet, P.A. & Taper, M.L. (1993) Evolution of body size : Consequences of an energetic. *The American Naturalist*, **142**, 573–584.

Brown, J.L. & Orians, G.H. (1970) Spacing patterns in mobile animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **1**, 239–262.

Brown, J.S. & Kotler, B.P. (2004) Hazardous duty pay and the foraging cost of predation. *Ecology Letters*, **7**, 999–1014.

Bruinderink, G.W.T.A.G. & Hazebroek, E. (1996) Ungulate Traffic Collisions in Europe. *Conservation Biology*, **10**, 1059–1067.

Bunnefeld, N., Börger, L., van Moorter, B., Rolandsen, C.M., Dettki, H., Solberg, E.J. & Ericsson, G. (2011) A model-driven approach to quantify migration patterns: individual, regional and yearly differences. *Journal of Animal Ecology*, **80**, 466–476.

Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (1998) *Information and Likelihood Theory: A Basis for Model Selection and Inference*. *Model Selection and Inference: A practical Information - Theoretic Approach* (ed. by K.P. Burnham and D.R. Anderson), pp. 43–54. Springer.

Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002) *Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach (2nd ed)*, (ed. by K.P. Burnham and D.R. Anderson) Springer.

Burt, W.H. (1943) Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy*, **24**, 346–352.

Cagnacci, F., Focardi, S., Ghisla, A., Van Moorter, B., Merrill, E., Gurarie, E., Heurich, M., Mysterud, A., Linnell, J., Panzacchi, M., May, R., Nygård, T., Rolandsen, C. & Hebblewhite, M. (2015) How many routes lead to migration? Comparison of methods to assess and characterise migratory movements. *Journal of Animal Ecology*, **85**, 54–68.

Cagnacci, F., Focardi, S., Heurich, M., Stache, A., Hewison, A.J.M., Morellet, N., Kjellander, P., Linnell, J.D.C., Mysterud, A., Neteler, M., Delucchi, L., Ossi, F. & Urbano, F. (2011) Partial migration in roe deer: migratory and resident tactics are end points of a behavioural gradient determined by ecological factors. *Oikos*, **120**, 1790–1802.

Calenge, C., Dray, S. & Royer, M. (2009) The concept of animals' trajectories from a data analysis perspective. *Ecological Informatics*, **4**, 34–41.

Campos, F.A., Bergstrom, M.L., Childers, A., Hogan, J.D., Jack, K.M., Melin, A.D., Mosdossy, K.N., Myers, M.S., Parr, N.A., Sargeant, E., Schoof, V.A.M. & Fedigan, L.M. (2014) Drivers of home range characteristics across spatiotemporal scales in a Neotropical primate, *Cebus capucinus*. *Animal Behaviour*, **91**, 93–109.

Candela, M.G., Serrano, E., Sevila, J., León, L., Caro, M.R. & Verheyden, H. (2014) Pathogens of zoonotic and biological importance in roe deer (*Capreolus capreolus*): Seroprevalence in an agro-system population in France. *Research in Veterinary Science*, **96**, 254–259.

Carranza, J. & Valencia, J. (1999) Red deer females collect on male clumps at mating areas. *Behavioral Ecology*, **10**, 525–532.

Catchpole, E.A., Fan, Y., Morgan, B.J.T., Clutton-Brock, T.H. & Coulson, T. (2004) Sexual dimorphism, survival and dispersal in red deer. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*, **9**, 1–26.

Chapin, F.S., Johnson, D.A. & McKendrick, J.D. (1980) Seasonal movement of

nutrients in plants of differing growth form in an Alaskan tundra ecosystem: implications for herbivory. *Journal of Ecology*, **68**, 189–209.

Chapman, B.B., Brönmark, C., Nilsson, J.-Å. & Hansson, L.-A. (2011a) Partial migration: an introduction. *Oikos*, **120**, 1761–1763.

Chapman, B.B., Brönmark, C., Nilsson, J.-Å. & Hansson, L.-A. (2011b) The ecology and evolution of partial migration. *Oikos*, **120**, 1764–1775.

Chapman, B.B., Hulthén, K., Blomqvist, D.R., Hansson, L.-A., Nilsson, J.-Å., Brodersen, J., Nilsson, P.A., Skov, C. & Brönmark, C. (2011c) To boldly go: individual differences in boldness influence migratory tendency. *Ecology Letters*, **14**, 871–876.

Chapman, B.B., Hulthén, K., Brodersen, J., Nilsson, P.A., Skov, C., Hansson, L.-A. & Brönmark, C. (2012) Partial migration in fishes: causes and consequences. *Journal of Fish biology*, **81**, 456–478.

Chapman, B.B., Hulthén, K., Wellenreuther, M., Hansson, L.-A., Nilsson, J.-Å. & Brönmark, C. (2014) *Patterns of animal migration*. *Animal movement across scales* (ed. by L.-A. Hansson and S. Åkesson), pp. 11–35. Oxford University Press.

Charnov, E.L. (1976) Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical population biology*, **9**, 129–136.

Charnov, E.L. & Orians, G.H. (1973) *Optimal foraging: some theoretical explorations*, University of Washington.

Chase, C.W., Kimsey, M.J., Shaw, T.M. & Coleman, M.D. (2016) The response of light, water, and nutrient availability to pre-commercial thinning in dry inland Douglas-fir forests. *Forest Ecology and Management*, **363**, 98–109.

Chen, I.-C., Hill, J.K., Ohlemüller, R., Roy, D.B. & Thomas, C.D. (2011) Rapid range shifts of species of climate warming. *Science*, **333**, 1024–1026.

Christensen, R.H.B. (2015a) *A Tutorial on fitting Cumulative Link Mixed Models with clmm2 from the ordinal Package*,.

Christensen, R.H.B. (2015b) *Analysis of ordinal data with cumulative link models—estimation with the ordinal package*,.

Ciuti, S., Muhly, T.B., Paton, D.G., McDevitt, A.D., Musiani, M. & Boyce, M.S. (2012)

Human selection of elk behavioural traits in a landscape of fear. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **279**, 4407–4416.

Clark, A.T.P. & Gilbert, F.F. (1982) Ecotones as a measure of deer habitat quality in central Ontario. *Journal of Applied Ecology*, **19**, 751–758.

Clarke, J.A. (1983) Moonlight's influence on predator/prey interactions between short-eared owls (Asio flammeus) and deermice (*Peromyscus maniculatus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **13**, 205–209.

Clarke, M.F., Burke, K., Lair, H., Pocklington, R., Kramer, D.L. & McLaughlin, R.L. (1993) Familiarity affects escape behaviour of the eastern chipmunk , Tamias striatus. *Oikos*, **66**, 533–537.

Clutton-Brock, T.H. (1988) *Reproductive success: studies of individual variation in contrasting breeding systems*, The University of Chicago Press.

Clutton-Brock, T.H., Albon, S.D. & Guinness, F.E. (1989) Fitness costs of gestation and lactation in wild mammals. *Nature*, **337**, 260–262.

Clutton-Brock, T.H., Guinness, F.E. & Albon, S.D. (1982) *Red Deer. Behavior and Ecology of Two Sexes*, (ed. by T.H. Clutton-Brock, F.E. Guinness, and S.D. Albon) University of Chicago Press, Chicago.

Colwell, R.K. (1974) Predictability, constancy, and contingency of periodic phenomena. *Ecology*, **55**, 1153.

Conradt, L., Clutton-Brock, T.H. & Guinness, F.E. (1999) The Relationship between Habitat Choice and Lifetime Reproductive Success in Female Red Deer. *Oecologia*, **120**, 218–224.

Cook, J.G., Johnson, B.K., Cook, R.C., Riggs, R.A., Delcurto, T.I.M., Bryant, L.D. & Irwin, L.L. (2004) Effects of Summer-Autumn Nutrition and Parturition Date on Reproduction and Survival of Elk. *Wildlife Monographs*, **155**, 1–61.

Coops, N. & Culvenor, D. (2000) Utilizing local variance of simulated high spatial resolution imagery to predict spatial pattern of forest stands. *Remote Sensing of Environment*, **71**, 248–260.

Coops, N., Culvenor, D., Preston, R. & Catling, P. (1998) Procedures for predicting habitat and structural attributes in eucalypt forests using high spatial resolution remotely sensed imagery. *Australian Forestry*, **61**, 244–252.

Cornélis, D., Benhamou, S., Janeau, G., Morellet, N., Ouedraogo, M. & de Visscher, M.-N. (2011) Spatiotemporal dynamics of forage and water resources shape space use of West African savanna buffaloes. *Journal of Mammalogy*, **92**, 1287–1297.

Corrales-Carvajal, V.M., Faisal, A.A. & Ribeiro, C. (2016) Internal states drive nutrient homeostasis by modulating exploration-exploitation trade-off. *eLife*, **5**, e19920.

Corriale, M.J., Muschetto, E. & Herrera, E.A. (2013) Influence of group sizes and food resources in home-range sizes of capybaras from Argentina. *Journal of Mammalogy*, **94**, 19–28.

Cote, J., Fogarty, S., Weinersmith, K., Brodin, T. & Sih, A. (2010) Personality traits and dispersal tendency in the invasive mosquitofish (*Gambusia affinis*). *Proceedings of the Royal Society*, **277**, 1571–1579.

Coulon, A., Cosson, J.-F., Morellet, N., Angibault, J.-M., Cargnelutti, B., Galan, M., Aulagnier, S. & Hewison, A.J.. (2006) Dispersal is not female biased in a resource-defence mating ungulate, the European roe deer. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **273**, 341–348.

Coulson, T., Albon, S., Guinness, F., Pemberton, J. & Clutton-brock, T. (1997) Population Substructure, Local Density, and Calf Winter Survival in Red Deer (*Cervus Elaphus*). *Ecology*, **78**, 852–863.

Couriot, O., Hewison, A.J.M., Saïd, S., Cagnacci, F., Chamaillé-Jammes, S., Linnell, J.D.C., Mysterud, A., Peters, W., Urbano, F., Heurich, M., Kjellander, P., Nicoloso, S., Berger, A., Sustr, P., Kroeschel, M., Soennichsen, L., Sandfort, R., Gehr, B. & Morellet, N. Truly sedentary? The multi-range tactic as a response to resource heterogeneity and unpredictability in a large herbivore. *Oecologia*.

Crawley, M.J. (1983) *Herbivory: The dynamics of animal-plant interaction*, Blackwell Scientific Publications.

D'Angelo, G.J., Comer, C.E., Kilgo, J.C., Drennan, C.D., Osborn, D.A. & Miller, K. V. (2004) Daily movements of female white-tailed deer relative to parturition and breeding. *Proceedings of the Annual Conference of the Southeastern Association of Fish and Wildlife Agencies*, **58**, 292–301.

Damschen, E.I., Brudvig, L.A., Haddad, N.M., Levey, D.J., Orrock, J.L. & Tewksbury, J.J. (2008) The movement ecology and dynamics of plant communities in fragmented landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**, 19078–19083.

Davidson, A.M., Jennions, M. & Nicotra, A.B. (2011) Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptive? A meta-analysis. *Ecology Letters*, **14**, 419–431.

Debeffe, L., Focardi, S., Bonenfant, C., Hewison, A.J.M., Morellet, N., Vanpé, C., Heurich, M., Kjellander, P., Linnell, J.D.C., Mysterud, A., Pellerin, M., Sustr, P., Urbano, F. & Cagnacci, F. (2014a) A one night stand? Reproductive excursions of female roe deer as a breeding dispersal tactic. *Oecologia*, **176**, 431–443.

Debeffe, L., Morellet, N., Bonnot, N., Gaillard, J.M., Cargnelutti, B., Verheyden-Tixier, H., Vanpé, C., Coulon, A., Clobert, J., Bon, R. & Hewison, A.J.M. (2014b) The link between behavioural type and natal dispersal propensity reveals a dispersal syndrome in a large herbivore. *Proceedings of the Royal Society*, **281**, 20140873.

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**, 143–151.

Delgado, M. del M., Penteriani, V., Revilla, E. & Nams, V.O. (2010) The effect of phenotypic traits and external cues on natal dispersal movements. *Journal of Animal Ecology*, **79**, 620–632.

DeMars, C.A., Auger-Méthé, M., Schlägel, U.E. & Boutin, S. (2013) Inferring parturition and neonate survival from movement patterns of female ungulates: a case study using woodland caribou. *Ecology and Evolution*, **3**, 4149–4160.

Dill, L.M. (1987) Animal decision making and its ecological consequences: the future of aquatic ecology and behaviour. *Canadian Journal of Zoology*, **65**, 803–811.

Di Stefano, J., Coulson, G., Greenfield, A. & Swan, M. (2011) Resource heterogeneity influences home range area in the swamp wallaby *Wallabia bicolor*. *Ecography*, **34**, 469–479.

Dingle, H. & Drake, V.A. (2007) What Is Migration? *BioScience*, **57**, 113–121.

Djagoun, C.A.M.S., Kassa, B., Djossa, B.A., Coulson, T., Mensah, G.A. & Sinsin, B. (2014) Hunting affects dry season habitat selection by several bovid species in northern Benin. *Wildlife Biology*, **20**, 83–90.

Domenech, R., Bedrosian, B.E., Crandall, R.H. & Slabe, V.A. (2015) Space use and habitat selection by adult migrant golden eagles wintering in the western United States. *Journal of Raptor Research*, **49**, 429–440.

Drake, V.A. & Gatehouse, A.G. (1995) *Insect Migration: Tracking Resources Through Space and Time*, Cambridge University Press.

Drescher, M., Heitkönig, I.M.A., Van Den Brink, P.J. & Prins, H.H.T. (2006) Effects of sward structure on herbivore foraging behaviour in a South African savanna: An investigation of the forage maturation hypothesis. *Austral Ecology*, **31**, 76–87.

Dumont, B. & Hill, D.R.C. (2001) Multi-agent simulation of group foraging in sheep: effects of spatial memory, conspecific attraction and plot size. *Ecological Modelling*, **141**, 201–215.

Duncan, P., Tixier, H., Hofman, R.R. & Lechner-Doll, M. (1998) *Feeding strategies and the physiology of digestion in roe deer*. *The European roe deer: the biology of success* (ed. by R. Andersen, P. Duncan, and J.D.C. Linnell), pp. 91–116. Scandinavian University Press.

Dunning, J.B., Danielson, B.J. & Pulliam, H.R. (1992) Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos*, **65**, 169–175.

Durant, J.M., Hjermann, D., Ottersen, G. & Stenseth, N.C. (2007) Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. *Climate Research*, **33**, 271–283.

Durrett, R. & Levin, S. (1998) Spatial aspects of interspecific competition. *Theoretical Population Biology*, **53**, 30–43.

Earl, J.E. & Zollner, P.A. (2017) Advancing research on animal-transported subsidies by integrating animal movement and ecosystem modelling. *Journal of Animal Ecology*, **86**, 987–997.

Ecosystems Panel, E., Oversight Group for the Ecosystems Panel, O. & National

Research Council, N. (2000) *Global Change Ecosystems Research*, National Academy Press, Washington, D.C.

Edelhoff, H., Signer, J. & Balkenhol, N. (2016) Path segmentation for beginners: an overview of current methods for detecting changes in animal movement patterns. *Movement Ecology*, **4**, 21.

Emlen, S.T. & Oring, L.W. (1977) Ecology , sexual selection , and the svolution of mating systems. *Science*, **197**, 215–223.

English, A.K., Chauvenet, A.L.M., Safi, K. & Pettorelli, N. (2012) Reassessing the determinants of breeding synchrony in Ungulates. *PLoS ONE*, **7**, e41444.

ESRI (2011) ArcGIS Desktop: Release 10.

Fabiani, A., Galimberti, F., Sanvito, S. & Hoelzel, A.R. (2004) Extreme polygyny among southern elephant seals on Sea Lion Island, Falkland Islands. *Behavioral Ecology*, **15**, 961–969.

Fahrig, L. & Merriam, G. (1994) Conservation of fragmented populations. *Conservation Biology*, **8**, 50–59.

Fauchald, P. (1999) Foraging in a hierarchical patch system. *The American Naturalist*, **153**, 603–613.

Fauchiald, P., Erikstad, K. & Skarsfjord, H. (2000) Scale-dependent predator – prey interactions: the hierarchical spatial distribution of seabirds and prey. *Ecology*, **81**, 773–783.

Flannigan, M.D., Stocks, B.J. & Wotton, B.M. (2000) Climate change and forest fires. *Science of The Total Environment*, **262**, 221–229.

Flatt, T. & Heyland, A. (2011) *Mechanisms of Life History Evolution: The Genetics and Physiology of Life History Traits and Trade-Offs*, Oxford University Press.

Flowerdew, J.R. & Ellwood, S.A. (2001) Impacts of woodland deer on small mammal ecology. *Forestry*, **74**, 277–287.

Ford, H.A. (1981) Territorial behaviour in an Australian nectar-feeding bird. *Australian Journal of Ecology*, **6**, 131–134.

Frair, J.L., Merrill, E.H., Visscher, D.R., Fortin, D., Beyer, H.L. & Morales, J.M. (2005) Scales of movement by elk (*Cervus elaphus*) in response to heterogeneity

in forage resources and predation risk. *Landscape Ecology*, **20**, 273–287.

Franklin, A.B., Anderson, D.R., Gutierrez, R.J. & Burnham, K.P. (2000) Climate, Habitat Quality, and Fitness in Northen Spotted Owl Populations in Northern California. *Ecological Monographs*, **70**, 539–590.

Freese, C. (2012) *Wild Species as Commodities : Managing Markets And Ecosystems For Sustainability*, Island Press.

Freitas, C., Kovacs, K.M., Lydersen, C. & Ims, R.A. (2008) A novel method for quantifying habitat selection and predicting habitat use. *Journal of Applied Ecology*, **45**, 1213–1220.

Fretwell, S.D. & Lucas, H.L. (1969) On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds - I. Theoretical development. *Acta Biotheoretica*, **19**, 16–36.

Frid, A. & Dill, L. (2002) Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conservation Ecology*, **6**, 11.

Fritz, H., Said, S. & Weimerskirch, H. (2003) Scale-dependent hierarchical adjustments of movement patterns in a long-range foraging seabird. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **270**, 1143–1148.

Fronhofer, E.A., Hovestadt, T. & Poethke, H.-J. (2013) From random walks to informed movement. *Oikos*, **122**, 857–866.

Fryxell, J.M. (1991) Forage quality and aggregation by large herbivores. *The American naturalist*, **138**, 478–498.

Fryxell, J.M. & Sinclair, A.R.E. (1988) Causes and consequences of migration by large herbivores. *Trends in Ecology & Evolution*, **3**, 237–241.

Fuller, R.J. (2001) Responses of woodland birds to increasing numbers of deer: A review of evidence and mechanisms. *Forestry*, **74**, 289–298.

Gagnon, J.W., Schweinsburg, R.E. & Dodd, N.L. (2007) *Effects of roadway traffic on wild ungulates: A review of the literature and case study of elk in Arizona*. *Proceedings of the 2007 International Conference on Ecology and Transportation* (ed. by I.C. Leroy, N. Debra, and K.R. McDermott), pp. 449–458.

Gaillard, J.-M., Delorme, D., Jean-Marie, B., Van Laere, G., Boisaubert, B. & Pradel,

R. (1993) Roe deer survival patterns: a comparative analysis of contrasting populations. *Journal of Animal Ecology*, **62**, 778–791.

Gaillard, J.-M., Festa-Bianchet, M., Yoccoz, N.G., Loison, A. & Toïgo, C. (2000) Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual review of ecology and systematics*, **31**, 367–393.

Gaillard, J.-M., Hebblewhite, M., Loison, A., Fuller, M., Powell, R., Basille, M. & Van Moorter, B. (2010) Habitat-performance relationships: finding the right metric at a given spatial scale. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **365**, 2255–2265.

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.

Gaillard, J.M., Boutin, J.M., Delorme, D., Van Laere, G., Duncan, P. & Lebreton, J.D. (1997) Early survival in roe deer: Causes and consequences of cohort variation in two contrasted populations. *Oecologia*, **112**, 502–513.

Gazzola, A., Capitani, C., Mattioli, L. & Apollonio, M. (2008) Livestock damage and wolf presence. *Journal of Zoology*, **274**, 261–269.

Georgii, B. & Schröder, W. (1983) Home range and activity patterns of male red deer (*Cervus elaphus* L.) in the alps. *Oecologia*, **58**, 238–248.

Gilad, O. (2008) Competition and Competition Models. *Encyclopedia of Ecology*, 707–712.

Gillanders, S.N., Coops, N.C., Wulder, M.A., Gergel, S.E. & Nelson, T. (2008) Multitemporal remote sensing of landscape dynamics and pattern change: describing natural and anthropogenic trends. *Progress in Physical Geography*, **32**, 503–528.

Godin, J. & Keenleyside, M. (1984) Foraging on on patchily distributed prey by a cichlid fish (Teleosteicichlidae): a test of the ideal free distribution theory. *Anim Behav*, **32**, 120–31.

Gómez-Baggethun, E., de Groot, R., Lomas, P.L. & Montes, C. (2010) The history of ecosystem services in economic theory and practice: from early notions to

markets and payment schemes. *Ecological Economics*, **69**, 1209–1218.

Górecki, G., Labudzki, L., Skubis, J. & Wlazelko, M. (2009) Habitat Selection of Wild Boar (*Sus scrofa*) in the Zielonka Game Investigatory Centre - Radio Telemetry Research. *Acta Scientiarum Polonorum*, **8**, 15–27.

Green, R.E. (1995) The decline of the corncrake crex crex in britain continues. *Bird Study*, **42**, 66–75.

Greenwood, P.J. (1980) Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour*, **28**, 1140–1162.

Groves, C. & Grubb, P. (2011) *Ungulate Taxonomy*, The Johns Hopkins University Press.

Grüss, A., Kaplan, D.M., Guénette, S., Roberts, C.M. & Botsford, L.W. (2011) Consequences of adult and juvenile movement for marine protected areas. *Biological Conservation*, **144**, 692–702.

Gunson, K.E., Mountrakis, G. & Quackenbush, L.J. (2011) Spatial wildlife-vehicle collision models: A review of current work and its application to transportation mitigation projects. *Journal of Environmental Management*, **92**, 1074–1082.

Haché, S., Villard, M.-A. & Bayne, E.M. (2013) Experimental evidence for an ideal free distribution in a breeding population of a territorial songbird Experimental evidence for an ideal free distribution in a breeding population of a territorial songbird. *Ecology*, **94**, 861–869.

Hamel, S., Côté, S.D., Gaillard, J.-M. & Festa-Bianchet, M. (2009a) Individual variation in reproductive costs of reproduction: high-quality females always do better. *Journal of Animal Ecology*, **78**, 143–151.

Hamel, S., Garel, M., Festa-Bianchet, M., Gaillard, J.-M. & Côté, S.D. (2009b) Spring Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) predicts annual variation in timing of peak faecal crude protein in mountain ungulates. *Journal of Applied Ecology*, **46**, 582–589.

Hansson, L.-A. & Åkesson, S. (2014) *Animal movement across scales*, Oxford University Press.

Hastings, A., Petrovskii, S. & Morozov, A. (2011) Spatial ecology across scales. *Biology Letters*, **7**, 163–165.

Hauzy, C., Hulot, F.D., Gins, A. & Loreau, M. (2007) Intra- and interspecific density-dependent dispersal in an aquatic prey-predator system. *Journal of Animal Ecology*, **76**, 552–558.

Hayashida, K., Fukaya, K., Palstra, A.P. & Ueda, H. (2013) *Salmonid reproductive migration and effects on sexual maturation*. *Swimming Physiology of Fish* (ed. by A. Palstra and J. Planas), pp. 3–17. Springer, Berlin, Heidelberg.

Hebblewhite, M., Merrill, E. & McDermid, G. (2008) A multi-scale test of the forage maturation hypothesis in a partially migratory ungulate population. *Ecological Monographs*, **78**, 141–166.

Hebblewhite, M. & Merrill, E.H. (2007) Multiscale wolf predation risk for elk: does migration reduce risk? *Oecologia*, **152**, 377–387.

Hebblewhite, M. & Merrill, E.H. (2009) Trade-offs between predation risk and forage differ between migrant strategies in a migratory ungulate. *Ecology*, **90**, 3445–3454.

Hedlund, J.H., Curtis, P.D., Curtis, G. & Williams, A.F. (2003) Methods to reduce traffic crashes involving deer: what works and what does not. *Insurance Institue for Highway safety*.

Hein, A.M., Hou, C. & Gillooly, J.F. (2012) Energetic and biomechanical constraints on animal migration distance. *Ecology Letters*, **15**, 104–110.

Heino, M. & Kaitala, V. (1999) Evolution of resource allocation between growth and reproduction in animals with indeterminate growth. *Journal of Evolutionary Biology*, **12**, 423–429.

Heithaus, M.R. & Dill, L.M. (2002) Food availability and tiger shark predation risk influence bottlenose dolphin habitat use. *Ecology*, **83**, 480–491.

Hewison, A.J.M., Angibault, J.-M., Cargnelutti, B., Coulon, A., Rames, J.-L., Serrano, E., Verheyden, H. & Morellet, N. (2007) Using radio-tracking and direct observation to estimate roe deer *Capreolus capreolus* density in a fragmented landscape: a pilot study. *Wildlife Biology*, **13**, 313–320.

Hewison, A.J.M., Morellet, N., Verheyden, H., Daufresne, T., Angibault, J.-M., Cargnelutti, B., Merlet, J., Picot, D., Rames, J.-L., Joachim, J., Lourtet, B., Serrano, E., Bideau, E. & Cebe, N. (2009) Landscape fragmentation influences

winter body mass of roe deer. *Ecography*, **32**, 1062–1070.

Hewison, A.J.M., Vincent, J.-P. & Reby, D. (1998) *Social organisation of European roe deer*. *The European roe deer: The Biology of Success* (ed. by R. Andersen, P. Duncan, and J.D.C. Linnell), pp. 189–219. Scandinavian University Press, Oslo.

Hewison, A.J.M., Vincent, J.P., Angibault, J.M., Delorme, D., Van Laere, G. & Gaillard, J.M. (1999) Tests of estimation of age from tooth wear on roe deer of known age: variation within and among populations. *Canadian Journal of Zoology*, **77**, 58–67.

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**, 679–689.

Hickling, R., Roy, D.B., Hill, J.K., Fox, R. & Thomas, C.D. (2006) The distributions of a wide range of taxonomic groups are expanding polewards. *Global Change Biology*, **12**, 450–455.

Hirakawa, H. (1997) Digestion-constrained optimal foraging in generalist mammalian herbivores. *Oikos*, **78**, 37–47.

Hjermann, D.O. (2000) Analyzing habitat selection in animals without well-defined home ranges. *Ecology*, **81**, 1462–1468.

Hofmann, R.R. (1989) Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia*, **78**, 443–457.

Holdo, R.M., Holt, R.D., Sinclair, A.R.E., Godley, B.J. & Thirgood, S. (2011) *Migration impacts on communities and ecosystems: empirical evidence and theoretical insights*. *Animal Migration: A Synthesis* (ed. by E.J. Milner-Gulland, J.M. Fryxell, and A.R.E. Sinclair), pp. 131–143. Oxford Scholarship.

Holyoak, M., Casagrandi, R., Nathan, R., Revilla, E. & Spiegel, O. (2008) Trends and missing parts in the study of movement ecology. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **105**, 19060–19065.

Hooke, R. (2012) Land Transfomation by Humans: A Review. *GSA Today*, **22**.

Hopcraft, J.G.C., Sinclair, A.R.E. & Packer, C. (2005) Planning for success: Serengeti

lions seek prey accessibility rather than abundance. *Journal of Animal Ecology*, **74**, 559–566.

Huang, S., Meng, S.X. & Yang, Y. (2009) Assessing the goodness of fit of forest models estimated by nonlinear mixed-model methods. *Canadian Journal of Forest Research*, **39**, 2418–2436.

Huggett, R. & Cheesman, J. (2002) *Topography and the environment*, Broché.

Hughes, L. (2000) Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology & Evolution*, **15**, 56–61.

Hüppop, O., Dierschke, J., Exo, K.-M., Fredrich, E. & Hill, R. (2006) Bird migration studies and potential collision risk with offshore wind turbines. *Ibis*, **148**, 90–109.

Hurlbert, A.H. & Liang, Z. (2012) Spatiotemporal variation in avian migration phenology: Citizen science reveals effects of climate change. *PLoS ONE*, **7**, e31662.

Hutchings, M.R., Gordon, I.J., Kyriazakis, I. & Jackson, F. (2001) Sheep avoidance of faeces-contaminated patches leads to a trade-off between intake rate of forage and parasitism in subsequent foraging decisions. *Animal Behaviour*, **62**, 955–964.

Illius, A. & Gordon, I.J. (1993) *Diet selection in mammalian herbivores: constraints and tactics*. *Diet selection: an interdisciplinary approach to foraging behaviour* (ed. by R.N. Hughes), pp. 157–181. Blackwell Scientific Publications.

Illius, A.W. & Gordon, I.J. (1990) Variation in foraging behaviour in red deer and the consequences for population demography. *British Ecological Society*, **59**, 89–101.

Inouye, D.W., Barr, B., Armitage, K.B. & Inouye, B.D. (2000) Climate change is affecting altitudinal migrants and hibernating species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **97**, 1630–1633.

IPCC (2014) *Climate change 2014: Synthesis Report*, (ed. by The Core Writing Team, R.K. Pachauri, and L. Meyer).

Jaditz, T. (1994) Seasonality: economic data and model estimation. *Monthly Labor Review*, **117**, 17–22.

Jaenson, T.G.T. & Tälleklint, L. (1992) Incompetence of roe deer (*Capreolus capreolus*) as reservoirs of the Lyme disease spirochete. *Journal of Medical Entomology*, **29**, 813–817.

Jarnemo, A. (2004) Predation processes: behavioural interactions between red fox and roe deer during the fawning season. *Journal of Ethology*, **22**, 167–173.

Jarnemo, A. (2002) Roe deer fawns and mowing - mortality rates and countermeasures. *Wildlife Biology*, **8**, 211–218.

Jenni, D.A. (1974) Evolution of polyandry in birds. *American Zoologist*, **14**, 129–144.

Jepsen, J.U. & Topping, C.J. (2004) Modelling roe deer (*Capreolus capreolus*) in a gradient of forest fragmentation: behavioural plasticity and choice of cover. *Canadian Journal of Zoology*, **82**, 1528–1541.

Johansson, C.L., Muijres, F.T. & Hedenström, A. (2014) *The physics of animal locomotion*. *Animal movement across scales* (ed. by L.-A. Hansson and S. Åkesson), pp. 232–258. Oxford University Press.

Johnson, A.R., Wiens, J.A., Milne, B.T. & Crist, T.O. (1992) Animal movements and population dynamics in heterogeneous landscapes. *Landscape Ecology*, **7**, 63–75.

Johnson, C.J., Parker, K.L., Heard, D.C. & Gillingham, M.P. (2002) Movement parameters of ungulates and scale-specific responses to the environment. *Journal of Animal Ecology*, **71**, 225–235.

Johnson, D.H. (1980) The Comparison of Usage and Availability Measurements for Evaluating Resource Preference. *Ecology*, **61**, 65–71.

Johnstone, J., Russel, D.E. & Griffith, B. (2002) Variations in plant forage quality in the range of the Porcupine caribou herd. *Rangifer*, **22**, 83–91.

Jones, C.G., Lawton, J.H. & Shachak, M. (1997) Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology*, **78**, 1946–1957.

Jones, G.M. (1972) Chemical factors and their relation to feed intake regulation in ruminants: a review. *Canadian Journal of Animal Science*, **52**, 207–239.

Jönsson, K.I. (1997) Capital and income breeding as alternative tactics of resource use in reproduction. *Oikos*, **78**, 57–66.

Kearney, M. (2006) Habitat, environment and niche: What are we modelling? *Oikos*, **115**, 186–191.

Kie, J.G., Bowyer, R.T., Nicholson, M.C., Boroski, B.B. & Loft, E.R. (2002) Landscape heterogeneity at differing scales: effects on spatial distribution of mule deer. *Ecology*, **83**, 530–544.

Kleiber, M. (1932) Body size and metabolism. *Hilgardia*, **6**, 315–353.

Klisch, A. & Atzberger, C. (2016) Operational drought monitoring in Kenya using MODIS NDVI time series. *Remote Sensing*, **8**, 267.

Klopfer, P.H. (1969) *Habitats and territories: a study of the use of space by animals*, Basic Books.

Knapton, R.W. (1985) Lek structure and territoriality in the chryxus arctic butterfly, Oeneis chryxus (Satyridae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **17**, 389–395.

Kokko, H. & Lundberg, P. (2001) Dispersal, migration, and offspring retention in saturated habitats. *The American Naturalist*, **157**, 188–202.

Komers, P.E. (1997) Behavioural plasticity in variable environments. *Canadian Journal of Zoology*, **75**, 161–169.

Kotliar, N.B. & Wiens, J.A. (1990) Multiple scales of patchiness and patch structure : a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos*, **59**, 253–260.

Krashes, M.J., DasGupta, S., Vreede, A., White, B., Armstrong, J.D. & Waddell, S. (2009) A neural circuit mechanism integrating motivational state with memory expression in drosophila. *Cell*, **139**, 416–427.

Kunz, T.H. & Orrell, K.S. (2004) Reproduction, Energy costs of. *Encyclopedia of Energy*, **5**, 423–442.

Lack, D. (1968) Bird migration and natural selection. *Oikos*, **19**, 1–9.

Lafontaine, A., Drapeau, P., Fortin, D. & St-Laurent, M.H. (2017) Many places called home: the adaptive value of seasonal adjustments in range fidelity. *Journal of Animal Ecology*, **86**, 624–633.

Lambert, R.T., Ashworth, C.J., Beattie, L., Gebbie, F.E., Hutchinson, J.S.M., Kyle, D.J. & Racey, P.A. (2001) Temporal changes in reproductive hormones and conceptus-endometrial interactions during embryonic diapause and reactivation

of the blastocyst in European roe deer (*Capreolus capreolus*). *Reproduction*, **121**, 863–871.

Lambin, E.F., Turner, B.L., Geist, H.J., Agbola, S.B., Angelsen, A., Folke, C., Bruce, J.W., Coomes, O.T., Dirzo, R., George, P.S., Homewood, K., Imbernon, J., Leemans, R., Li, X., Moran, E.F., Mortimore, M., Ramakrishnan, P.S., Richards, J.F., Steffen, W., Stone, G.D., Svedin, U., Veldkamp, T.A., Vogel, C. & Xu, J. (2001) The causes of land-use and land-cover change : moving beyond the myths. *Global Environmental Change*, **11**, 261–269.

Lampert, A. & Hastings, A. (2016) Stability and distribution of predator-prey systems: Local and regional mechanisms and patterns. *Ecology Letters*, **19**, 279–288.

Lampert, W. (2005) Vertical distribution of zooplankton: density dependence and evidence for an ideal free distribution with costs. *BMC biology*, **3**, 10.

Latombe, G., Fortin, D. & Parrott, L. (2014) Spatio-temporal dynamics in the response of woodland caribou and moose to the passage of grey wolf. *Journal of Animal Ecology*, **83**, 185–198.

Laurance, W.F., Warkentin, I.G., Halpern, B.S., Kappel, C. V., Micheli, F. & Selkoe, K.A. (2010) *Habitat destruction: Death by a thousand cuts*. *Conservation Biology for All*, pp. 73–87. Oxford University Press.

Lavielle, M. (1999) Detection of multiple changes in a sequence of dependent variables. *Stochastic Processes and their Applications*, **83**, 79–102.

Lavielle, M. (2004) *Using penalized contrasts for the change-point problem*, INRIA. (ed. by INRIA) Le Chesnay.

Leisler, B. (1992) Habitat selection and coexistence of migrants and Afrotropical residents. *Ibis*, **134**, 77–82.

Leopold, A.C. (1964) *Plant growth and development*, McGraw-Hill.

Liberg, O., Johansson, A., Andersen, R. & Linnell, J.D.C. (1998) *Mating system, mating tactics and the function of male territoriality in roe deer*. *The European roe deer: The Biology of Success* (ed. by R. Andersen, P. Duncan, and J.D.C. Linnell), pp. 221–256. Scandinavian University Press, Oslo.

Lima, S.L. & Dill, L.M. (1990) Behavioural decisions made under the risk of

predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, **68**, 619–640.

Linnell, J.D.C. & Andersen, R. (1998) Territorial fidelity and tenure in roe deer bucks. *Acta Theriologica*, **43**, 67–75.

Linnell, J.D.C., Duncan, P. & Andersen, R. (1998a) *The European roe deer: A portrait of a successful species*. *The European roe deer: The Biology of Success* (ed. by R. Andersen, P. Duncan, and J.D.C. Linnell), pp. 11–22. Scandinavian University Press, Oslo.

Linnell, J.D.C., Wahlström, K. & Gaillard, J.-M. (1998b) *From birth to independence*. *The European roe deer: The Biology of Success* (ed. by R. Andersen, P. Duncan, and J.D.C. Linnell), pp. 257–283. Scandinavian University Press, Oslo.

Loker, E. & Hofkin, B. (2015) *The ecology of parasitism*. *Parasitology: a conceptual approach* (ed. by E. Loker and B. Hofkin), Garland Science.

Lone, K., Mysterud, A., Gobakken, T., Odden, J., Linnell, J. & Loe, L.E. (2016) Temporal variation in habitat selection breaks the catch-22 of spatially contrasting predation risk from multiple predators. *Oikos*, **126**, 624–632.

Long, R.A., Kie, J.G., Terry Bowyer, R. & Hurley, M.A. (2009) Resource selection and movements by female mule deer *Odocoileus hemionus*: Effects of reproductive stage. *Wildlife Biology*, **15**, 288–298.

Lovari, S., Serrao, G. & Mori, E. (2017) Woodland features determining home range size of roe deer. *Behavioural Processes*, **140**, 115–120.

Lovejoy, T.E. (2010) *Climate change*. *Conservation Biology for All* (ed. by N.S. Sodhi and P.R. Ehrlich, Oxford University Press.

Lowndes, A.G. (1941) On flagellar movement in unicellular organisms. *Proceedings of the Zoological Society*, **110**, 111–134.

Ludt, C.J., Schroeder, W., Rottmann, O. & Kuehn, R. (2004) Mitochondrial DNA phylogeography of red deer (*Cervus elaphus*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **31**, 1064–1083.

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

Martin, J., Nichols, J.D., Kitchens, W.M. & Hines, J.E. (2006) Multiscale patterns of

movement in fragmented landscapes and consequences on demography of the snail kite in Florida. *Journal of Animal Ecology*, **75**, 527–539.

Massé, A. & Côté, S.D. (2013) Spatiotemporal variations in resources affect activity and movement patterns of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) at high density. *Canadian Journal of Zoology*, **91**, 252–263.

Maublanc, M.-L., Bideau, E., Willemet, R., Bardonnet, C., Gonzalez, G., Desneux, L., Cèbe, N. & Gerard, J.-F. (2012) Ranging behaviour of roe deer in an experimental high-density population: Are females territorial? *Comptes Rendus - Biologies*, **335**, 735–743.

McArthur, C., Banks, P.B., Boonstra, R. & Forbey, J.S. (2014) The dilemma of foraging herbivores: dealing with food and fear. *Oecologia*, **176**, 677–689.

McFarland, D. (1993) *Animal Behaviour: Psychobiology, Ethology and Evolution*, Longman Scientific and Technical.

McGraw, A.M., Terry, J. & Moen, R. (2014) Pre-parturition movement patterns and birth site characteristics of moose in northeast Minnesota. *Alces*, **50**, 93–103.

Mcgraw, J.B. & Caswell, H. (1996) Estimation of indidivudal fitness from life-history data. *The American naturalist*, **147**, 47–64.

McGraw, J.B. & Caswell, H. (1996) Estimation of Individual Fitness from Life-History Data. *The American Naturalist*, **147**, 47–64.

McLoughlin, P.D. & Ferguson, S.H. (2000) A hierarchical pattern of limiting factors helps explain variation in home range size. *Ecoscience*, **7**, 123–130.

Meriggi, A. & Lovari, S. (1996) A review of wolf predation in southern Europe: does the wolf prefer wild prey to livestock? *The Journal of Applied Ecology*, **33**, 1561.

Merkle, J.A., Monteith, K.L., Aikens, E.O., Hayes, M.M., Hersey, K.R., Middleton, A.D., Oates, B.A., Sawyer, H., Scurlock, B.M. & Kauffman, M.J. (2016) Large herbivores surf waves of green-up in spring. *Proceedings of the Royal Society B*, **283**, 20160456.

Messier, F., Virgl, J.A. & Marinelli, L. (1990) Density-dependent habitat selection in muskarats: a test of the ideal distribution model. *Oecologia*, **84**, 380–385.

Meyer, C.B. & Thuiller, W. (2006) Accuracy of resource selection functions across spatial scales. *Diversity and Distributions*, **12**, 288–297.

Millenium Ecosystem Assessment, M. (2005) *Ecosystems and human well-being*, Island Press.

Mills, J.A. & Beatty, J.H. (1979) The propensity interpretation of fitness. *Philosophy of Science*, **46**, 263–286.

Milner, J.M., Bonenfant, C., Mysterud, A., Gaillard, J.M., Csányi, S. & Stenseth, N.C. (2006) Temporal and spatial development of red deer harvesting in Europe: Biological and cultural factors. *Journal of Applied Ecology*, **43**, 721–734.

Mitchell, S.C.S. (2005) How useful is the concept of habitat?–a critique. *Oikos*, **110**, 634–638.

Mitchell, W.A. & Lima, S.L. (2002) Predator-prey shell games: large-scale movement and its implications for decision-making by prey. *Oikos*, **99**, 249–259.

Moen, J., Andersen, R. & Illius, A. (2006) *Living in a seasonal environment*. *Large Herbivore Ecology, Ecosystem Dynamics and Conservation* (ed. by K. Danell, R. Bergström, P. Duncan, and J. Pastor), pp. 50–70. Cambridge.

Møller, A.P. & Erritzoe, J. (1998) Host immune defense and migration in birds. *Evolutionary Ecology*, **12**, 945–953.

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**, 1395–1403.

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 B: Biological Sciences*, **365**, 2289–2301.

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**, 1326–1339.

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**, 999–1010.

Morgantini, L.E. & Hudson, R.J. (1985) Changes Season In Diets Of Wapiti During A Hunting. *Journal of Range Management*, **38**, 77–79.

Mueller, T. & Fagan, W.F. (2008) Search and navigation in dynamic environments - from individual behaviors to population distributions. *Oikos*, **117**, 654–664.

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**, 683–694.

Mysterud, A., Bischof, R., Loe, L.E., Odden, J. & Linnell, J.D.C. (2012) Contrasting migration tendencies of sympatric red deer and roe deer suggest multiple causes of migration in ungulates. *Ecosphere*, **3**, art92.

Mysterud, A., Langvatn, R., Yoccoz, N.G. & Stenseth, N.C. (2001) Plant phenology, migration and geographical variation in body weight of a large herbivore: the effefct of a variable topography. *Journal of Animal Ecology*, **70**, 915–923.

Mysterud, A., Loe, L.E., Zimmermann, B., Bischof, R., Vebjørn, V. & Meisingset, E. (2011) Partial migration in expanding red deer populations at northern latitudes – a role for density dependence ? *Oikos*, **120**, 1817–1825.

Mysterud, A., Qviller, L., Meisingset, E.L. & Viljugrein, H. (2016) Parasite load and seasonal migration in red deer. *Oecologia*, **180**, 401–407.

Mysterud, A., Vike, B.K., Meisingset, E.L. & Rivrud, I.M. (2017) The role of landscape characteristics for forage maturation and nutritional benefits of migration in red deer. *Ecology and Evolution*, **7**, 4448–4455.

Nagendra, H. (2002) Opposite trends in response for the Shannon and Simpson indices of landscape diversity. *Applied Geography*, **22**, 175–186.

Náhlik, A., Sándor, G., Tari, T. & Király, G. (2009) Space use and activity patterns of red deer in a highly forested and in a patchy forest-agricultural habitat. *Acta Silvatica & Lignaria Hungarica*, **5**, 109–118.

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**, 19052–19059.

Newton, I. (2006) Can conditions experienced during migration limit the population levels of birds? *Journal of Ornithology*, **147**, 146–166.

Newton, I. (2012) Obligate and facultative migration in birds: ecological aspects. *Journal of Ornithology*, **153**, S171–S180.

van Noordwijk, A.J. & de Jong, G. (1986) Acquisition and Allocation of Resources: Their Influence on Variation in Life History Tactics. *The American Naturalist*, **128**, 137–142.

Norris, K. (1999) A trade-off between energy intake and exposure to parasites in oystercatchers feeding on a bivalve mollusc. *Proceedings of the Royal Society B*, **266**, 1703–1709.

Northrup, J.M., Anderson, C.R., Hooten, M.B. & Wittemyer, G. (2016) Movement reveals scale dependence in habitat selection of a large ungulate. *Ecological Applications*, **26**, 2744–2755.

Nussbaum, M.C. (1976) The text of Aristotle's De Motu Animalium. *Harvard Studies in Classical Philology*, **80**, 111–159.

Orians, G.H. & Wittenberger, J.F. (1991) Spatial and temporal scales in habitat selection. *American Naturalist*, **137**, 29–49.

Orr, R.T. (1970) *Animals in Migration*, (ed. by R. Orr) Macmillan, New York.

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 of London*, **365**, 2267–2278.

Owen-Smith, N. & Martin, J. (2015) Identifying Space Use at Foraging Arena Scale within the Home Ranges of Large Herbivores. *PloS One*, **10**, e0128821.

Panzacchi, M., Linnell, J.D.C., Odden, M., Odden, J. & Andersen, R. (2009) Habitat and roe deer fawn vulnerability to red fox predation. *Journal of animal ecology*, **78**, 1124–1133.

Papi, F. (1992) *Animal homing*, (ed. by F. Papi) Chapman & Hall.

Parker, G.. (1974) Assessment strategy and the evolution of animal conflicts. *Journal of Theoretical Biology*, **47**, 223–243.

Parker, G.A. & Sutherland, W.J. (1986) Ideal free distributions when individuals

differ in competitive ability: phenotype-limited ideal free models. *Animal Behaviour*, **34**, 1222–1242.

Parmesan, C. (2006) Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, **37**, 637–669.

Parmesan, C. & Yohe, G. (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, **421**, 37–42.

Pastoret, P., Thiry, E., Brochier, B., Schwers, A., Thomas, I. & Dubuisson, J. (1988) Maladies de la faune sauvage transmissibles aux animaux domestiques. *Revue Scientifique et Technique de l'Office International des Epizooties*, **7**, 661–704.

Pellerin, M., Saïd, S. & Gaillard, J.-M. (2008) Roe deer *Capreolus capreolus* home-range sizes estimated from VHF and GPS data. *Wildlife Biology*, **14**, 101–110.

Peters, W., Hebblewhite, M., Musterud, A., Spitz, D., Focardi, S., Urbano, F., Morellet, N., Heurich, M., Kjellander, P., Linnell, J.D.C. & Cagnacci, F. (2017) Migration in geographic and ecological space by a large herbivore. *Ecological Monographs*, **87**, 297–320.

Pettorelli, N., Gaillard, J.-M., Duncan, P., Ouellet, J.-P. & Van Laere, G. (2001) Population density and small-scale variation in habitat quality affect phenotypic quality in roe deer. *Oecologia*, **128**, 400–405.

Pettorelli, N., Gaillard, J.M., Duncan, P., Maillard, D., Van Laere, G. & Delorme, D. (2003) Age and density modify the effects of habitat quality on survival and movements of roe deer. *Ecology*, **84**, 3307–3316.

Pettorelli, N., Gaillard, J.M., Yoccoz, N.G., Duncan, P., Maillard, D., Delorme, D., Van Laere, G. & Toïgo, C. (2005a) The response of fawn survival to changes in habitat quality varies according to cohort quality and spatial scale. *Journal of Animal Ecology*, **74**, 972–981.

Pettorelli, N., Ryan, S., Mueller, T., Bunnefeld, N., Jedrzejewska, B., Lima, M. & Kausrud, K. (2011) The Normalized Difference Vegetation Index (NDVI): Unforeseen successes in animal ecology. *Climate Research*, **46**, 15–27.

Pettorelli, N., Vik, J.O., Mysterud, A., Gaillard, J.-M., Tucker, C.J. & Stenseth, N.C. (2005b) Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. *Trends in Ecology and Evolution*, **20**, 503–510.

Pinheiro, J. & Bates, D.M. (2000) *Mixed-effects models in S and S-PLUS*, Springer.

Piper, M.D.W., Blanc, E., Leitão-Gonçalves, R., Yang, M., He, X., Linford, N.J., Hoddinott, M.P., Hopfen, C., Soultoukis, G.A., Niemeyer, C., Kerr, F., Pletcher, S.D., Ribeiro, C. & Partridge, L. (2013) A holidic medium for Drosophila melanogaster. *Nature Methods*, **11**, 100–105.

Piper, W.H. (2011) Making habitat selection more "familiar": A review. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **65**, 1329–1351.

Plard, F., Gaillard, J.-M., Bonenfant, C., Hewison, A.J.M., Delorme, D., Cargnelutti, B., Kjellander, P., Nilsen, E.B. & Coulson, T. (2012) Parturition date for a given female is highly repeatable within five roe deer populations. *Biology letters*, **9**, 20120841.

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**.

Plard, F., Gaillard, J.M., Coulson, T., Hewison, A.J.M., Douhard, M., Klein, F., Delorme, D., Warnant, C. & Bonenfant, C. (2015) The influence of birth date via body mass on individual fitness in a long-lived mammal. *Ecology*, **96**, 1516–1528.

Post, E., Pedersen, C., Wilmers, C.C. & Forchhammer, M.C. (2008) Warming, plant phenology and the spatial dimension of trophic mismatch for large herbivores. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **275**, 2005–2013.

Potapov, E., Bedford, A., Bryntesson, F., Cooper, S., Brown, B. & Robertson, D. (2011) Impact of snow cover on movements and habitat choice by suburban white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*). *New Jersey Academy of Science - The Bulletin*, **56**, 5–8.

Powell, R.A. (2000) *Animal home ranges and territories and home range estimators. Research Techniques in Animal Ecology: Controversies and Consequences*, Columbia University Press.

Pugh, D. (2004) *Changing sea levels: effects of tides, weather and climate*, Cambridge University Press.

Putman, R.J. & Moore, N.P. (1998) Impact of deer in lowland Britain on agriculture,

forestry and conservation habitats. *Mammal Review*, **28**, 141–164.

Pyke, G.H. (1984) Optimal foraging theory: a critical review. *Annual review of ecology and systematics*, **15**, 523–575.

R Development Core Team (2014) R: a language and environment for statistical computing.

Randi, E., Alves, P.C., Carranza, J., Milosevic-Zlatanovi, S., Sfougaris, A. & Mucci, N. (2004) Phylogeography of roe deer (*Capreolus capreolus*) populations: The effects of historical genetic subdivisions and recent nonequilibrium dynamics. *Molecular Ecology*, **13**, 3071–3083.

Réale, D., Reader, S.M., Sol, D., McDougall, P.T. & Dingemanse, N.J. (2007) Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **82**, 291–318.

Rechetelo, J., Grice, A., Reside, A.E., Hardesty, B.D. & Moloney, J. (2016) Movement Patterns, Home Range Size and Habitat Selection of an Endangered Resource Tracking Species, the Black-Throated Finch (*Poephila cincta cincta*). *Plos One*, **11**, e0167254.

Redjadj, C., Darmon, G., Maillard, D., Chevrier, T., Bastianelli, D., Verheyden, H., Loison, A. & Saïd, S. (2014) Intra- and interspecific differences in diet quality and composition in a large herbivore community. *PLoS ONE*, **9**, e84756.

Rémy, A., Le Galliard, J.F., Gundersen, G., Steen, H. & Andreassen, H.P. (2011) Effects of individual condition and habitat quality on natal dispersal behaviour in a small rodent. *Journal of Animal Ecology*, **80**, 929–937.

Réounodji, F. (2003) *Pratiques agro-sylvo-pastorales et stratégies de gestion des ressources naturelles dans les savanes du Tchad: Une étude de cas réalisée dans le terroir de Ngoko. Savanes africaines : des espaces en mutation, des acteurs face à de nouveaux défis* (ed. by J.Y. Jamin, L. Seiny Boukar, and C. Floret), Cirad, Montpellier.

Rettie, W.J. & Messier, F. (2000) Hierarchical habitat selection by woodland caribou: its relationship to limiting factors. *Ecography*, **23**, 466–478.

Revilla, E. & Wiegand, T. (2008) Individual movement behavior, matrix heterogeneity, and the dynamics of spatially structured populations. *Proceedings*

of the National Academy of Sciences USA, **105**, 19120–19125.

Richard, E., Morellet, N., Cargnelutti, B., Angibault, J.M., Vanpé, C. & Hewison, A.J.M. (2008) Ranging behaviour and excursions of female roe deer during the rut. *Behavioural Processes*, **79**, 28–35.

Richard, E., Said, S., Hamann, J.-L. & Gaillard, J.-M. (2011) Toward an identification of resources influencing habitat use in a multi-specific context. *PLoS ONE*, **6**, 1–10.

Richard, E., Saïd, S., Hamann, J.-L. & Gaillard, J.-M. (2014) Daily, seasonal and annual variations in individuals home range overlap of two sympatric species of deer. *Canadian Journal of Zoology*, **92**, 853–859.

Riotte-Lambert, L., Benhamou, S. & Chamaillé-Jammes, S. (2015) How Memory-Based Movement Leads to Nonterritorial Spatial Segregation. *The American Naturalist*, **185**, E103-16.

Rivrud, I.M., Bischof, R., Meisingset, E.L., Zimmermann, B., Loe, L.E. & Mysterud, A. (2016a) Leave before it's too late: anthropogenic and environmental triggers of autumn migration in a hunted ungulate population. *Ecology*, **97**, 1058–1068.

Rivrud, I.M., Heurich, M., Krupczynski, P., Müller, J. & Mysterud, A. (2016b) Green wave tracking by large herbivores: An experimental approach. *Ecology*, **97**, 3547–3553.

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**, 1280–1295.

Rooney, T.P. & Waller, D.M. (2003) Direct and indirect effects of white-tailed deer in forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, **181**, 165–176.

Root, T., Price, J., Hall, K. & Schneider, S. (2003) Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, **421**, 57–60.

Roshier, D.A. & Reid, J.R.W. (2003) On animal distributions in dynamic landscapes. *Ecography*, **26**, 539–544.

Russell, R.E., Swihart, R.K. & Feng, Z. (2003) Population consequences of movement decisions in a patchy landscape. *Oikos*, **103**, 142–152.

Saïd, S., Gaillard, J.-M., Duncan, P., Guillon, N., Guillon, N., Servanty, S., Pellerin,

M., Lefeuvre, K., Martin, C. & Van Laere, G. (2005) Ecological correlates of home-range size in spring–summer for female roe deer (*Capreolus capreolus*) in a deciduous woodland. *Journal of Zoology*, **267**, 301–308.

Saïd, S., Gaillard, J.-M., Widmer, O., Débias, F., Bourgoin, G., Delorme, D. & Roux, C. (2009) What shapes intra-specific variation in home range size? A case study of female roe deer. *Oikos*, **118**, 1299–1306.

Saïd, S. & Servanty, S. (2005) The influence of landscape structure on female roe deer home-range size. *Landscape Ecology*, **20**, 1003–1012.

Saint-Andrieux, C. & Barboiron, A. (2016) Tableaux de chasse ongulés sauvages. *Faune sauvage*, **312**, **Suppl**.

Schmidt, K., Jedrzejewski, W., Theuerkauf, J., Kowalczyk, R., Okarma, H. & Jedrzejewska, B. (2008) Reproductive behaviour of wild-living wolves in Białowieża Primeval Forest (Poland). *Journal of Ethology*, **26**, 69–78.

Scrimgeour, G.J. & Culp, J.M. (1994) Feeding while evading predators by a lotic mayfly: linking short-term foraging behaviours to long-term fitness consequences. *Oecologia*, **100**, 128–134.

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**, 789–799.

Sevila, J. (2015) Relation entre comportement spatial e parasitisme chez le Chevreuil en milieu anthropisé.

Shanks, A.L. (2002) Previous agonistic experience determines both foraging behavior and territoriality in the limpet *Lottia gigantea* (Sowerby). *Behavioral Ecology*, **13**, 467–471.

Shariatinajafabadi, M., Wang, T., Skidmore, A.K., Toxopeus, A.G., Kölzsch, A., Nolet, B.A., Exo, K.M., Griffin, L., Stahl, J. & Cabot, D. (2014) Migratory herbivorous waterfowl track satellite-derived green wave index. *PLoS ONE*, **9**, 1–11.

Shaw, A.K. (2016) Drivers of animal migration and implications in changing environments. *Evolutionary Ecology*, **30**, 991–1007.

Shaw, A.K. & Couzin, I.D. (2013) Migration or residency? The evolution of movement behavior and information usage in seasonal environments. *The American*

Naturalist, **181**, 114–124.

Sheldahl, L.A. & Martins, E.P. (2000) The territorial behavior of the western fence lizard, sceloporus occidentalis. *Herpetologica*, **56**, 469–479.

Shenbrot, G. (2004) Habitat selection in a seasonally variable environment: Test of the isodar theory with the fat sand rat, *Psammomys obesus*, in the Negev Desert, Israel. *Oikos*, **106**, 359–365.

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

Sih, A. (2005) *Predator-prey space use as an emergent outcome of a behavioral response race. Ecology of predator-prey interactions* (ed. by P. Barbosa and I. Castellanos), pp. 240–255. Oxford Scholarship.

Silvy, N.J. (2012) *The Wildlife Techniques Manual. Volume 1: Research*, 7th edn. The Johns Hopkins University Press.

Singh, N.J., Allen, A.M. & Ericon, G. (2016) Quantifying migration behaviour using net squared displacement approach: Clarifications and caveats. *PLoS ONE*, **11**, e0149594.

Singh, N.J., Börger, L., Dettki, H., Bunnefeld, N. & Ericsson, G. (2012) From migration to nomadism: movement variability in a northern ungulate across its latitudinal range. *Ecological Applications*, **22**, 2007–2020.

Skov, C., Baktoft, H., Brodersen, J., Brönmark, C., Chapman, B.B., Hansson, L.-A. & Nilsson, P.A. (2011) Sizing up your enemy: individual predation vulnerability predicts migratory probability. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **278**, 1414–1418.

Smith, R.S. & Jones, L. (1991) The phenology of mesotrophic grassland in the Pennine Dales, Northern England: historic hay cutting dates, vegetation variation and plant species phenologies. *Journal of Applied Ecology*, **28**, 42–59.

Snyder, K.A. & Tartowski, S.L. (2006) Multi-scale temporal variation in water availability: Implications for vegetation dynamics in arid and semi-arid ecosystems. *Journal of Arid Environments*, **65**, 219–234.

Spiegel, O., Leu, S.T., Bull, C.M. & Sih, A. (2017) What's your move? Movement as a

link between personality and spatial dynamics in animal populations. *Ecology Letters*, **20**, 3–18.

Stache, A., Heller, E., Hothorn, T. & Heurich, M. (2013) Activity patterns of European Roe Deer (*Capreolus capreolus*) are strongly influenced by individual behaviour. *Folia Zoologica*, **62**, 67–75.

Stamps, J. (1995) Motor learning and the value of familiar space. *The American Naturalist*, **146**, 41–58.

Stankowich, T. (2008) Ungulate flight responses to human disturbance: A review and meta-analysis. *Biological Conservation*, **141**, 2159–2173.

Stenseth, N.C. & Lidicker, W.Z. (1992) *Animal Dispersal: Small Mammals as a Model*, Chapman & Hall.

Stenseth, N.C. & Mysterud, A. (2002) Climate, changing phenology, and other life history traits: Nonlinearity and match-mismatch to the environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **99**, 13379–13381.

Stephens, D.W., Brown, J.S. & Ydenberg, R.C. (2007) *Foraging: Behavior and Ecology*, (ed. by D.W. Stephens, J.S. Brown, and R.C. Ydenberg) The University of Chicago Press.

Stopher, K. V., Nussey, D.H., Clutton-Brock, T.H., Guinness, F., Morris, A. & Pemberton, J.M. (2011) The red deer rut revisited: Female excursions but no evidence females move to mate with preferred males. *Behavioral Ecology*, **22**, 808–818.

Storms, D., Aubry, P., Hamann, J.-L., Saïd, S., Fritz, H., Saint-Andrieux, C. & Klein, F. (2008) Seasonal variation in diet composition and similarity of sympatric red deer *Cervus elaphus* and roe deer *Capreolus capreolus*. *Wildlife Biology*, **14**, 237–250.

Teitelbaum, C.S., Fagan, W.F., Fleming, C.H., Dressler, G., Calabrese, J.M., Leimgruber, P. & Mueller, T. (2015) How far to go? Determinants of migration distance in land mammals. *Ecology Letters*, **18**, 545–552.

Thoen, C.O., Lobue, P. a, Enarson, D. a, Kaneene, J.B. & de Kantor, I.N. (2009) Tuberculosis: a re-emerging disease in animals and humans. *Veterinaria italiana*, **45**, 135–181.

Tilman, D., Fargione, J., Wolff, B., D'Antonio, C., Dobson, A., Howarth, R., Schindler, D., Schlesinger, W.H., Simberloff, D. & Swackhamer, D. (2001) Forecasting Agriculturally Driven Global Environmental Change. *Science*, **292**, 281–284.

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

Tomkiewicz, S.M., Fuller, M.R., Kie, J.G. & Bates, K.K. (2010) Global positioning system and associated technologies in animal behaviour and ecological research. *Philosophical transactions of the Royal Society B*, **365**, 2163–2176.

Trenberth, K.E. (2011) Changes in precipitation with climate change. *Climate Research*, **47**, 123–138.

Trivers, R. (1972) *Parental investment and sexual selection*. *Sexual Selection and the Descent of Man* (ed. by B. Campbell), pp. 53–95. Aldine Press, Chicago.

Tufto, J., Andersen, R. & Linnell, J. (1996) Habitat use and ecological correlates of home range size in a small cervid: the roe deer. *Journal of Animal Ecology*, **65**, 715–724.

Turchin, P. (1998) *Quantitative analysis of movement: measuring and modeling population redistribution in animals and plants*, Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.

Turchin, P. (1991) Translating foraging movements in heterogeneous environments into the spatial distribution of foragers. *Ecology*, **72**, 1253–1266.

Turner, M.G. (2010) Disturbance and landscape dynamics in a changing world. *Ecology*, **91**, 2833–2849.

Turner, M.G., Gardner, R.H. & O'Neill, R. V. (2015) *Landscape Disturbance Dynamics*. *Landscape ecology in theory and practice* (ed. by M.G. Turner, R.H. Gardner, and R. V. O'Neill), pp. 175–228. Springer.

Valeix, M., Fritz, H., Loveridge, A.J., Davidson, Z., Hunt, J.E., Murindagomo, F. & Macdonald, D.W. (2009) Does the risk of encountering lions influence African herbivore behaviour at waterholes? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **63**, 1483–1494.

Van Asch, M. & Visser, M.E. (2007) Phenology of forest caterpillars and their host

trees: The importance of synchrony. *Annual Review of Entomology*, **52**, 37–55.

Van Beest, F.M., Rivrud, I.M., Loe, L.E., Milner, J.M. & Mysterud, A. (2011) What determines variation in home range size across spatiotemporal scales in a large browsing herbivore? *Journal of Animal Ecology*, **80**, 771–785.

Van Moorter, B. (2008) Habitat selection at different spatial scales: Application to roe deer.

Van Moorter, B., Bunnefeld, N., Panzacchi, M., Rolandsen, C.M., Solberg, E.J. & Sæther, B.-E. (2013) Understanding scales of movement: animals ride waves and ripples of environmental change. *Journal of Animal Ecology*, **82**, 770–780.

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

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

Van Overveld, T. & Matthysen, E. (2010) Personality predicts spatial responses to food manipulations in free-ranging great tits (*Parus major*). *Biology Letters*, **6**, 187–190.

Van Soest, P.J. (1987) *Nutritional ecology of the ruminant*, Cornell University Press.

Vanpé, C., Gaillard, J., Morellet, N., Kjellander, P., Liberg, O., Delorme, D. & Hewison, A.J.M. (2009a) Age-Specific Variation in Male Breeding Success of a Territorial Ungulate Species, the European Roe Deer. *Journal of Mammalogy*, **90**, 661–665.

Vanpé, C., Kjellander, P., Galan, M., Cosson, J.-F., Aulagnier, S., Liberg, O. & Hewison, A.J.M. (2008) Mating system, sexual dimorphism, and the opportunity for sexual selection in a territorial ungulate. *Behavioral Ecology*, **19**, 309–316.

Vanpé, C., Morellet, N., Kjellander, P., Goulard, M., Liberg, O. & Hewison, A.J.M. (2009b) Access to mates in a territorial ungulate is determined by the size of a male's territory, but not by its habitat quality. *Journal of Animal Ecology*, **78**, 42–51.

Vavra, M. (2005) Livestock grazing and wildlife: Developing compatibilities.

Rangeland Ecology & Management, **58**, 128–134.

Visser, M.E. & Both, C. (2005) Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **272**, 2561–2569.

Vreeland, J.K., Diefenbach, D.R. & Wallingford, B.D. (2004) Survival rates, mortality causes, and habitats of Pennsylvania white-tailed deer fawns. *Wildlife Society Bulletin*, **32**, 542–553.

Vuolo, F., Mattiuzzi, M., Klisch, A. & Atzberger, C. (2012) Data service platform for MODIS Vegetation Indices time series processing at BOKU Vienna: current status and future perspectives. *SPIE Proceedings*, **8538**, 85380A.

Walsh, J., Wuebbles, D., Hayhoe, K., Kossin, J., Kunkel, K., Stephens, G., Thorne, P., Vose, R., Wehner, M., Willis, J., Anderson, D., Doney, S., Feely, R., Hennon, P., Kharin, V., Knutson, T., Landerer, F., Lenton, T., Kennedy, J. & Somerville, R. (2014) *Our changing climate. Climate change impacts in the United States: The third National Climate Assessment* (ed. by J.M. Melillo, T.C. Richmond, and G.W. Yohe), pp. 19–67. U.S. Global Change Research Program.

Westerdahl, H., Bensch, S., Nilsson, J.-Å., O'Connor, E., Sehgal, R., Tesson, S. & Hasselquist, D. (2014) *Pathogens and hosts on the move. Animal movement across scales*, Oxford University Press.

Western, D. (2001) Human-modified ecosystems and future evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **98**, 5458–5465.

White, G.C., Garrott, R.A., Bartmann, R.M., Carpenter, L.H. & Alldredge, A.W. (1987) Survival of Mule Deer in Northwest Colorado. *The Journal of Wildlife Management*, **4**, 852–859.

White, P.J., Proffitt, K.M. & Lemke, T.O. (2012) Changes in elk distribution and group sizes after wolf restoration. *The American Midland Naturalist*, **167**, 174–187.

White, P.S. & Pickett, S.T.A. (1985) *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*, Academic Press, New York.

Whittaker, D.G. & Lindzey, F.G. (1999) Effect of Coyote Predation on Early Fawn Survival in Sympatric Deer Species. *Wildlife Society Bulletin*, **27**, 256–262.

Wiens, J.A. (1976) Population responses to patchy environments. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **7**, 81–120.

Wilson, B., Batty, R.S., Daunt, F. & Carter, C. (2006) Collision risks between marine renewable energy devices and mammals , fish and diving birds. *Repport to the Scottish Executive. Scottish Association for Marine Science*.

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

Worton, B.J. (1989) Kernel methods for estimating the utilization in home-range studies. *Ecology*, **70**, 164–168.

Yoder, J.M., Marschall, E.A. & Swanson, D.A. (2004) The cost of dispersal: Predation as a function of movement and site familiarity in ruffed grouse. *Behavioral Ecology*, **15**, 469–476.

Annexes

Chevrette au lâcher. Photo prise lors d'une capture dans le site d'étude d'Aurignac (31).

I. Annexes Chapitre I, partie I : Article soumis dans Oecologia

Truly sedentary? The multi-range tactic as a response to resource heterogeneity and unpredictability in a large herbivore

Ophélie Couriot, A. J. Mark Hewison, Sonia Saïd, Francesca Cagnacci, Simon Chamaillé-Jammes, John D. C. Linnell, Atle Mysterud, Wibke Peters, Ferdinando Urbano, Marco Heurich, Petter Kjellander, Sandro Nicoloso, Anne Berger, Pavel Sustr, Max Kroeschel, Leif Soennichsen, Robin Sandfort, Benedikt Gehr and Nicolas Morellet

Ophélie Couriot, CEFS, Université de Toulouse, INRA, Castanet Tolosan, France, email: o.couriot@gmail.com, tel. +33 (0) 561 28 51 25, corresponding author

A. J. Mark Hewison, CEFS, Université de Toulouse, INRA, Castanet Tolosan, France, email: mark.hewison@inra.fr

Sonia Saïd, Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Direction Recherche et Expertise, Unité Cervidés-Sanglier, 85 bis Avenue de Wagram, 75017 Paris, France, email: sonia.said@oncfs.gouv.fr

Francesca Cagnacci, Biodiversity and Molecular Ecology Department, Research and Innovation Centre, Fondazione Edmund Mach, Via Mach 1, 38010 San Michele all'Adige, TN, Italy, email: cagnacci.fem@gmail.com

Author contribution: OC, NM and AJMH originally formulated the idea. AJMH, FC, JDCL, AM, MH, PK, SN, AB, PS, MK, LS, RS and BG provided data from the different study sites. FU created and updated the database. OC, NM, AJMH and SS developed the methodology, OC and NM performed statistical analyses, OC wrote the manuscript and NM, AJMH, SS, FC, SCJ, JDCL, AM, WP, FU, MH, PK, SN, AB, PS, MK, LS, RS and BG helped for writing the manuscript.

Simon Chamaillé-Jammes, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, UMR 5175, CNRS - Université de Montpellier - Université Paul-Valéry Montpellier - EPHE, 34293 Montpellier Cedex 5, France, email: simon.chamaille@cefe.cnrs.fr

John D. C. Linnell, Norwegian Institute for Nature Research, PO Box 5685 Sluppen, NO-7485 Trondheim, Norway, email: john.linnell@nina.no

Atle Mysterud, Centre for Ecological and Evolutionary Synthesis (CEES), University of Oslo, Blindern, P.O. Box 1066, 0316 Oslo, Norway, email: atle.mysterud@ibv.uio.no

Wibke Peters, Bavarian State Institute of Forestry (LWF), Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 1, 85354 Freising, Germany, email: wibkepeters@gmail.com

Ferdinando Urbano, Freelance Eurodeer Database Manager, Milan, Italy, email: ferdi.urbano@gmail.com

Marco Heurich, Bavarian Forest National Park, Department of Conservation and Research, Freyunger Str. 2, 94481 Grafenau, Germany & Chair of Wildlife Ecology and Management, University of Freiburg, Tennenbacher Straße 4, 79106 Freiburg, Germany, email: marco.heurich@npv-bw.bayern.de

Petter Kjellander, Grimsö Wildlife Research Station, Department of Ecology, Swedish University of Agricultural Sciences, Riddarhyttan, Sweden, email: petter.kjellander@slu.se

Sandro Nicoloso, Research, Ecology and Environment Dimension (D.R.E.Am. Italia), Via Enrico Bindi 14, 51100 Pistoia, PT, Italy, email: nicoloso@dream-italia.it

Anne Berger, Leibniz-Institute for Zoo and Wildlife Research, Alfred-Kowalke-Str. 17, 10315 Berlin, Germany, email: berger@izw-berlin.de

42 Pavel Sustr, Department of Biodiversity Research, Global Change Research Centre, Academy
43 of Sciences of the Czech Republic, Brno, Czech Republic, Šumava National Park,
44 Vimperk, Czech Republic, email: krakonosnasumave@gmail.com

45 Max Kroeschel, Chair of Wildlife Ecology and Management, University of Freiburg,
46 Tennenbacher Straße 4, 79106 Freiburg, Germany & Forest Research Institute of Baden-
47 Wuerttemberg, Wildlife Ecology, Wonnhaldestraße 4, 79100 Freiburg, Germany, email:
48 max.kroeschel@wildlife.uni-freiburg.de

49 Leif Soennichsen, Mammal Research Institute, Polish Academy of Sciences, Białowieza,
50 Poland, email: l_soennichsen@ibs.bialowieza.pl

51 Robin Sandfort, Institute of Wildlife Biology and Game Management, Department of
52 Integrative Biology and Biodiversity Research, University of Natural Resources and Life
53 Sciences, Vienna, email: robin.sandfort@boku.ac.at

54 Benedikt Gehr, Department of Evolutionary Biology and Environmental Studies, University
55 of Zurich, Winterthurerstrasse 190, 8057 Zurich, email: benedikt.gehr@ieu.uzh.ch

56 Nicolas Morellet, CEFS, Université de Toulouse, INRA, Castanet Tolosan, France, email:
57 nicolas.morellet@inra.fr

58

Author contribution: OC, NM and AJMH originally formulated the idea. AJMH, FC, JDCL, AM, MH, PK, SN, AB, PS, MK, LS, RS and BG provided data from the different study sites. FU created and updated the database. OC, NM, AJMH and SS developed the methodology, OC and NM performed statistical analyses, OC wrote the manuscript and NM, AJMH, SS, FC, SCJ, JDCL, AM, WP, FU, MH, PK, SN, AB, PS, MK, LS, RS and BG helped for writing the manuscript.

Abstract

Much research on large herbivore movement has focused on the annual scale to distinguish between resident and migratory tactics, and assumes that individuals are sedentary at the within-season scale. However, apparently sedentary animals may occupy a number of sub-seasonal functional home ranges (sfHR), particularly when the environment is spatially heterogeneous and/or temporally unpredictable. The roe deer (*Capreolus capreolus*) experiences sharply contrasting environmental conditions due to its widespread distribution, but appears markedly sedentary over much of its range. Using GPS monitoring from 15 populations across Europe, we evaluated the propensity of this large herbivore to be truly sedentary at the seasonal scale in relation to variation in environmental conditions. We studied movement using net square displacement to identify the possible use of sfHR. We expected that roe deer should be less sedentary within seasons in heterogeneous and unpredictable environments, while migratory individuals should be seasonally more sedentary than residents. Our analyses revealed that, across the 15 populations, all individuals adopted a multi-range tactic, occupying between two and nine sfHR during a given season. In addition, we showed that (i) the number of sfHR was not impacted by variation in resource distribution, but decreased with increasing sfHR size; and (ii) the distance between sfHR increased with increasing heterogeneity and predictability in resource distribution, as well as with increasing sfHR size. We suggest that the multi-range tactic is likely widespread among large herbivores, allowing animals to track spatio-temporal variation in resource distribution and, thereby, to cope with changes in their local environment.

Key words: migration, residency, sub-seasonal functional home range, spatial heterogeneity, temporal predictability

Introduction

Movement is a fundamental characteristic of life which influences the survival and reproduction of organisms and, more generally, individual fitness and population dynamics (Turchin, 1991; Revilla & Wiegand, 2008). Following the Marginal Value Theorem (Charnov, 1976), while foraging, an individual moves within a patch (sensu Wiens 1976), searching intensively for food, before leaving to search more widely for a new patch when the energetic benefit of the first patch has decreased below the average value of the alternative patches (Charnov, 1976; Van Moorter *et al.*, 2009). Individuals are assumed to memorise the value and location of a given patch (Riotte-Lambert et al. 2015), returning to previously visited patches periodically. This process leads to the emergence of a stable home range to which individuals restrict their movements in order to maximise resource acquisition (Brown & Orians, 1970; Riotte-Lambert *et al.*, 2015). Therefore, individuals of many species appear to be sedentary at this spatio-temporal scale, occupying a stable home range over a long time span (season, year). Site fidelity is widespread in the animal kingdom and has fundamental consequences for ecological processes (Börger *et al.*, 2008).

An individual's lifetime track is an aggregation of successive elementary units with potentially different functionality (Baguette *et al.*, 2014). Indeed, as stated by Van Moorter et al. (2016) "animals do not move for the sake of changing their geographic location, but rather for changing environmental conditions associated with changes in location". In general, an individual decides to move in order to satisfy its requirements in terms of refuge and resources (Nathan *et al.*, 2008) which encompass changes in environmental space (Van Moorter *et al.*, 2013). For example, since favourable sites for feeding or taking refuge do not necessarily occur at the same location, and since conditions vary in space and time, animals have to move to cope with spatio-temporal heterogeneity in their environment (Pyke, 1984; Mueller & Fagan, 2008; Chapman *et al.*, 2014). As a result of variation in conditions over

time, an animal must shift from one suitable patch to another in order to fulfil its requirements, in which case it cannot be considered truly sedentary, even at the seasonal scale (Chapin *et al.*, 1980; Barraquand & Benhamou, 2008). Indeed, animals may use several spatio-temporally distinct suitable units, particularly in spatially heterogeneous and/or temporally unpredictable environments. While there has been considerable focus in recent years on movements associated with seasonal migration, between seasonally distinct home ranges (Cagnacci *et al.*, 2011, 2015; Peters *et al.*, 2017), there has been relatively little work on finer scale movements at the within season scale. The use of sub-seasonal functional home ranges (sfHR) has previously been described in two African herbivores, the sable antelope (*Hippotragus niger*) and the African savanna buffalo (*Syncerus caffer brachyceros*) (Owen-Smith *et al.*, 2010; Cornélis *et al.*, 2011; Benhamou, 2014). However, no study has yet attempted to link the propensity of individuals to adopt this multi-range tactic with spatial and temporal variation in the prevailing environmental conditions.

Here, we used the EURODEER database (http://www.eurodeer.org, see methods) to analyse space use of roe deer (*Capreolus capreolus*) across widely contrasting environments, from the southern part of their geographic range, in Italy, to the northern part of their range, in Scandinavia. We focused on the roe deer as it is Europe's most widespread large wild herbivore and is considered highly sedentary over the majority of its range (Hewison *et al.*, 1998). However, this species also exhibits a considerable degree of behavioural plasticity (Jepsen & Topping, 2004), and is described as partially migratory in more extreme environments (Cagnacci *et al.*, 2011). Hence, we first analysed whether roe deer are truly sedentary within a given season, or whether they adopt a movement tactic based on the use of a series of sfHR. Secondly, we hypothesised that the propensity of an animal to adopt this multi-range tactic should depend on spatio-temporal variations in environmental conditions. More specifically, we predicted that individuals should be less sedentary in heterogeneous

compared to homogeneous environments (Mueller & Fagan, 2008; Mueller *et al.*, 2011). Analogously to the nomadic movement tactic (Mueller & Fagan, 2008), we also expected individuals to be less sedentary in unpredictable environments, or at least in environments where resources vary more markedly over time at the within-seasonal scale, compared to more predictable environments. Finally, we expected that, within a given seasonal range, migratory animals would be more sedentary than residents since they migrate during spring and fall so that they are able to adjust their habitat use to seasonal variations in food resource abundance and/or quality at this scale (Fryxell & Sinclair, 1988).

Material and methods

Study areas and GPS data

This study was based on the database assembled by the EURODEER consortium, a data sharing project to investigate the movement ecology of European deer along environmental gradients (http://eurodeer.org, accessed on April 2016). We analysed data on 251 adult roe deer (286 individual-years) from 15 study sites (see Table 1) encompassing widely contrasting environmental conditions (latitude varied from 38.2^{o}N to 60.7^{o}N; longitude varied from 0.9 ^{o}E to 23.5 ^{o}E; Fig. 1). Roe deer were captured from 2003 to 2014 using drive nets, net traps or box traps depending on study site. All capture and marking procedures were done in accordance with local and European animal welfare laws. Deer were equipped with GPS collars programmed to obtain a GPS fix with intervals ranging from 10 minutes to 12 hours. In order to standardise the data for inter-population comparisons, for each individual, we restricted monitoring to the period from the 15th of February to the 15th of November, and retained the two locations per day that were closest to noon and midnight.

Discrimination of individual movement tactics

First, we used the method proposed by Börger and Fryxell (2012), based on the net squared displacement (NSD), i.e. the Euclidian distance between the starting location and all subsequent locations of an individual over time (Turchin, 1998), to determine each individual's annual movement tactic: migration, residency or dispersal. We considered two models of range residency, one with a constant NSD (the mean), and one with a linear increase of NSD before reaching an asymptote; we considered one model of migration including approximate dates of departure and return between seasonal ranges, and a model of dispersal with an approximate date of departure (see Bunnefeld et al. 2011 and Börger and Fryxell 2012 for more details on these models). In order to identify which of these models best described the movement behaviour of a given individual, we used the system of non-linear mixed models proposed by Börger and Fryxell (2012) which links theoretical expectations to movement data. For model selection, as recommended by Börger and Fryxell (2012), we retained the model with the largest concordance correlation (CC), expressing the goodness of fit for each model (Huang et al. 2009). Because the assigned movement tactic using this method did not always closely fit the data, we also visually examined the NSD trajectories to determine each individual's annual movement tactic by eye (Bischof et al. 2012). We based our visual classification on the patterns of NSD typically observed for migratory individuals, residents and dispersers, following Börger and Fryxell (2012). That is, we assumed that when the NSD was relatively constant or increased linearly initially before rapidly reaching an asymptote, the individual was resident. When the NSD was constant before increasing rapidly during spring to reach a plateau during summer, then decreased during fall, returning to its initial value, we assumed that the individual was migratory. Finally, when the NSD was constant before increasing rapidly to reach a plateau with no further increase or decrease, we assumed that the individual had dispersed. We then verified

that individuals which were classified as dispersers did not return to their point of departure during subsequent monitoring, after the 15th of November. If they did (53 of 65 animals originally classified as dispersers), these individuals were considered as migratory. We excluded the remaining dispersers (N = 12) from subsequent analyses as movement patterns during dispersal are governed by different ultimate causes than those involved in range residency or migration (Bowler & Benton, 2005; Chapman *et al.*, 2014). After visual reclassification, our data set included 193 residents and 93 migratory individuals. Note that subsequent analyses based on this visual classification of individual movement tactics generated results that were similar to those based on the classification using Borger and Fryxell's (2012) method (not shown).

Subsequently, for each migratory individual, we segmented the NSD using Lavielle's method (Lavielle, 1999), which detects change points in a time series, to identify the dates of departure and return from and to the winter range (if any) and to define individual-based seasonal ranges. Dates of departure from the winter range ranged from the 6th of March to the 3rd of August (median = 4th of May, sd = 32 days), while return ranged from the 7th of May to the 28th of October (median = 10th of September, sd = 42 days). We then used the median departure and return dates across all migratory individuals to establish equivalent seasonal phases for resident individuals. As a result, we subsequently analysed movement behaviour of all deer during the winter period (prior to departure) and the summer period (after departure and prior to return), excluding the three days prior to and following departure and return to avoid the transience phase. We did not analyse data from the post-return period, (the second winter), since monitoring was too short to characterise individual movement during this period.

Detecting sub-seasonal functional home ranges

We then tested the assumption that roe deer were truly sedentary within the above defined seasonal periods or, whether their seasonal ranges were composed of several sub-seasonal functional home ranges (sfHR, Benhamou 2014). To do so, we segmented each individual's movement path (i.e. the temporal sequence of locations) for each seasonal period using Lavielle's (1999) method on the mean NSD to identify fine scale stationary states. We arbitrarily considered 14 locations (i.e. 7 days) as the minimum number required to describe a stationary state. We retained the most parsimonious number of segments comprising each seasonal range for each individual.

We generated a non-linear mixed model describing the use of more than one sfHR within a given season. This model was based on the mean NSD per stationary state (i.e. the number of segments defined by Lavielle's method, above) for each seasonal period (Supplementary materials, Appendix I.A1, Eq.1). To determine whether individuals were truly sedentary, we compared this model with the two models of range residency developed by Börger and Fryxell (2012) used above, adapted for each seasonal period (Supplementary materials, Appendix I.A1, Eq. 2 & 3)., and retained the model with the largest concordance correlation (CC) coefficient (See Supplementary materials, Appendix I.A2).

Describing site-specific environmental conditions

In order to explore the influence of environmental conditions on the propensity of roe deer to use a number of sfHR within a given season, we described forage resources at each site in terms of spatial heterogeneity and temporal predictability for both the winter and summer periods. To identify the spatial limits of each site, we used the 100% minimum convex polygon of the locations of all GPS monitored individuals at that site to which we added a buffer of 1 kilometre.

234 To quantify broad scale site-specific heterogeneity in resource distribution, we used
235 the normalized difference vegetation index (NDVI) which is widely considered to be a
236 reliable index of plant productivity in general, and a good proxy of spatio-temporal variation
237 in resource availability for herbivores in particular (Hamel *et al.*, 2009b; Pettorelli *et al.*,
238 2011; Borowik *et al.*, 2013). We obtained weekly values for the NDVI (pixel size = ca. 250m
239 x 250m) from the University of Natural Resources and Life Sciences, Vienna (BOKU) using
240 near real-time filtered products (Whittaker smoother, (Vuolo *et al.*, 2012; Klisch & Atzberger,
241 2016)) of the NDVI time series generated by the NASA Moderate Resolution Imaging
242 Spectroradiometer (MODIS). We used the REFMID values, supplied by BOKU, which are
243 the most stable extrapolated values of NDVI (http://ivfl-info.boku.ac.at/index.php/eo-data-
244 processing/real-time-modis-data-eu-only for more details).

245 To describe spatial heterogeneity in resource distribution, we measured the spatial
246 heterogeneity of the NDVI at the study site level using the standard deviation of weekly
247 values of the NDVI over all pixels of each study site (Coops *et al.*, 1998; Coops & Culvenor,
248 2000). Then, we averaged these values across weeks for each period to obtain a proxy of
249 spatial heterogeneity per seasonal period, defined above, and per year (from 2003 to 2014) for
250 each study site. Spatial heterogeneity in NDVI ranged from 0.03 (low heterogeneity) to 0.23
251 (high heterogeneity).

252 To index temporal predictability in resource distribution, we calculated temporal
253 constancy of the NDVI values across years (i.e. from 2003 to 2014) for each period at a given
254 site following the approach proposed by Colwell (1974). Constancy is a component of
255 temporal predictability (Colwell, 1974) that ranges from 0 (no temporal predictability or high
256 temporal variability) to 1 (perfect temporal predictability or high temporal stability). We
257 calculated a value of temporal constancy for each period at each study site across weeks and
258 years (using weekly average values of NDVI across all pixels of a given study site). For this,

we built a matrix with NDVI values sorted into 10 equal 0.1 interval classes between 0 and 1 in rows, as indicated by English et al. (2012), and the number of the weeks in columns (irrespective of the year). We counted the number of years for which we observed each class of NDVI for each week, and then we calculated constancy as follows:

$$Constancy = 1 + \frac{\sum\left(\frac{\sum_{j=1}^{n} NDVI_{ij}}{\sum_{i=1}^{n}\sum_{j=1}^{n} NDVI_{ij}} * log\frac{\sum_{j=1}^{n} NDVI_{ij}}{\sum_{i=1}^{n}\sum_{j=1}^{n} NDVI_{ij}}\right)}{log\ (s)}$$

where *i* represents the NDVI class, *j* is the week of the NDVI measure, irrespective of the year, and *s* is the number of NDVI classes.

As resource heterogeneity was negatively correlated with resource predictability during both seasonal periods ($r = -0.50$, $p < 0.001$ during winter, $r = -0.88$, $p < 0.001$ during summer), we used the residuals of the linear regression between resource predictability and resource heterogeneity to index temporal predictability in resource distribution. Hence, positive values indicate that temporal predictability is higher than expected for a given level of resource heterogeneity.

Statistical analyses

To analyse the link between space use behaviour of roe deer with spatial heterogeneity and temporal predictability in resource distribution, we exploited the extremely marked variation among study sites in environmental conditions, performing the analyses at the population level. We were unable to analyse within-population (i.e. individual level) variation in these relationships due to the difficulty in measuring the distribution of resources within each study site at a sufficiently fine-scale. To describe space use behaviour, we used two individual-based metrics. First, we calculated the number of sfHR used by each individual during each

283 period to describe the degree to which an individual was truly sedentary within a given
284 seasonal range. Second, we calculated the median distance between the centres of all pairs of
285 sfHR for each individual and each period to index the degree of spatial separation among
286 functional ranges (sfHR distance). We log-transformed this quantity to achieve normality.

287 First, we used cumulative link mixed models, which are appropriate for ordinal data
288 (clmm, Christensen 2015a), to analyse variation in the number of sfHR within an individual's
289 seasonal range (wintering or breeding period) in relation to annual movement tactic (resident
290 vs. migratory), sex (male vs. female, because males are seasonally territorial in this species,
291 Vanpé *et al.*, 2009) and two continuous descriptors of site-specific resource distribution:
292 spatial heterogeneity and temporal predictability. We included the individual's period-specific
293 log-transformed median sfHR size as an additive factor to control for variation in absolute
294 resource availability among individuals (Morellet *et al.*, 2013). For that, we calculated sfHR
295 size using the fixed kernel method with the 90% isopleths. Thus, the most complex model
296 contained two three-way interactions among movement tactic, sex and resource heterogeneity
297 and among movement tactic, sex and resource predictability, plus the logarithm of the median
298 sfHR size as a fixed effect, and the study site as a random effect to control for repeated
299 measures (individuals) per population. As preliminary analyses showed that all individuals
300 occupied at least two sfHR per season, but that most individuals used less than six, we
301 analysed the number of sfHR as a categorical variable with five modalities from two to six or
302 more (Supplementary material, Appendix I.A6). Note, to simplify interpretation, we only
303 present results contrasting the probabilities of occupying '2' or '6 or more' sfHR (we present
304 complete results in Supplementary material, Appendix I.A7 & I.A8).

305 Second, we used linear mixed-effects models (lmer) to investigate variation in log-
306 transformed inter-sfHR distance, including period, movement tactic, sex and resource

heterogeneity and resource predictability for each study site. We built the equivalent set of models described above for analysing variation in inter-sfHR distance.

For model selection, we used Akaike's Information Criterion (AIC, Burnham and Anderson 2002) and the number of parameters to select the most parsimonious model that best described the data. All analyses were performed in R version 3.1.2 (R Development Core Team, 2014).

Results

Roe deer use sub-seasonal functional home ranges: the multi-range tactic

All individuals occupied more than one sfHR during a given season. Indeed, the model based on the occupation of more than one sfHR received more support than the two residency models (the CC value was highest for the multi-range model in all 572 cases, corresponding to 286 individuals for each period). Individuals occupied a sfHR for at least 7 days (by definition, see Methods), and up to 186 days, during the wintering period (median = 10 days), and for at least 7 days, and up to 223 days, during the breeding period (median = 24 days).

How many sub-seasonal functional home ranges?

The most parsimonious model describing variation in the number of sfHR (from two to six or more) during the winter period included movement tactic and the log-transformed sfHR size (ΔAIC = 0.0, AIC weight = 0.413, df = 7) (Supplementary materials, Appendix I.A3 & I.A5). During the winter period, the results were partially in accordance with our expectations. First, in accordance with our prediction, migratory individuals occupied fewer sfHR than resident individuals: for migrants, the probability of occupying '2' sfHR was 331% higher than the probability of occupying '6 or more' sfHR, while for resident individuals the probability of occupying '2' sfHR was 29% lower than the probability of occupying '6 or more' sfHR (Fig.

2a). Second, the number of sfHR that individuals used decreased as the median size of the sfHR they occupied increased. Indeed, the probability of occupying '6 or more' sfHR was 92% lower than the probability of occupying '2' sfHR for an individual occupying a large (sfHR size = 410 ha) sfHR, whereas it was 771% higher for an individual occupying a small (sfHR size = 22 ha) sfHR (Fig. 2b).

The most parsimonious model describing variation in the number of sfHR (from two to six or more) during the summer period included sex and the log-transformed sfHR size (ΔAIC = 0.92, AIC weight = 0.148, df = 7) (Supplementary materials, Appendix I.A3 & I.A5). During the summer period, both sexes had a much higher probability of using 2 sfHR than '6 or more' sfHR, but this difference was slightly more marked among females (the probability of using '6 or more' sfHR was 98% lower than the probability of using 2 sfHR) than among males (the probability of using '6 or more' sfHR was 96% lower than the probability of using 2 sfHR) (Fig. 3a). Finally, as above, the number of sfHR that individuals used decreased as the median size of the sfHR they occupied increased. Indeed, the probability of occupying '6 or more' sfHR was 99% lower than the probability of occupying '2' sfHR for an individual occupying a large (sfHR size = 450 ha) sfHR, whereas it was 620% higher for an individual occupying a small (sfHR size = 20 ha) sfHR (Fig. 3b).

Spatial separation among sub-seasonal functional home ranges

The most parsimonious model describing variation in the log-transformed distance among sfHR during the wintering period included the two two-way interactions between resource heterogeneity and movement tactic and between resource heterogeneity and sex, with the additive effect of the log-transformed sfHR size (ΔAIC = 0.6, AIC weight = 0.274, df = 9) (Supplementary materials, Appendix I.A4 & I.A5). First, in accordance with our prediction, spatial separation between pairs of sfHR during the wintering period increased with

increasing resource heterogeneity, except among resident females (Fig. 4a and b). Indeed, when resource heterogeneity was high (resource heterogeneity = 0.26), the log-transformed inter-sfHR distance was, on average, 13% (5% for resident males and 27% for migratory males) higher than for an individual living in the least heterogeneous study site (resource heterogeneity = 0.08). However, for resident females, this distance was 13% lower when resource heterogeneity was high. Finally, spatial separation among sfHR during the winter period was 87% higher for an individual which occupied the largest sfHR (median sfHR size = 410 ha) compared to an individual occupying the smallest sfHR (median sfHR size = 22 ha) (Fig. 4c).

The best model describing variation in the log-transformed inter-sfHR distance during the summer period included resource predictability in addition to sex and the median log-transformed sfHR size (ΔAIC = 1.86, AIC weight = 0.143, df = 6) (Supplementary materials, Appendix I.A4 & I.A5). First, contrary to our prediction, the distance between sfHR was 12% higher in the most predictable study site compared to the most unpredictable one (Fig. 5a). Secondly, the distance between sfHR was 10% higher for females than for males (Fig. 5b). Finally, the spatial separation among sfHR during the summer period was 94% higher for an individual inhabiting the largest sfHR (median sfHR size = 450 ha) compared to an individual inhabiting the smallest sfHR (median sfHR size = 20 ha) (Fig. 5c).

Discussion

Animals are considered sedentary when their routine movements are centred on revisited areas (Papi, 1992), leading to the emergence of a stable home range which may be occupied for a season, or for several years (Börger *et al.*, 2008). Sedentary behaviour is a defining feature of the resident movement tactic, however, migratory animals may also be seasonally sedentary within each of their distinct seasonal ranges (Börger *et al.*, 2008; Mueller & Fagan,

382 2008; Van Moorter *et al.*, 2009). Here, we focused on movements at the within-season scale,
383 when many large herbivores (Börger *et al.*, 2008) and, in particular, roe deer (Hewison *et al.*,
384 1998), are presumed to be sedentary, whether or not they migrate. Based on a comprehensive
385 analysis of movement behaviour of 15 populations across Europe, we demonstrated that roe
386 deer are never truly sedentary at the seasonal scale. Instead, within any given season, both
387 migratory individuals and residents occupied at least two (and up to nine) spatially distinct
388 sfHR. We suggest that this constitutes an overlooked movement mode, the multi-range tactic,
389 which allows large herbivores to track spatio-temporal variation in the distribution of
390 available resources and, thereby, to cope with changing environmental conditions. Indeed, we
391 found that this space-use behaviour varied in relation to variation in environmental conditions
392 across the European continent.

393 At the annual scale, we were able to assign a given individual to either a residency or a
394 migratory tactic. However, when we analysed space use behaviour at the finer within season
395 temporal scale, we found that all roe deer in this study, covering widely contrasting
396 environmental conditions, adopted the multi-range tactic during a given season. A similar
397 pattern of space use behaviour has been documented in two African large herbivores, the
398 sable antelope, the African savannah buffalo (Owen-Smith *et al.*, 2010; Cornélis *et al.*, 2011;
399 Benhamou, 2014). These authors showed that the ranges of these animals were composed of
400 several distinct areas which were exploited for several days or weeks. Thus, the use of
401 multiple sfHR to track available food resources seems to be potentially widespread among
402 large herbivores. Here, to understand the proximal drivers of this seasonal space use
403 behaviour, we explored how spatial heterogeneity and temporal predictability of resource
404 distribution influenced variation in the number and the spatial distribution of the sub-seasonal
405 ranges that an individual exploits.

Mueller et al. (2011), focusing on movements at the annual scale, documented longer seasonal migrations among species inhabiting areas where primary productivity was spatially heterogeneous at a large-scale, but shorter migrations for species inhabiting environments with relatively low spatial heterogeneity. In an analogous fashion, but at the seasonal scale, we expected individuals to be less sedentary in heterogeneous environments than in homogeneous environments, occupying a higher number of more spatially distant sfHR. Our analyses only partially supported this prediction as, in heterogeneous study areas, the distance between sfHR was indeed higher compared to homogeneous sites, but only during winter. Furthermore, the number of sfHR that deer occupied did not vary in relation to resource heterogeneity. One explanation for this discrepancy could be linked to the relatively coarse spatial resolution of the NDVI metric that limits our ability to quantify small-scale variations in resource distribution at a level that is informative for individuals. Indeed, Van Moorter et al. (2013) have shown that movements at a particular scale are driven by changes in the net profitability of trophic resources at the corresponding scale. As a result, a finer-scale measure of spatial heterogeneity could help us to better understand why roe deer use a number of spatially distinct sub-seasonal functional home ranges, even in apparently homogeneous habitats.

Because nomadism is considered to be a response to unpredictability (Mueller & Fagan, 2008), we expected roe deer to be less sedentary in unpredictable environments than in predictable environments. We found little support for this prediction. Our results indicated that, while controlling for resource heterogeneity, resource predictability had no effect on variation in the number of sfHR, and only a very weak effect on the distance among sfHR, and this only during summer. During this period, roe deer adopted a space use behaviour that was somewhat more similar to a nomadic tactic when in more predictable environments, moving further among sub-seasonal functional ranges than in unpredictable environments.

Given the lack of support for our predictions, we suggest that other factors such as predation risk or human disturbance could drive roe deer to switch periodically from one locality to another. Theory predicts that prey should perform frequent random movements to minimise the probability of encountering predators (Mitchell & Lima, 2002). Indeed, previous studies have shown that herbivores modify their habitat selection or switch location after an encounter with a predator (Latombe *et al.*, 2014; Lone *et al.*, 2016).

From the point of view of landscape complementation (Dunning *et al.*, 1992), an animal's home range must necessarily contain a combination of all non substitutable resources required for survival and reproduction. Indeed, variation in home range size has previously been shown to reflect variation in resource availability, integrating interactions among local weather, climate and environmental seasonality (Morellet *et al.*, 2013). Hence, all things being equal, animals will occupy larger home ranges when resources are more sparsely distributed in space (Saïd *et al.*, 2005; Van Beest *et al.*, 2011). Our analyses demonstrated strong relationships between sub-seasonal range size with both the number of sfRH and the distance between them. These results indicate that when resources are abundant, deer sequentially exploit a number of short-term functional ranges that are within close proximity. In contrast, when resources are limiting, deer tend to relocate less frequently, possibly due to the costs of doing so in terms of predation risk, mortality or energy (Hein *et al.*, 2012; Johansson *et al.*, 2014), but move greater distances when they do so to locate a new functional sub-seasonal range. This individual variation in space use is further demonstration of the extensive behavioural plasticity that roe deer express in relation to prevailing environmental conditions (Cagnacci *et al.*, 2011; Morellet *et al.*, 2013; Lone *et al.*, 2016) which has driven the undoubted recent success story of this species across Europe (Linnell *et al.*, 1998a).

Finally, as expected, migratory individuals occupied fewer sfHR than resident individuals. Seasonal migration is a tactic designed to cope with seasonal changes in the spatial distribution of resources (Fryxell & Sinclair, 1988; Mueller & Fagan, 2008). As a result, it seems that migratory individuals do not have to shift their ranges within seasons, as they are able to adjust their movements to spatial variation in the distribution of available forage at the between-season scale.

In conclusion, we suggest that the multi-range tactic is an individual-level behavioural response to cope with spatio-temporal variation in the distribution of resources when this occurs at the within seasonal scale. This tactic appears to be ubiquitous in the roe deer, occurring across its entire European distribution, and encompassing a wide gradient of environmental conditions. We suggest that large herbivores may adopt this tactic when environmental conditions fluctuate spatially and temporally, independently of seasonal variations. In the present context of climate change, predictions of more frequent and intense climatic events (IPCC, 2014) may mean that an increasing number of large herbivore populations adopt the multi-range tactic, combining more frequent spasmodic movements interspersed with short periods of sedentarism, to track available resources.

Acknowledgments

This study was conducted within the EURODEER collaborative project. The co-authors are grateful to all members for their support for the initiative. The EURODEER data base is hosted by Fondazione Edmund Mach. For France, we would like to thank the local hunting associations and the Fédération Départementale des Chasseurs de la Haute Garonne for allowing us to work in the Comminges, as well as numerous co-workers and volunteers for their assistance. The Norwegian data collection was funded by the Norwegian Environment Agency and the county administration of Buskerud county. J Linnell was also funded by the Research Council of Norway (grant 251112). Financial support for GPS data collection in the

480 Bavarian Forest was provided by the EU-programme INTERREG IV (EFRE Ziel 3) and the
481 Bavarian Forest National Park Administration.

482 **Ethical approval:** All applicable institutional and/or national guidelines for the care and
483 use of animals were followed.

484

485 Data accessibility

486 Data used for this study are accessible on EURODEER website (http://eurodeer.org) on
487 demand.

488

489 References

490 Baguette M, Stevens VM, Clobert J (2014) The pros and cons of applying the movement
491 ecology paradigm for studying animal dispersal. Mov Ecol 2:2:13.

492 Barraquand F, Benhamou S (2008) Animal movements in heterogeneous landscapes:
493 identifying profitable places and homogeneous movement bouts. Ecology 89:3336–3348.

494 Benhamou S (2014) Of scales and stationarity in animal movements. Ecol Lett 17:261–272.

495 Bischof R, Loe LE, Meisingset EL, et al (2012) A migratory northern ungulate in the pursuit
496 of spring: jumping or surfing the green wave? Am Nat 180:407–424.

497 Börger L, Dalziel BD, Fryxell JM (2008) Are there general mechanisms of animal home range
498 behaviour? A review and prospects for future research. Ecol Lett 11:637–650.

499 Börger L, Fryxell JM (2012) Quantifying individual differences in dispersal using net squared
500 displacement. In: Clobert J, Baguette M, Benton TJ, Bullock J (eds) Dispersal Ecology
501 and Evolution, Oxford Uni. pp 222–230

502 Borowik T, Pettorelli N, Sönnichsen L, Jedrzejewska B (2013) Normalized difference
503 vegetation index (NDVI) as a predictor of forage availability for ungulates in forest and
504 field habitats. Eur J Wildl Res 59:675–682.

505 Bowler DE, Benton TG (2005) Causes and consequences of animal dispersal strategies:
506 relating individual behaviour to spatial dynamics. Biol Rev 80:205–225.

507 Brown JL, Orians GH (1970) Spacing patterns in mobile animals. Annu Rev Ecol Syst 1:239–
508 262.

509 Bunnefeld N, Börger L, van Moorter B, et al (2011) A model-driven approach to quantify
510 migration patterns: individual, regional and yearly differences. J Anim Ecol 80:466–476.

511 Burnham KP, Anderson DR (2002) Model selection and multimodel inference: A practical
512 information-theoretic approach (2nd ed). Springer

513 Cagnacci F, Focardi S, Ghisla A, et al (2015) How many routes lead to migration?
514 Comparison of methods to assess and characterise migratory movements. J Anim Ecol
515 85:54–68.

516 Cagnacci F, Focardi S, Heurich M, et al (2011) Partial migration in roe deer: migratory and
517 resident tactics are end points of a behavioural gradient determined by ecological factors.
518 Oikos 120:1790–1802.

519 Chapin FS, Johnson DA, McKendrick JD (1980) Seasonal movement of nutrients in plants of
520 differing growth form in an Alaskan tundra ecosystem: implications for herbivory. J Ecol
521 68:189–209.

522 Chapman BB, Hulthén K, Wellenreuther M, et al (2014) Patterns of animal migration. In:
523 Hansson L-A, Åkesson S (eds) Animal movement across scales. Oxford University Press,
524 pp 11–35

525 Charnov EL (1976) Optimal foraging, the marginal value theorem. Theor. Popul. Biol. 9:129–
526 136.

527 Christensen RHB (2015) A Tutorial on fitting Cumulative Link Mixed Models with clmm2
528 from the ordinal Package.

529 Colwell RK (1974) Predictability, constancy, and contingency of periodic phenomena.
530 Ecology 55:1153.

531 Coops N, Culvenor D (2000) Utilizing local variance of simulated high spatial resolution
532 imagery to predict spatial pattern of forest stands. Remote Sens Environ 71:248–260.

533 Coops N, Culvenor D, Preston R, Catling P (1998) Procedures for predicting habitat and
534 structural attributes in eucalypt forests using high spatial resolution remotely sensed
535 imagery. Aust For 61:244–252.

536 Cornélis D, Benhamou S, Janeau G, et al (2011) Spatiotemporal dynamics of forage and water
537 resources shape space use of West African savanna buffaloes. J Mammal 92:1287–1297.

538 Dunning JB, Danielson BJ, Pulliam HR (1992) Ecological processes that affect populations in
539 complex landscapes. Oikos 65:169–175.

540 English AK, Chauvenet ALM, Safi K, Pettorelli N (2012) Reassessing the determinants of
541 breeding synchrony in Ungulates. PLoS One 7:e41444.

542 Fryxell JM, Sinclair ARE (1988) Causes and consequences of migration by large herbivores.
543 Trends Ecol Evol 3:237–241.

544 Hamel S, Garel M, Festa-Bianchet M, et al (2009) Spring Normalized Difference Vegetation
545 Index (NDVI) predicts annual variation in timing of peak faecal crude protein in
546 mountain ungulates. J Appl Ecol 46:582–589. doi: 10.1111/j.1365-2664.2009.01643.x

547 Hein AM, Hou C, Gillooly JF (2012) Energetic and biomechanical constraints on animal
548 migration distance. Ecol Lett 15:104–110. doi: 10.1111/j.1461-0248.2011.01714.x

549 Hewison AJM, Vincent J-P, Reby D (1998) Social organisation of European roe deer. In:
550 Andersen R, Duncan P, Linnell JDC (eds) The European roe deer: The Biology of
551 Success. Scandinavian University Press, Oslo, pp 189–219

552 Huang S, Meng SX, Yang Y (2009) Assessing the goodness of fit of forest models estimated
553 by nonlinear mixed-model methods. Can J For Res 39:2418–2436.

554 IPCC (2014) Climate change 2014: Synthesis Report.

555 Jepsen JU, Topping CJ (2004) Modelling roe deer (*Capreolus capreolus*) in a gradient of
556 forest fragmentation: behavioural plasticity and choice of cover. Can J Zool 82:1528–
557 1541. doi: Doi 10.1139/Z04-131

558 Johansson CL, Muijres FT, Hedenström A (2014) The physics of animal locomotion. In:
559 Hansson L-A, Åkesson S (eds) Animal movement across scales. Oxford University Press,
560 pp 232–258

561 Klisch A, Atzberger C (2016) Operational drought monitoring in Kenya using MODIS NDVI
562 time series. Remote Sens 8:267.

563 Latombe G, Fortin D, Parrott L (2014) Spatio-temporal dynamics in the response of woodland
564 caribou and moose to the passage of grey wolf. J Anim Ecol 83:185–198.

565 Lavielle M (1999) Detection of multiple changes in a sequence of dependent variables. Stoch
566 Process their Appl 83:79–102.

567 Linnell JDC, Duncan P, Andersen R (1998) The European roe deer: A portrait of a successful
568 species. In: Andersen R, Duncan P, Linnell JDC (eds) The European roe deer: The
569 Biology of Success. Scandinavian University Press, Oslo, pp 11–22

570 Lone K, Mysterud A, Gobakken T, et al (2016) Temporal variation in habitat selection breaks
571 the catch-22 of spatially contrasting predation risk from multiple predators. Oikos 1–9.

572 Mitchell WA, Lima SL (2002) Predator-prey shell games: large-scale movement and its
573 implications for decision-making by prey. Oikos 99:249–259.

574 Morellet N, Bonenfant C, Börger L, et al (2013) Seasonality, weather and climate affect home
575 range size in roe deer across a wide latitudinal gradient within Europe. J Anim Ecol
576 82:1326–1339.

577 Mueller T, Fagan WF (2008) Search and navigation in dynamic environments - from
578 individual behaviors to population distributions. Oikos 117:654–664.

579 Mueller T, Olson KA, Dressler G, et al (2011) How landscape dynamics link individual- to
580 population-level movement patterns: a multispecies comparison of ungulate relocation
581 data. Glob Ecol Biogeogr 20:683–694.

582 Nathan R, Getz WM, Revilla E, et al (2008) A movement ecology paradigm for unifying
583 organismal movement research. Proc Natl Acad Sci 105:19052–19059.

584 Owen-Smith N, Fryxell JM, Merrill EH (2010) Foraging theory upscaled: the behavioural
585 ecology of herbivore movement. Philos Trans R Soc London 365:2267–2278.

586 Papi F (1992) Animal homing. Chapman & Hall

587 Peters W, Hebblewhite M, Musterud A, et al (2017) Migration in geographic and ecological
588 space by a large herbivore. Ecol Monogr. doi: 10.1111/ijlh.12426

589 Pettorelli N, Ryan S, Mueller T, et al (2011) The Normalized Difference Vegetation Index
590 (NDVI): Unforeseen successes in animal ecology. Clim Res 46:15–27. doi:
591 10.3354/cr00936

592 Pyke GH (1984) Optimal foraging theory: a critical review. Annu Rev Ecol Syst 15:523–575.

593 R Development Core Team (2014) R: a language and environment for statistical computing.

594 Revilla E, Wiegand T (2008) Individual movement behavior, matrix heterogeneity, and the
595 dynamics of spatially structured populations. Proc Natl Acad Sci USA 105:19120–19125.

596 Riotte-Lambert L, Benhamou S, Chamaillé-Jammes S (2015) How Memory-Based Movement
597 Leads to Nonterritorial Spatial Segregation.

598 Saïd S, Gaillard J-M, Duncan P, et al (2005) Ecological correlates of home-range size in
599 spring–summer for female roe deer (*Capreolus capreolus*) in a deciduous woodland. J
600 Zool 267:301–308.

601 Turchin P (1991) Translating foraging movements in heterogeneous environments into the
602 spatial distribution of foragers. Ecology 72:1253–1266.

603 Turchin P (1998) Quantitative analysis of movement: measuring and modeling population
604 redistribution in animals and plants. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA

605 Van Beest FM, Rivrud IM, Loe LE, et al (2011) What determines variation in home range size
606 across spatiotemporal scales in a large browsing herbivore? J Anim Ecol 80:771–785.

607 Van Moorter B, Bunnefeld N, Panzacchi M, et al (2013) Understanding scales of movement:
608 animals ride waves and ripples of environmental change. J Anim Ecol 82:770–780.

609 Van Moorter B, Rolandsen CM, Basille M, Gaillard J-M (2016) Movement is the glue
610 connecting home ranges and habitat selection. J Anim Ecol 85:21–31.

611 Van Moorter B, Visscher D, Benhamou S, et al (2009) Memory keeps you at home: a
612 mechanistic model for home range emergence. Oikos 118:641–652.

613 Vanpé C, Gaillard J, Morellet N, et al (2009) Age-Specific Variation in Male Breeding
614 Success of a Territorial Ungulate Species, the European Roe Deer. J Mammal 90:661–
615 665.

616 Vuolo F, Mattiuzzi M, Klisch A, Atzberger C (2012) Data service platform for MODIS
617 Vegetation Indices time series processing at BOKU Vienna: current status and future
618 perspectives. SPIE Proc 8538:85380A.

619 Wiens JA (1976) Population responses to patchy environments. Annu Rev Ecol Syst 7:81–
620 120.

Tables

Table 1: Number of males, females, migratory individuals and residents per study site.

Study site id	Study site name	Migrants	Residents	Females	Males
a	Aspromonte - Italy	4	2	4	2
b	Aurignac - France	20	86	66	40
c	Baden-Wurttemberg - Germany	5	19	22	2
d	Bavarian Forest National Park - Germany	28	35	36	27
e	Šumava National Park – Czech republic	0	2	1	1
f	Bernese Oberland - Switzerland	9	15	19	5
g	Bialowieza National Park - Poland	2	5	7	0
h	Brandeburg - Germany	2	0	2	0
i	Grimso - Sweden	1	0	0	1
j	Koberg - Sweden	5	9	10	4
k	Leoben - Austria	4	4	5	3
l	Matese - Italy	0	3	3	0
m	Monte Bondone - Italy	4	4	4	4
n	Rendena Giudicarie – Italy	6	3	6	3
o	NINA west - Norway	3	6	5	4
	Total	**93**	**193**	**190**	**96**

Figure legends

Figure 1: Location of study sites where roe deer were monitored using GPS collars. Letters correspond to the 'study site id' in Table 1.

Figure 2: Graphical representation of the best model describing variation in the number of sub-seasonal home ranges (sfHR) during the winter period, represented here by the probability of occupying either '2' or '6 or more' sfHR (for simplification, intermediate values of sfHR are excluded from the graph, see Supplementary material, Appendix I.A7), as a function of movement tactic (a) and the log-transformed sfHR size (b). Dotted lines represent the 95% confidence intervals resulting from the model predictions. We fixed the log-transformed sfHR size at the mean and movement tactic as residency when not represented in the following figures.

Figure 3: Graphical representation of the best model describing variation in the number of sub-seasonal home ranges (sfHR) during the summer period, represented here by the probability of occupying either '2' or '6 or more' sfHR (for simplification, intermediate values of sfHR are excluded from the graph, see Supplementary material, Appendix I.A8), as a function of sex (a) and the log-transformed ssHR size (b). Dotted lines represent the 95% confidence intervals resulting from the model predictions. We fixed the log-transformed sfHR size at the mean and sex as female when not represented in the following figures.

Figure 4: Graphical representation of the best model describing variation in the log-transformed distance among sub-seasonal home ranges (sfHR) during the winter period, as a function of the two-way interaction between resource heterogeneity and movement tactic and between resource heterogeneity and sex, represented as a three-way interaction (a: females, b: males), and the log-transformed median sfHR size (c). In order to better visualize the raw data, we plotted the mean log-transformed sfHR distance for each study site. Dotted lines represent the 95% confidence intervals resulting from the model predictions, error bars

represent the standard deviation of log-transformed inter-sfHR distance, and the letters correspond to the ‘study site id’ in Table 1. We fixed resource heterogeneity and the log-transformed sfHR size at the mean, movement tactic as residency and sex as female when not represented in the following figures.

Figure 5: Graphical representation of the best model describing variation in the log-transformed distance among sub-seasonal home ranges (sfHR) during the summer period, as a function of resource predictability (a), sex (b) and the log-transformed median sfHR size (c). In order to better visualize the raw data, we plotted the mean log-transformed sfHR distance for each study site. Dotted lines represent the 95% confidence intervals resulting from the model predictions, error bars represent the standard deviation of log-transformed inter-sfHR distance, and the letters correspond to the ‘study site id’ in Table 1. We fixed resource predictability and the log-transformed sfHR size at the mean and sex as female when not represented in the following figures.

Fig. 1

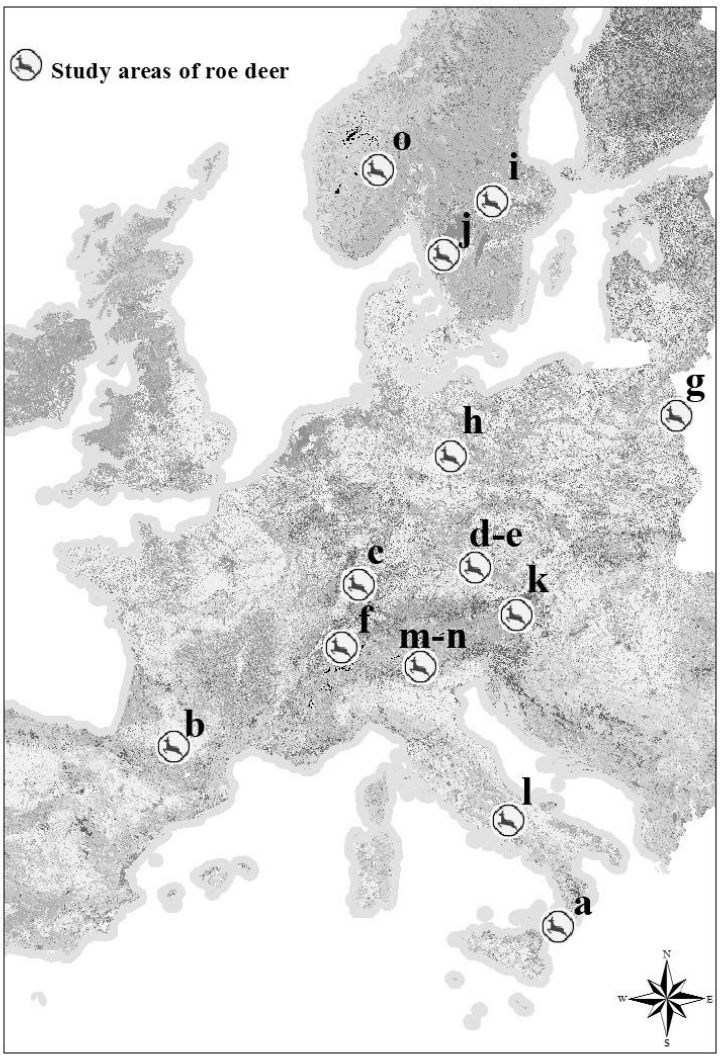


Fig. 2

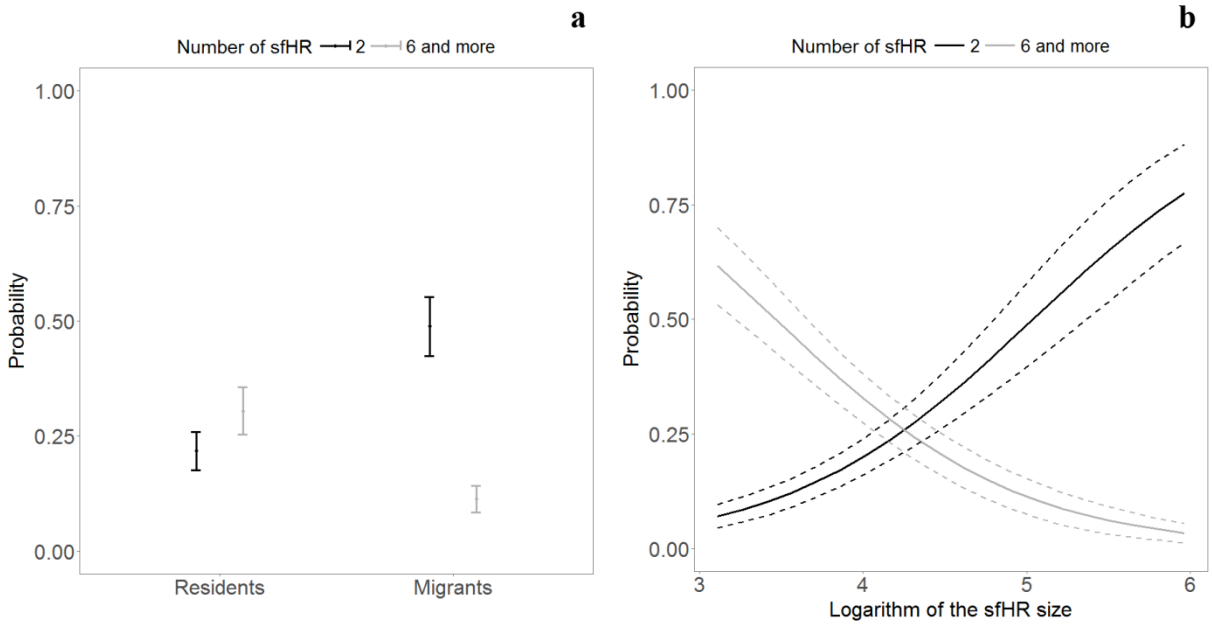

a
Number of sfHR 2 6 and more
1.00
0.75
0.50
0.25
0.00
Probability
Residents
Migrants
b
Number of sfHR 2 6 and more
1.00
0.75
0.50
0.25
0.00
Probability
3
4
5
6
Logarithm of the sfHR size

Fig. 3

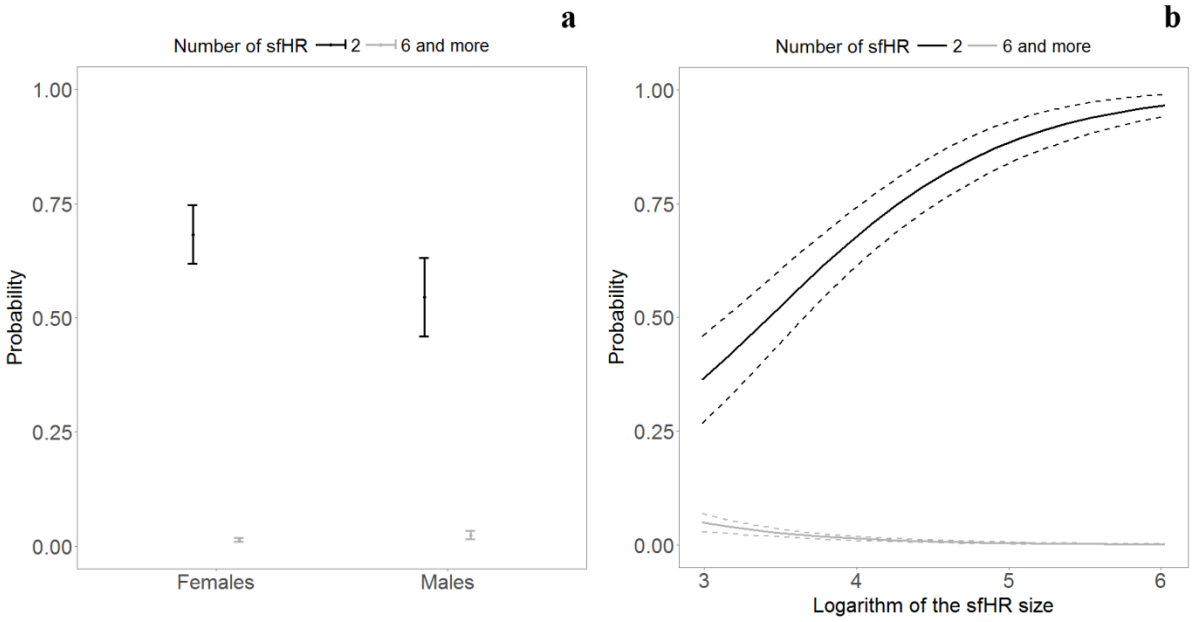

a
Number of sfHR 2 6 and more
1.00
0.75
0.50
0.25
0.00
Probability
Females
Males
b
Number of sfHR 2 6 and more
1.00
0.75
0.50
0.25
0.00
Probability
3
4
5
6
Logarithm of the sfHR size

Fig. 4

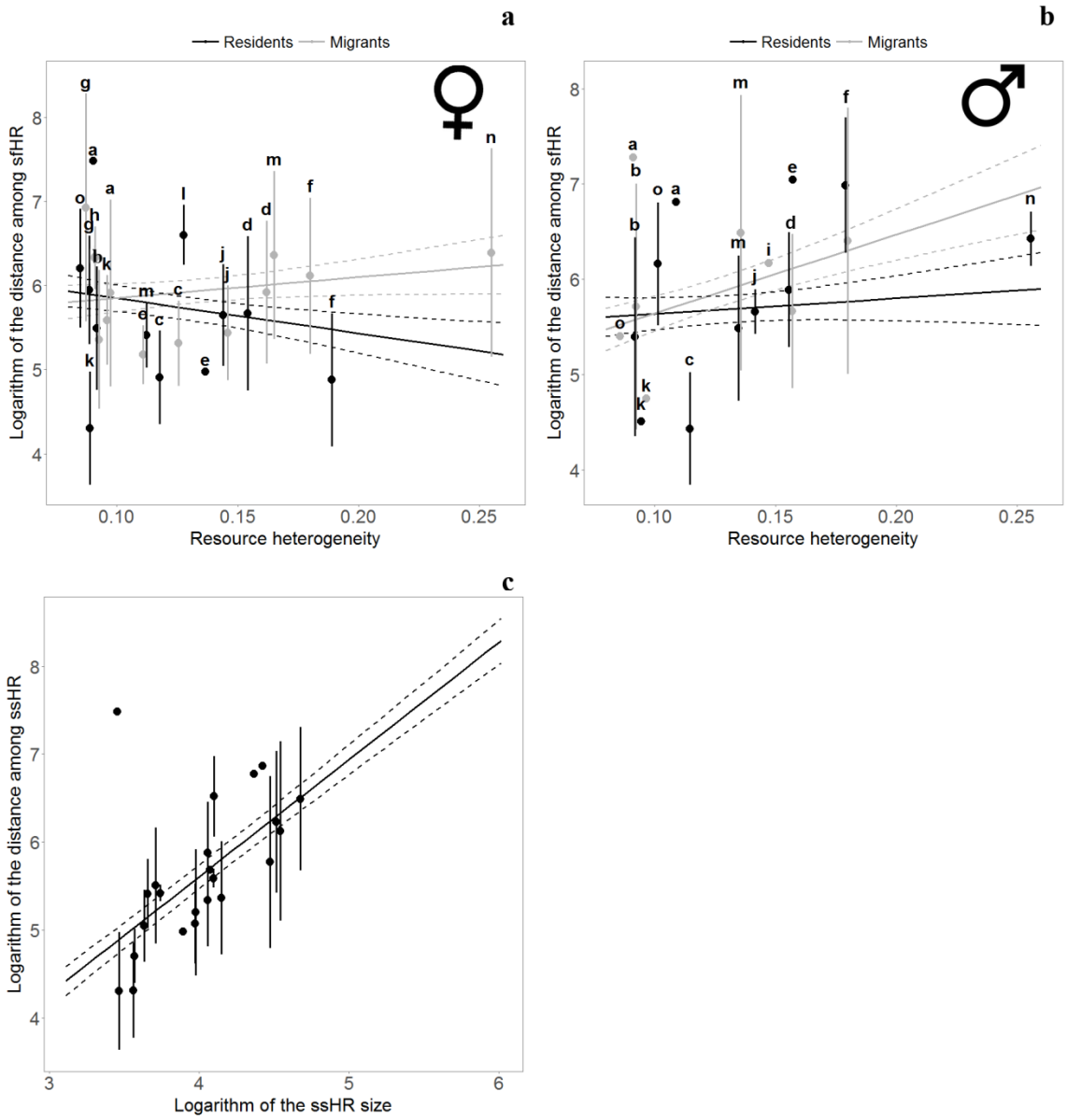
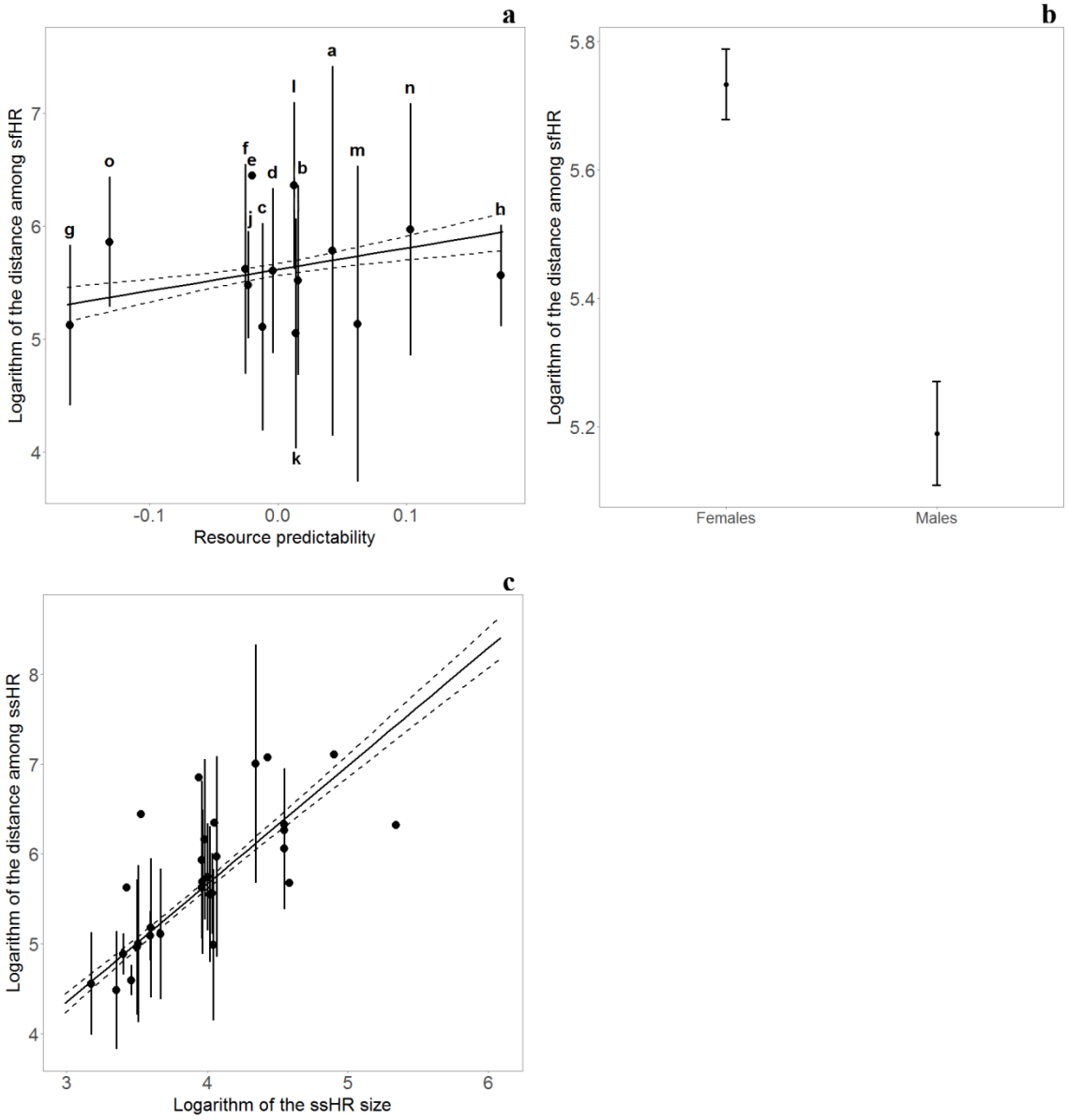

a
Residents
Migrants
Logarithm of the distance among sfHR
Resource heterogeneity
b
Residents
Migrants
Logarithm of the distance among sfHR
Resource heterogeneity
c
Logarithm of the distance among ssHR
Logarithm of the ssHR size

Fig. 5


a
Logarithm of the distance among sfHR
Resource predictability
-0.1
0.0
0.1
4
5
6
7
a
b
c
d
e
f
g
h
j
k
l
m
n
o
b
Logarithm of the distance among sfHR
Females
Males
5.2
5.4
5.6
5.8
c
Logarithm of the distance among ssHR
Logarithm of the ssHR size
3
4
5
6
4
5
6
7
8

Supplementary material Appendix I.A1

Non linear mixed model describing the use of more than one sub-seasonal functional home range (sfHR) within a given season:

$$\text{NSD} = \sum_{i=1}^{n} A_i \qquad \text{(Eq. I.A1)}$$

where 'A' corresponds to the mean NSD for the sub-seasonal functional home range 'i', and varies for each sfHR.

Non linear mixed models describing residency during a given season, based on the models of residency developed by Börger and Fryxell (2012).

$$\text{NSD} = A \qquad \text{(Eq. I.A2)}$$

where 'A' corresponds to the mean NSD and varies for each seasonal period and individual.

$$\text{NSD} = Asym * (1 - e^{-.015 * date}) \qquad \text{(Eq. I.A3)}$$

where 'Asym' corresponds to the asymptote at the steady-state equilibrium and 'date' is the Julian day.

Table I.A4: Table of the correlation criterion (CC) for the models describing residency vs. the occupation of several sub-seasonal functional home ranges per season for each individual. HRmod and HRmod2 correspond to the residency models described by Börger and Fryxell (2012) and MRTmod corresponds to the model describing the use of several sub-seasonal functional home ranges (Eq. A1). Id represents the individual seasonal period (*i.e.* winter or summer period, for example '11:2006_1' corresponds to the individual 11, monitored in 2006 during the winter period) and BestMod is the model with the highest CC.

id	CC_HRmod	CC_HRmod2	CC_MRTmod	BestMod
11:2006_1	6.832E-05	0.000E+00	5.779E-01	MRTmod
11:2006_2	5.398E-11	0.000E+00	5.041E-01	MRTmod
1182:2009_1	2.003E-05	1.110E-16	8.007E-01	MRTmod
1182:2009_2	7.251E-10	0.000E+00	1.792E-01	MRTmod
1186:2010_1	8.617E-05	3.331E-16	9.582E-01	MRTmod
1186:2010_2	-2.137E-10	0.000E+00	3.569E-01	MRTmod
1193:2010_1	3.211E-04	-2.220E-16	8.701E-01	MRTmod
1193:2010_2	1.931E-07	0.000E+00	3.177E-01	MRTmod
1194:2010_1	2.296E-04	0.000E+00	9.002E-01	MRTmod
1194:2010_2	-2.983E-12	0.000E+00	8.568E-01	MRTmod
1197:2010_1	1.433E-04	0.000E+00	7.841E-01	MRTmod
1197:2010_2	-1.840E-06	0.000E+00	5.079E-01	MRTmod
1199:2009_1	5.450E-05	0.000E+00	8.857E-01	MRTmod
1199:2009_2	-3.039E-10	2.220E-16	5.622E-01	MRTmod
12:2008_1	6.545E-05	-2.220E-16	6.931E-01	MRTmod
12:2008_2	1.239E-10	1.110E-16	4.797E-01	MRTmod
1333:2009_1	2.742E-05	2.220E-16	1.692E-01	MRTmod
1333:2009_2	-9.321E-08	0.000E+00	6.315E-01	MRTmod
1334:2010_1	5.280E-05	0.000E+00	3.075E-01	MRTmod
1334:2010_2	-1.070E-10	1.110E-16	4.533E-01	MRTmod
1335:2009_1	8.193E-05	1.110E-16	2.482E-01	MRTmod
1335:2009_2	-5.188E-10	0.000E+00	3.926E-01	MRTmod
1335:2010_1	1.024E-04	0.000E+00	2.755E-01	MRTmod
1335:2010_2	-1.236E-09	0.000E+00	4.822E-01	MRTmod
1338:2009_1	2.091E-05	-2.220E-16	6.746E-01	MRTmod
1338:2009_2	5.584E-11	0.000E+00	2.103E-01	MRTmod
1338:2010_1	7.567E-05	-2.220E-16	3.156E-01	MRTmod
1338:2010_2	6.437E-11	1.110E-16	3.336E-01	MRTmod
1349:2010_1	6.885E-05	0.000E+00	5.003E-01	MRTmod
1349:2010_2	-3.268E-10	0.000E+00	9.870E-02	MRTmod
1358:2009_1	2.793E-05	0.000E+00	3.254E-01	MRTmod
1358:2009_2	-1.036E-12	0.000E+00	3.250E-01	MRTmod

id	CC_HRmod	CC_HRmod2	CC_MRTmod	BestMod
1361:2007_1	-9.903E-06	0.000E+00	2.833E-01	MRTmod
1361:2007_2	3.320E-11	0.000E+00	3.662E-01	MRTmod
1363:2009_2	1.042E-10	-2.220E-16	2.276E-01	MRTmod
1367:2008_2	-7.198E-11	0.000E+00	8.695E-01	MRTmod
1374:2008_1	1.144E-04	0.000E+00	2.966E-01	MRTmod
1374:2008_2	1.862E-08	0.000E+00	4.892E-01	MRTmod
1374:2009_1	6.939E-05	0.000E+00	5.791E-01	MRTmod
1374:2009_2	3.479E-09	0.000E+00	2.808E-01	MRTmod
1378:2009_1	3.943E-04	0.000E+00	7.200E-01	MRTmod
1378:2009_2	2.142E-10	0.000E+00	2.738E-01	MRTmod
14:2006_1	6.045E-05	-2.220E-16	4.302E-01	MRTmod
14:2006_2	-1.801E-13	0.000E+00	2.357E-02	MRTmod
14:2007_1	1.182E-04	0.000E+00	2.602E-01	MRTmod
14:2007_2	1.893E-11	0.000E+00	3.017E-01	MRTmod
14:2009_1	7.460E-05	0.000E+00	1.867E-01	MRTmod
14:2009_2	5.392E-11	0.000E+00	2.825E-01	MRTmod
14:2010_1	4.346E-06	-2.220E-16	1.922E-01	MRTmod
14:2010_2	3.749E-11	-2.220E-16	3.399E-01	MRTmod
1402:2012_1	1.882E-04	0.000E+00	3.991E-01	MRTmod
1402:2012_2	-2.887E-15	0.000E+00	2.691E-01	MRTmod
1403:2008_1	9.986E-05	2.220E-16	3.261E-01	MRTmod
1403:2008_2	-1.130E-10	0.000E+00	1.566E-01	MRTmod
1411:2010_1	5.870E-04	-2.220E-16	6.548E-01	MRTmod
1411:2010_2	5.551E-16	0.000E+00	3.343E-01	MRTmod
1418:2009_1	6.108E-05	0.000E+00	6.340E-01	MRTmod
1418:2009_2	-5.639E-10	0.000E+00	2.866E-01	MRTmod
1429:2010_1	2.147E-04	0.000E+00	5.145E-01	MRTmod
1429:2010_2	3.786E-08	0.000E+00	6.502E-01	MRTmod
1437:2009_1	9.249E-05	0.000E+00	5.947E-01	MRTmod
1437:2009_2	6.121E-10	0.000E+00	2.357E-01	MRTmod
1441:2008_1	-4.225E-05	-2.220E-16	2.828E-01	MRTmod
1441:2008_2	8.015E-11	0.000E+00	9.388E-01	MRTmod
1478:2010_1	-1.375E-05	-2.220E-16	2.218E-01	MRTmod
1478:2010_2	-2.956E-10	0.000E+00	2.275E-01	MRTmod
1480:2010_1	4.791E-04	0.000E+00	7.750E-01	MRTmod
1480:2010_2	1.023E-09	0.000E+00	2.347E-01	MRTmod
1482:2010_1	3.064E-05	-2.220E-16	3.987E-01	MRTmod
1482:2010_2	-1.842E-10	0.000E+00	1.922E-01	MRTmod
1485:2011_1	1.179E-04	0.000E+00	4.042E-01	MRTmod
1485:2011_2	2.009E-09	1.110E-16	1.423E-01	MRTmod
1487:2011_1	-4.667E-05	-2.220E-16	4.211E-01	MRTmod
1487:2011_2	7.298E-11	0.000E+00	3.594E-01	MRTmod
1487:2012_1	9.899E-05	2.220E-16	6.299E-01	MRTmod
1487:2012_2	1.615E-10	0.000E+00	2.564E-01	MRTmod
1489:2012_1	3.062E-04	1.110E-16	6.008E-01	MRTmod

id	CC_HRmod	CC_HRmod2	CC_MRTmod	BestMod
1489:2012_2	-2.136E-06	-2.220E-16	2.615E-01	MRTmod
1494:2009_1	3.083E-06	0.000E+00	1.642E-01	MRTmod
1494:2009_2	-1.042E-09	1.110E-16	5.019E-02	MRTmod
1498:2009_2	-1.355E-11	1.110E-16	1.215E-01	MRTmod
15:2009_1	6.984E-05	0.000E+00	2.946E-01	MRTmod
15:2009_2	2.735E-11	-2.220E-16	2.507E-01	MRTmod
1503:2008_1	4.842E-05	0.000E+00	2.205E-01	MRTmod
1503:2008_2	-4.644E-10	0.000E+00	5.811E-01	MRTmod
1504:2010_1	1.254E-05	-2.220E-16	1.792E-01	MRTmod
1504:2010_2	4.053E-09	2.220E-16	2.814E-01	MRTmod
1505:2010_1	2.551E-05	0.000E+00	2.007E-01	MRTmod
1505:2010_2	-4.222E-11	0.000E+00	1.292E-01	MRTmod
1507:2009_1	1.728E-05	0.000E+00	3.409E-01	MRTmod
1507:2009_2	4.852E-08	0.000E+00	4.686E-01	MRTmod
1509:2009_1	-3.900E-05	0.000E+00	1.833E-01	MRTmod
1509:2009_2	1.984E-10	-2.220E-16	4.799E-01	MRTmod
1514:2009_1	6.810E-05	1.110E-16	2.147E-01	MRTmod
1514:2009_2	-2.105E-09	-2.220E-16	2.754E-01	MRTmod
1523:2011_1	-9.378E-05	1.110E-16	1.188E-01	MRTmod
1523:2011_2	1.837E-07	0.000E+00	3.071E-01	MRTmod
1555:2012_1	3.607E-05	2.220E-16	3.299E-01	MRTmod
1555:2012_2	4.330E-10	-2.220E-16	5.496E-01	MRTmod
16:2008_1	2.844E-04	2.220E-16	6.958E-01	MRTmod
16:2008_2	4.247E-10	0.000E+00	3.308E-01	MRTmod
1606:2013_1	3.587E-05	0.000E+00	1.202E-01	MRTmod
1606:2013_2	-4.441E-16	0.000E+00	2.958E-01	MRTmod
1607:2013_1	1.132E-05	0.000E+00	2.608E-01	MRTmod
1607:2013_2	5.497E-09	2.220E-16	4.942E-01	MRTmod
1611:2013_1	3.841E-04	-2.220E-16	9.257E-01	MRTmod
1611:2013_2	8.693E-09	0.000E+00	2.636E-01	MRTmod
1614:2013_1	3.894E-05	-2.220E-16	6.936E-01	MRTmod
1614:2013_2	7.398E-09	2.220E-16	5.011E-01	MRTmod
1615:2013_1	-3.211E-05	0.000E+00	7.919E-01	MRTmod
1615:2013_2	2.169E-10	2.220E-16	1.320E-01	MRTmod
1618:2013_1	6.585E-06	0.000E+00	4.828E-01	MRTmod
1618:2013_2	1.858E-09	0.000E+00	9.515E-01	MRTmod
1619:2013_1	-8.778E-05	0.000E+00	6.198E-01	MRTmod
1619:2013_2	4.566E-10	1.110E-16	2.303E-01	MRTmod
1669:2005_1	1.266E-04	1.110E-16	6.825E-01	MRTmod
1669:2005_2	3.909E-10	0.000E+00	2.940E-01	MRTmod
1670:2004_1	-9.505E-05	0.000E+00	3.200E-01	MRTmod
1670:2004_2	1.937E-10	0.000E+00	2.825E-01	MRTmod
1678:2004_1	8.320E-05	-2.220E-16	4.960E-01	MRTmod
1678:2004_2	1.460E-10	0.000E+00	3.009E-01	MRTmod
1680:2005_1	2.575E-05	0.000E+00	1.658E-01	MRTmod

id	CC_HRmod	CC_HRmod2	CC_MRTmod	BestMod
1680:2005_2	-1.325E-10	0.000E+00	2.773E-01	MRTmod
1685:2005_1	6.042E-05	-2.220E-16	3.511E-01	MRTmod
1685:2005_2	0.000E+00	0.000E+00	1.795E-01	MRTmod
1686:2005_2	2.137E-10	0.000E+00	6.835E-01	MRTmod
1688:2005_1	8.377E-05	0.000E+00	2.599E-01	MRTmod
1688:2005_2	-2.484E-09	0.000E+00	4.096E-01	MRTmod
1689:2005_1	3.083E-04	-2.220E-16	5.112E-01	MRTmod
1689:2005_2	-6.557E-11	-2.220E-16	1.245E-01	MRTmod
1696:2005_1	-3.154E-05	-2.220E-16	1.140E-01	MRTmod
1696:2005_2	-1.595E-10	0.000E+00	1.420E-01	MRTmod
17:2008_1	1.311E-04	1.110E-16	3.289E-01	MRTmod
17:2008_2	1.098E-07	0.000E+00	5.248E-01	MRTmod
17:2009_1	1.929E-04	1.110E-16	4.703E-01	MRTmod
17:2009_2	1.449E-08	0.000E+00	2.537E-01	MRTmod
1700:2005_1	9.309E-05	-2.220E-16	3.676E-01	MRTmod
1700:2005_2	-3.227E-10	0.000E+00	4.057E-01	MRTmod
1703:2005_1	2.163E-04	1.110E-16	1.981E-01	MRTmod
1703:2005_2	-4.096E-10	0.000E+00	2.931E-01	MRTmod
1705:2005_1	1.147E-05	0.000E+00	5.854E-01	MRTmod
1705:2005_2	-1.189E-10	0.000E+00	9.261E-02	MRTmod
1708:2005_1	-2.829E-05	0.000E+00	3.174E-01	MRTmod
1708:2005_2	-2.945E-11	1.110E-16	4.874E-01	MRTmod
1709:2005_1	1.364E-05	0.000E+00	5.884E-01	MRTmod
1709:2005_2	1.418E-10	0.000E+00	9.122E-01	MRTmod
1710:2005_1	1.559E-04	-2.220E-16	4.189E-01	MRTmod
1710:2005_2	1.568E-09	0.000E+00	7.790E-01	MRTmod
1712:2005_1	4.142E-04	0.000E+00	4.563E-01	MRTmod
1712:2005_2	-8.917E-11	0.000E+00	2.721E-01	MRTmod
1712:2007_1	-2.417E-05	1.110E-16	1.630E-01	MRTmod
1712:2007_2	1.293E-11	-2.220E-16	6.625E-01	MRTmod
1713:2005_1	5.544E-04	0.000E+00	9.220E-02	MRTmod
1713:2005_2	2.073E-06	0.000E+00	2.097E-01	MRTmod
1717:2005_1	1.932E-04	0.000E+00	1.942E-01	MRTmod
1717:2005_2	-4.683E-10	0.000E+00	6.519E-01	MRTmod
1718:2006_1	5.789E-05	0.000E+00	3.980E-01	MRTmod
1718:2006_2	-3.541E-10	-2.220E-16	1.858E-01	MRTmod
1721:2006_1	-9.993E-05	2.220E-16	8.119E-01	MRTmod
1721:2006_2	3.154E-11	0.000E+00	2.308E-01	MRTmod
1722:2006_1	-9.108E-07	0.000E+00	2.278E-01	MRTmod
1722:2006_2	-3.202E-10	0.000E+00	9.970E-02	MRTmod
1725:2006_1	1.435E-04	2.220E-16	2.299E-01	MRTmod
1725:2006_2	-4.811E-10	1.110E-16	5.064E-01	MRTmod
1726:2006_1	1.305E-04	1.110E-16	3.062E-01	MRTmod
1726:2006_2	-5.179E-11	0.000E+00	7.854E-02	MRTmod
1727:2006_1	-9.033E-05	0.000E+00	1.627E-01	MRTmod

id	CC_HRmod	CC_HRmod2	CC_MRTmod	BestMod
1727:2006_2	-8.129E-11	2.220E-16	3.483E-01	MRTmod
1728:2006_1	1.785E-05	0.000E+00	2.565E-01	MRTmod
1728:2006_2	7.584E-11	0.000E+00	1.857E-01	MRTmod
1728:2011_2	3.083E-10	-2.220E-16	3.263E-01	MRTmod
1730:2006_1	2.806E-05	0.000E+00	1.952E-01	MRTmod
1730:2006_2	3.215E-11	0.000E+00	7.708E-01	MRTmod
1731:2006_1	2.931E-04	0.000E+00	3.986E-01	MRTmod
1731:2006_2	-5.238E-10	0.000E+00	2.225E-01	MRTmod
1732:2006_1	1.476E-04	-2.220E-16	4.981E-01	MRTmod
1732:2006_2	3.252E-10	0.000E+00	3.918E-01	MRTmod
1733:2006_1	3.855E-04	0.000E+00	7.660E-01	MRTmod
1733:2006_2	3.300E-11	4.441E-16	5.260E-01	MRTmod
1734:2006_1	7.705E-05	0.000E+00	3.489E-01	MRTmod
1734:2006_2	5.925E-11	0.000E+00	4.738E-01	MRTmod
1738:2006_1	9.044E-05	1.110E-16	2.181E-01	MRTmod
1738:2006_2	-2.220E-16	-2.220E-16	1.716E-01	MRTmod
1739:2006_1	-2.285E-05	0.000E+00	2.216E-01	MRTmod
1739:2006_2	6.404E-11	-2.220E-16	1.521E-01	MRTmod
1740:2006_1	7.603E-05	-2.220E-16	2.496E-01	MRTmod
1740:2006_2	-5.874E-11	1.110E-16	2.597E-01	MRTmod
1742:2006_1	1.591E-05	2.220E-16	3.555E-01	MRTmod
1742:2006_2	-9.546E-11	0.000E+00	8.675E-02	MRTmod
1743:2006_1	1.251E-04	0.000E+00	4.081E-01	MRTmod
1743:2006_2	2.212E-10	0.000E+00	6.069E-01	MRTmod
1744:2007_1	-4.430E-06	0.000E+00	2.057E-01	MRTmod
1744:2007_2	2.847E-11	0.000E+00	8.998E-01	MRTmod
1746:2007_1	1.024E-04	0.000E+00	3.170E-01	MRTmod
1746:2007_2	-5.524E-11	0.000E+00	8.975E-02	MRTmod
1748:2007_1	6.283E-05	2.220E-16	3.239E-01	MRTmod
1748:2007_2	9.163E-11	-2.220E-16	2.172E-01	MRTmod
1752:2007_1	1.900E-05	0.000E+00	2.190E-01	MRTmod
1752:2007_2	3.671E-10	0.000E+00	3.984E-01	MRTmod
1755:2007_1	-1.170E-04	0.000E+00	3.628E-01	MRTmod
1755:2007_2	-4.171E-09	2.220E-16	4.343E-01	MRTmod
1758:2007_1	7.139E-05	1.110E-16	3.109E-01	MRTmod
1758:2007_2	5.585E-10	0.000E+00	5.341E-01	MRTmod
1759:2007_1	1.127E-04	0.000E+00	3.214E-01	MRTmod
1759:2007_2	7.801E-08	0.000E+00	1.638E-01	MRTmod
1761:2007_1	5.954E-06	-2.220E-16	2.470E-01	MRTmod
1761:2007_2	1.434E-11	0.000E+00	1.462E-01	MRTmod
1762:2007_1	2.619E-05	0.000E+00	4.077E-01	MRTmod
1762:2007_2	-1.110E-10	0.000E+00	2.296E-01	MRTmod
1763:2007_1	-1.625E-05	0.000E+00	3.694E-01	MRTmod
1763:2007_2	-8.809E-11	0.000E+00	1.197E-01	MRTmod
1770:2008_1	6.704E-05	0.000E+00	4.539E-01	MRTmod

id	CC_HRmod	CC_HRmod2	CC_MRTmod	BestMod
1770:2008_2	-1.445E-08	1.110E-16	1.555E-01	MRTmod
1772:2008_1	1.280E-04	0.000E+00	4.723E-01	MRTmod
1772:2008_2	2.838E-10	0.000E+00	8.237E-01	MRTmod
1774:2008_2	-3.983E-10	0.000E+00	3.352E-01	MRTmod
1776:2008_1	2.171E-05	0.000E+00	2.770E-01	MRTmod
1776:2008_2	5.559E-11	-2.220E-16	1.639E-01	MRTmod
1777:2011_1	1.655E-04	0.000E+00	3.714E-01	MRTmod
1777:2011_2	-1.260E-10	0.000E+00	3.202E-02	MRTmod
1779:2008_1	7.646E-05	-2.220E-16	1.694E-01	MRTmod
1779:2008_2	-1.095E-10	0.000E+00	3.210E-01	MRTmod
1780:2010_1	1.130E-04	0.000E+00	2.516E-01	MRTmod
1780:2010_2	-3.884E-11	0.000E+00	2.551E-01	MRTmod
1782:2008_1	-6.720E-05	0.000E+00	8.682E-02	MRTmod
1782:2008_2	-5.326E-07	0.000E+00	1.580E-01	MRTmod
1785:2008_1	3.379E-05	0.000E+00	3.900E-01	MRTmod
1785:2008_2	3.233E-10	0.000E+00	5.590E-01	MRTmod
1786:2008_1	-9.965E-05	0.000E+00	2.052E-01	MRTmod
1786:2008_2	2.936E-10	2.220E-16	1.319E-01	MRTmod
1787:2010_1	4.432E-05	2.220E-16	2.242E-01	MRTmod
1787:2010_2	9.832E-11	2.220E-16	1.934E-01	MRTmod
1789:2008_1	-4.657E-05	0.000E+00	3.303E-01	MRTmod
1789:2008_2	1.837E-13	0.000E+00	4.505E-01	MRTmod
1793:2009_1	-5.030E-05	0.000E+00	1.587E-01	MRTmod
1793:2009_2	-4.630E-11	1.110E-16	1.692E-01	MRTmod
1798:2006_1	4.774E-05	0.000E+00	1.881E-02	MRTmod
1798:2006_2	-3.626E-07	-2.220E-16	4.898E-01	MRTmod
1801:2009_1	-6.271E-05	0.000E+00	1.815E-01	MRTmod
1801:2009_2	3.090E-11	0.000E+00	4.289E-01	MRTmod
1802:2009_1	2.056E-05	0.000E+00	5.551E-01	MRTmod
1802:2009_2	-2.665E-15	2.220E-16	4.076E-01	MRTmod
1807:2011_1	-3.747E-05	0.000E+00	1.641E-01	MRTmod
1807:2011_2	-2.136E-10	-2.220E-16	2.169E-01	MRTmod
1808:2009_1	1.788E-05	0.000E+00	6.282E-01	MRTmod
1808:2009_2	2.921E-11	0.000E+00	1.410E-01	MRTmod
1812:2009_1	-9.269E-05	0.000E+00	3.263E-01	MRTmod
1812:2009_2	2.263E-10	-2.220E-16	6.183E-01	MRTmod
1817:2011_1	1.555E-04	0.000E+00	3.727E-01	MRTmod
1817:2011_2	0.000E+00	1.110E-16	3.260E-01	MRTmod
1823:2010_1	-1.777E-05	0.000E+00	2.698E-01	MRTmod
1823:2010_2	2.926E-11	-2.220E-16	2.520E-01	MRTmod
1827:2011_1	3.113E-04	0.000E+00	6.702E-01	MRTmod
1827:2011_2	1.457E-09	0.000E+00	6.523E-01	MRTmod
1828:2010_1	6.392E-05	0.000E+00	2.923E-01	MRTmod
1828:2010_2	0.000E+00	0.000E+00	3.422E-01	MRTmod
1829:2010_1	-9.541E-06	-2.220E-16	2.515E-01	MRTmod

id	CC_HRmod	CC_HRmod2	CC_MRTmod	BestMod
1829:2010_2	-4.294E-10	1.110E-16	3.133E-01	MRTmod
1831:2010_1	1.836E-04	1.110E-16	9.543E-02	MRTmod
1831:2010_2	3.562E-10	0.000E+00	1.469E-01	MRTmod
1834:2010_2	-1.114E-10	-2.220E-16	1.653E-01	MRTmod
1835:2011_1	4.145E-05	0.000E+00	2.358E-01	MRTmod
1835:2011_2	2.025E-10	0.000E+00	4.924E-01	MRTmod
1837:2010_1	2.309E-06	-2.220E-16	1.564E-01	MRTmod
1837:2010_2	3.771E-10	0.000E+00	3.834E-01	MRTmod
1848:2010_1	-2.612E-05	0.000E+00	1.323E-01	MRTmod
1848:2010_2	-4.141E-12	0.000E+00	2.737E-01	MRTmod
1849:2010_1	6.087E-05	-2.220E-16	4.087E-01	MRTmod
1849:2010_2	-2.981E-10	0.000E+00	1.181E-01	MRTmod
1853:2010_1	2.941E-05	0.000E+00	1.793E-01	MRTmod
1853:2010_2	3.263E-08	0.000E+00	6.048E-01	MRTmod
1856:2010_1	2.855E-04	1.110E-16	7.928E-01	MRTmod
1856:2010_2	7.154E-11	0.000E+00	4.757E-01	MRTmod
1857:2011_1	2.940E-05	-2.220E-16	3.346E-01	MRTmod
1857:2011_2	-5.869E-10	0.000E+00	5.054E-01	MRTmod
1859:2011_1	1.608E-05	0.000E+00	2.828E-01	MRTmod
1859:2011_2	5.165E-08	0.000E+00	2.801E-01	MRTmod
1860:2011_1	3.630E-04	0.000E+00	5.936E-01	MRTmod
1860:2011_2	-6.766E-10	-2.220E-16	5.108E-01	MRTmod
1861:2011_1	6.855E-05	2.220E-16	3.506E-01	MRTmod
1861:2011_2	-2.082E-10	0.000E+00	3.875E-01	MRTmod
1865:2011_1	6.007E-05	0.000E+00	2.369E-01	MRTmod
1865:2011_2	-1.979E-11	-2.220E-16	1.221E-01	MRTmod
1869:2011_1	3.323E-05	0.000E+00	1.121E-01	MRTmod
1869:2011_2	4.406E-11	0.000E+00	1.188E-01	MRTmod
1871:2011_1	8.336E-05	0.000E+00	3.946E-01	MRTmod
1871:2011_2	3.050E-10	0.000E+00	3.165E-01	MRTmod
1873:2011_1	5.349E-05	0.000E+00	3.287E-01	MRTmod
1873:2011_2	1.515E-11	0.000E+00	3.791E-01	MRTmod
1874:2011_1	4.567E-05	-2.220E-16	9.426E-01	MRTmod
1874:2011_2	1.375E-12	0.000E+00	5.195E-01	MRTmod
1875:2011_1	-5.709E-05	0.000E+00	2.042E-01	MRTmod
1875:2011_2	1.169E-10	-2.220E-16	2.144E-01	MRTmod
1881:2011_1	9.565E-06	1.110E-16	7.810E-01	MRTmod
1881:2011_2	2.278E-11	0.000E+00	4.280E-01	MRTmod
1882:2011_1	1.575E-04	1.110E-16	3.906E-01	MRTmod
1882:2011_2	-9.942E-10	0.000E+00	3.608E-01	MRTmod
1883:2011_1	-9.642E-05	0.000E+00	2.924E-01	MRTmod
1883:2011_2	4.368E-10	0.000E+00	5.681E-01	MRTmod
1890:2012_1	4.002E-05	0.000E+00	3.393E-01	MRTmod
1890:2012_2	-1.329E-11	2.220E-16	4.836E-01	MRTmod
1894:2005_1	-1.185E-04	0.000E+00	1.940E-01	MRTmod

id	CC_HRmod	CC_HRmod2	CC_MRTmod	BestMod
1894:2005_2	-1.941E-10	1.110E-16	2.469E-01	MRTmod
1897:2012_1	4.639E-05	0.000E+00	2.654E-01	MRTmod
1897:2012_2	-2.349E-13	0.000E+00	1.392E-01	MRTmod
19:2007_2	4.579E-06	0.000E+00	4.300E-01	MRTmod
1900:2012_1	-2.653E-04	-2.220E-16	6.961E-01	MRTmod
1900:2012_2	-7.443E-10	0.000E+00	3.651E-01	MRTmod
1901:2012_1	2.887E-05	1.110E-16	3.425E-01	MRTmod
1901:2012_2	3.651E-11	0.000E+00	2.744E-01	MRTmod
1903:2012_1	-6.695E-05	0.000E+00	4.665E-01	MRTmod
1903:2012_2	-8.268E-10	2.220E-16	6.204E-01	MRTmod
1906:2012_1	3.061E-04	0.000E+00	5.177E-01	MRTmod
1906:2012_2	7.263E-10	0.000E+00	3.566E-01	MRTmod
1912:2012_1	8.547E-06	0.000E+00	1.472E-01	MRTmod
1912:2012_2	2.399E-10	0.000E+00	5.014E-01	MRTmod
1914:2012_1	-3.093E-06	1.110E-16	2.326E-01	MRTmod
1914:2012_2	2.377E-10	0.000E+00	2.693E-01	MRTmod
1917:2012_1	4.657E-05	0.000E+00	1.396E-01	MRTmod
1917:2012_2	-3.929E-11	-2.220E-16	2.160E-01	MRTmod
1920:2003_1	-3.863E-05	0.000E+00	2.059E-01	MRTmod
1920:2003_2	2.237E-11	0.000E+00	2.061E-01	MRTmod
1921:2003_1	1.295E-04	0.000E+00	6.611E-01	MRTmod
1921:2003_2	8.998E-11	0.000E+00	2.667E-01	MRTmod
1922:2003_1	-6.580E-05	1.110E-16	2.120E-01	MRTmod
1922:2003_2	-1.115E-10	-2.220E-16	1.910E-01	MRTmod
1928:2005_1	3.634E-04	0.000E+00	9.006E-01	MRTmod
1928:2005_2	4.698E-10	0.000E+00	7.253E-01	MRTmod
1950:2012_1	1.668E-04	0.000E+00	7.682E-01	MRTmod
1950:2012_2	1.681E-09	0.000E+00	2.579E-01	MRTmod
1951:2012_1	1.230E-04	0.000E+00	6.890E-01	MRTmod
1951:2012_2	2.753E-10	0.000E+00	3.060E-01	MRTmod
1952:2011_1	7.540E-05	-2.220E-16	8.893E-01	MRTmod
1952:2011_2	-5.106E-10	-2.220E-16	9.375E-01	MRTmod
1954:2009_1	9.806E-05	0.000E+00	7.144E-01	MRTmod
1954:2009_2	-2.329E-11	0.000E+00	3.380E-01	MRTmod
1956:2009_1	5.272E-05	0.000E+00	5.671E-01	MRTmod
1956:2009_2	2.504E-10	0.000E+00	4.270E-01	MRTmod
1956:2010_1	1.489E-04	0.000E+00	8.483E-01	MRTmod
1956:2010_2	-2.220E-16	0.000E+00	9.581E-01	MRTmod
1958:2010_1	5.420E-04	0.000E+00	8.291E-01	MRTmod
1958:2010_2	-2.159E-06	0.000E+00	6.459E-01	MRTmod
1965:2009_1	-3.078E-04	0.000E+00	1.055E-01	MRTmod
1965:2009_2	3.885E-08	0.000E+00	3.472E-01	MRTmod
1973:2011_1	2.017E-04	0.000E+00	4.658E-01	MRTmod
1973:2011_2	1.442E-10	0.000E+00	4.575E-01	MRTmod
1975:2012_1	1.115E-04	-2.220E-16	4.254E-01	MRTmod

id	CC_HRmod	CC_HRmod2	CC_MRTmod	BestMod
1975:2012_2	-1.264E-07	0.000E+00	1.355E-01	MRTmod
1977:2009_1	2.342E-04	0.000E+00	7.028E-01	MRTmod
1977:2009_2	-2.381E-10	-2.220E-16	2.018E-01	MRTmod
1977:2010_2	3.034E-10	0.000E+00	6.228E-01	MRTmod
1977:2011_1	1.860E-04	1.110E-16	3.721E-01	MRTmod
1977:2011_2	3.518E-10	0.000E+00	2.609E-01	MRTmod
1978:2009_1	2.108E-05	0.000E+00	1.510E-01	MRTmod
1978:2009_2	3.227E-08	0.000E+00	6.071E-01	MRTmod
1978:2010_1	1.398E-04	2.220E-16	2.151E-01	MRTmod
1978:2010_2	7.590E-08	0.000E+00	5.272E-01	MRTmod
1981:2010_1	8.060E-05	0.000E+00	4.541E-01	MRTmod
1981:2010_2	3.709E-12	0.000E+00	2.624E-01	MRTmod
1984:2007_1	8.597E-05	0.000E+00	5.103E-01	MRTmod
1984:2007_2	-3.767E-10	0.000E+00	3.234E-01	MRTmod
1985:2010_1	-1.784E-05	0.000E+00	1.983E-01	MRTmod
1985:2010_2	-5.618E-11	0.000E+00	2.917E-01	MRTmod
1985:2011_1	7.177E-05	0.000E+00	5.943E-02	MRTmod
1985:2011_2	-3.822E-07	0.000E+00	2.253E-01	MRTmod
1987:2011_1	3.965E-05	-2.220E-16	2.331E-01	MRTmod
1987:2011_2	2.492E-11	0.000E+00	2.153E-01	MRTmod
1988:2008_1	1.435E-04	0.000E+00	2.651E-01	MRTmod
1988:2008_2	2.181E-10	1.110E-16	3.695E-01	MRTmod
1994:2010_1	6.338E-05	1.110E-16	4.372E-01	MRTmod
1994:2010_2	-1.583E-10	2.220E-16	4.714E-01	MRTmod
1994:2011_1	1.704E-04	-2.220E-16	6.183E-01	MRTmod
1994:2011_2	-9.935E-10	0.000E+00	2.730E-01	MRTmod
1995:2008_1	9.399E-05	0.000E+00	2.661E-01	MRTmod
1995:2008_2	4.008E-09	2.220E-16	2.197E-01	MRTmod
1996:2010_1	2.830E-04	2.220E-16	7.043E-01	MRTmod
1996:2010_2	0.000E+00	0.000E+00	4.543E-01	MRTmod
1999:2009_1	2.053E-04	0.000E+00	4.483E-01	MRTmod
1999:2009_2	1.228E-11	0.000E+00	2.374E-01	MRTmod
1999:2010_1	1.154E-04	1.110E-16	4.273E-01	MRTmod
1999:2010_2	3.403E-10	0.000E+00	3.428E-01	MRTmod
1999:2011_1	3.511E-05	0.000E+00	2.789E-01	MRTmod
1999:2011_2	2.337E-10	0.000E+00	2.793E-01	MRTmod
20:2007_1	4.821E-04	-2.220E-16	7.494E-01	MRTmod
20:2007_2	8.787E-10	2.220E-16	4.702E-01	MRTmod
2008:2009_1	6.318E-05	1.110E-16	3.997E-01	MRTmod
2008:2009_2	-2.354E-14	-2.220E-16	2.630E-01	MRTmod
2008:2010_1	8.887E-05	0.000E+00	2.773E-01	MRTmod
2008:2010_2	1.212E-10	0.000E+00	5.335E-02	MRTmod
2008:2011_1	6.304E-05	0.000E+00	2.727E-01	MRTmod
2008:2011_2	-3.121E-11	0.000E+00	1.367E-01	MRTmod
2010:2008_1	6.165E-05	0.000E+00	1.548E-01	MRTmod

id	CC_HRmod	CC_HRmod2	CC_MRTmod	BestMod
2010:2008_2	-8.026E-12	0.000E+00	9.452E-02	MRTmod
2010:2009_1	9.404E-05	-2.220E-16	1.652E-01	MRTmod
2010:2009_2	5.272E-10	0.000E+00	4.643E-01	MRTmod
2015:2010_2	6.342E-08	0.000E+00	3.221E-01	MRTmod
2016:2009_1	4.394E-05	1.110E-16	1.819E-01	MRTmod
2016:2009_2	2.611E-10	1.110E-16	4.533E-01	MRTmod
2017:2011_1	1.166E-05	-2.220E-16	3.090E-01	MRTmod
2017:2011_2	-1.536E-11	0.000E+00	2.388E-01	MRTmod
2021:2010_1	4.744E-05	0.000E+00	3.864E-01	MRTmod
2021:2010_2	4.910E-10	0.000E+00	4.939E-01	MRTmod
2030:2010_1	1.527E-04	0.000E+00	9.059E-01	MRTmod
2030:2010_2	-2.814E-09	0.000E+00	1.473E-01	MRTmod
2041:2011_1	-5.659E-05	0.000E+00	1.706E-01	MRTmod
2041:2011_2	1.159E-10	0.000E+00	4.842E-01	MRTmod
2043:2011_1	3.588E-05	0.000E+00	6.825E-01	MRTmod
2043:2011_2	3.471E-11	2.220E-16	9.939E-01	MRTmod
2044:2011_1	-3.195E-06	1.110E-16	1.578E-01	MRTmod
2044:2011_2	9.096E-12	0.000E+00	1.417E-01	MRTmod
2045:2011_1	-5.500E-05	2.220E-16	2.113E-01	MRTmod
2045:2011_2	-3.096E-10	0.000E+00	1.082E-01	MRTmod
2047:2011_1	9.729E-06	0.000E+00	1.334E-01	MRTmod
2047:2011_2	1.435E-10	0.000E+00	3.489E-01	MRTmod
2054:2012_1	2.904E-05	2.220E-16	3.117E-01	MRTmod
2054:2012_2	-2.520E-13	-2.220E-16	1.220E-01	MRTmod
2054:2013_1	1.816E-04	0.000E+00	3.697E-01	MRTmod
2054:2013_2	7.435E-10	1.110E-16	2.778E-01	MRTmod
2055:2012_1	-5.814E-05	0.000E+00	2.207E-01	MRTmod
2055:2012_2	-3.458E-11	0.000E+00	2.757E-01	MRTmod
2056:2012_1	-7.843E-06	0.000E+00	1.321E-01	MRTmod
2056:2012_2	7.467E-12	0.000E+00	2.927E-01	MRTmod
2056:2013_1	-4.655E-05	0.000E+00	1.333E-01	MRTmod
2056:2013_2	-1.217E-10	-2.220E-16	1.914E-01	MRTmod
2061:2012_1	1.609E-04	0.000E+00	3.622E-01	MRTmod
2061:2012_2	-1.246E-10	-2.220E-16	2.320E-02	MRTmod
2066:2012_1	2.763E-05	1.110E-16	2.401E-01	MRTmod
2066:2012_2	7.249E-11	2.220E-16	1.684E-01	MRTmod
2067:2012_1	-6.141E-05	0.000E+00	7.154E-01	MRTmod
2067:2012_2	-2.462E-13	1.110E-16	5.321E-01	MRTmod
2069:2012_1	4.735E-04	0.000E+00	5.161E-01	MRTmod
2069:2012_2	-4.260E-10	0.000E+00	2.247E-01	MRTmod
2069:2013_1	1.001E-04	0.000E+00	1.767E-01	MRTmod
2069:2013_2	8.059E-09	0.000E+00	4.860E-01	MRTmod
2070:2012_1	1.064E-04	1.110E-16	2.275E-01	MRTmod
2070:2012_2	2.182E-10	0.000E+00	3.193E-02	MRTmod
2072:2012_1	-5.517E-05	0.000E+00	3.804E-01	MRTmod

id	CC_HRmod	CC_HRmod2	CC_MRTmod	BestMod
2072:2012_2	6.842E-11	2.220E-16	9.153E-01	MRTmod
2072:2013_1	2.671E-04	0.000E+00	4.186E-01	MRTmod
2072:2013_2	3.331E-16	0.000E+00	2.212E-01	MRTmod
2072:2014_2	1.534E-11	0.000E+00	3.150E-01	MRTmod
2074:2012_1	1.141E-04	0.000E+00	3.569E-01	MRTmod
2074:2012_2	-7.056E-11	2.220E-16	3.195E-01	MRTmod
2074:2013_1	1.382E-04	0.000E+00	5.023E-01	MRTmod
2074:2013_2	-2.481E-10	0.000E+00	1.200E-01	MRTmod
2076:2013_1	1.579E-06	1.110E-16	8.474E-02	MRTmod
2076:2013_2	0.000E+00	0.000E+00	2.743E-01	MRTmod
2078:2013_1	-2.119E-05	0.000E+00	1.699E-01	MRTmod
2078:2013_2	-1.440E-10	0.000E+00	2.671E-01	MRTmod
2082:2014_1	1.007E-04	1.110E-16	2.718E-01	MRTmod
2082:2014_2	4.888E-11	0.000E+00	6.729E-01	MRTmod
21:2008_1	2.036E-05	0.000E+00	1.723E-01	MRTmod
21:2008_2	-6.078E-12	1.110E-16	3.001E-01	MRTmod
21:2009_1	5.556E-05	-2.220E-16	2.927E-01	MRTmod
21:2009_2	8.083E-11	-2.220E-16	5.837E-01	MRTmod
21:2010_1	3.067E-05	2.220E-16	2.776E-01	MRTmod
21:2010_2	1.390E-10	0.000E+00	3.458E-01	MRTmod
2239:2012_1	-3.604E-05	-2.220E-16	4.056E-01	MRTmod
2239:2012_2	2.092E-10	1.110E-16	3.244E-01	MRTmod
2239:2013_1	6.174E-05	1.110E-16	2.964E-01	MRTmod
2239:2013_2	2.439E-12	1.110E-16	3.397E-01	MRTmod
2240:2013_1	8.394E-05	0.000E+00	6.677E-01	MRTmod
2240:2013_2	3.305E-13	0.000E+00	4.571E-01	MRTmod
2241:2013_1	-2.471E-06	0.000E+00	6.384E-01	MRTmod
2241:2013_2	-5.005E-11	0.000E+00	1.667E-01	MRTmod
2242:2013_1	5.575E-04	1.110E-16	4.829E-01	MRTmod
2242:2013_2	-6.204E-10	1.110E-16	3.637E-01	MRTmod
2244:2013_1	-4.774E-06	1.110E-16	3.600E-01	MRTmod
2244:2013_2	3.934E-11	-2.220E-16	5.163E-01	MRTmod
2247:2012_1	-7.397E-05	2.220E-16	9.542E-02	MRTmod
2247:2012_2	-8.726E-11	0.000E+00	2.098E-01	MRTmod
2247:2013_1	2.128E-05	0.000E+00	1.196E-01	MRTmod
2247:2013_2	5.256E-11	2.220E-16	4.940E-01	MRTmod
2249:2012_1	2.967E-05	-2.220E-16	2.213E-01	MRTmod
2249:2012_2	8.262E-11	0.000E+00	4.474E-01	MRTmod
2249:2013_1	-2.955E-05	1.110E-16	1.531E-01	MRTmod
2249:2013_2	2.658E-12	0.000E+00	3.891E-01	MRTmod
2250:2013_1	1.877E-05	0.000E+00	2.306E-01	MRTmod
2250:2013_2	-1.003E-09	0.000E+00	6.302E-01	MRTmod
2252:2013_1	4.117E-05	0.000E+00	2.174E-01	MRTmod
2252:2013_2	5.836E-10	0.000E+00	2.157E-01	MRTmod
2253:2013_1	-3.357E-05	0.000E+00	3.918E-01	MRTmod

id	CC_HRmod	CC_HRmod2	CC_MRTmod	BestMod
2253:2013_2	-2.128E-10	-2.220E-16	7.880E-01	MRTmod
2260:2013_1	6.011E-05	-2.220E-16	6.630E-01	MRTmod
2260:2013_2	-8.520E-11	0.000E+00	6.396E-01	MRTmod
2264:2013_2	6.920E-10	1.110E-16	3.884E-01	MRTmod
2272:2013_1	-4.968E-06	0.000E+00	7.582E-01	MRTmod
2272:2013_2	2.022E-10	0.000E+00	6.712E-01	MRTmod
2279:2013_1	1.383E-05	0.000E+00	1.443E-01	MRTmod
2279:2013_2	-2.342E-09	0.000E+00	5.128E-01	MRTmod
2282:2013_1	7.653E-04	0.000E+00	6.046E-01	MRTmod
2282:2013_2	-4.375E-10	1.110E-16	1.272E-01	MRTmod
2283:2013_1	1.762E-05	0.000E+00	4.714E-01	MRTmod
2283:2013_2	-6.868E-09	-2.220E-16	1.822E-01	MRTmod
2285:2013_1	5.677E-05	-2.220E-16	8.895E-01	MRTmod
2285:2013_2	1.720E-08	0.000E+00	3.907E-01	MRTmod
2287:2013_1	3.119E-05	-2.220E-16	3.396E-01	MRTmod
2287:2013_2	3.157E-11	-2.220E-16	7.453E-01	MRTmod
2288:2013_1	8.524E-06	0.000E+00	3.391E-01	MRTmod
2288:2013_2	3.608E-11	0.000E+00	5.421E-01	MRTmod
2296:2013_1	1.201E-04	0.000E+00	7.378E-01	MRTmod
2296:2013_2	-7.754E-11	0.000E+00	5.059E-01	MRTmod
2298:2013_1	1.870E-04	0.000E+00	3.798E-01	MRTmod
2298:2013_2	2.706E-10	-2.220E-16	2.873E-01	MRTmod
2315:2010_1	5.738E-05	1.110E-16	3.709E-01	MRTmod
2315:2010_2	1.000E-09	2.220E-16	4.661E-01	MRTmod
2318:2011_1	-2.059E-05	1.110E-16	4.578E-01	MRTmod
2318:2011_2	5.630E-10	0.000E+00	4.014E-01	MRTmod
2319:2011_1	2.983E-05	0.000E+00	2.948E-02	MRTmod
2319:2011_2	3.720E-10	1.110E-16	3.352E-01	MRTmod
2321:2011_1	1.478E-04	1.110E-16	3.950E-01	MRTmod
2321:2011_2	-2.521E-10	2.220E-16	4.862E-01	MRTmod
2321:2012_1	8.069E-05	0.000E+00	4.366E-01	MRTmod
2321:2012_2	1.231E-09	0.000E+00	2.366E-01	MRTmod
2324:2011_1	5.910E-05	0.000E+00	2.232E-01	MRTmod
2324:2011_2	6.799E-12	0.000E+00	3.220E-01	MRTmod
2327:2010_1	6.553E-05	2.220E-16	3.366E-01	MRTmod
2327:2010_2	-2.539E-07	-2.220E-16	6.200E-01	MRTmod
2447:2014_1	1.047E-04	0.000E+00	5.439E-01	MRTmod
2447:2014_2	0.000E+00	0.000E+00	1.963E-01	MRTmod
2451:2014_1	1.042E-05	-2.220E-16	4.007E-01	MRTmod
2451:2014_2	-8.274E-11	0.000E+00	2.179E-01	MRTmod
5:2007_1	2.410E-06	-2.220E-16	3.732E-01	MRTmod
5:2007_2	-1.331E-10	0.000E+00	1.770E-01	MRTmod
774:2006_1	3.673E-05	-2.220E-16	8.021E-01	MRTmod
774:2006_2	4.802E-06	0.000E+00	6.735E-01	MRTmod
774:2007_1	3.455E-05	0.000E+00	1.112E-01	MRTmod

id	CC_HRmod	CC_HRmod2	CC_MRTmod	BestMod
774:2007_2	9.214E-11	-2.220E-16	2.310E-01	MRTmod
776:2006_1	4.045E-05	0.000E+00	3.200E-01	MRTmod
776:2006_2	-2.994E-11	0.000E+00	2.338E-01	MRTmod
782:2006_2	2.423E-09	1.110E-16	7.443E-01	MRTmod
789:2007_1	2.703E-04	1.110E-16	4.239E-01	MRTmod
789:2007_2	2.143E-10	0.000E+00	4.062E-01	MRTmod
791:2007_1	6.056E-05	0.000E+00	7.140E-01	MRTmod
791:2007_2	1.804E-07	2.220E-16	3.088E-01	MRTmod
792:2006_1	6.532E-05	0.000E+00	6.708E-01	MRTmod
792:2006_2	-2.292E-08	0.000E+00	3.690E-01	MRTmod
795:2005_1	-6.431E-05	0.000E+00	5.347E-01	MRTmod
795:2005_2	3.402E-10	0.000E+00	3.346E-01	MRTmod
829:2007_1	-9.396E-05	0.000E+00	3.594E-01	MRTmod
829:2007_2	5.879E-12	0.000E+00	2.700E-01	MRTmod
831:2007_1	-2.762E-05	1.110E-16	4.355E-01	MRTmod
831:2007_2	1.060E-09	0.000E+00	4.786E-01	MRTmod
833:2007_1	-1.052E-04	1.110E-16	4.870E-01	MRTmod
833:2007_2	1.279E-10	-2.220E-16	1.674E-01	MRTmod
836:2007_1	5.688E-05	0.000E+00	5.478E-01	MRTmod
836:2007_2	5.113E-11	0.000E+00	5.530E-01	MRTmod
837:2009_1	6.805E-06	1.110E-16	4.083E-01	MRTmod
837:2009_2	-3.816E-10	0.000E+00	2.366E-01	MRTmod
837:2010_1	-1.171E-04	0.000E+00	5.587E-01	MRTmod
837:2010_2	-3.998E-11	0.000E+00	1.034E-01	MRTmod
844:2009_1	-3.896E-05	1.110E-16	3.548E-01	MRTmod
844:2009_2	-1.819E-09	0.000E+00	7.249E-01	MRTmod
845:2009_1	1.961E-04	0.000E+00	7.906E-01	MRTmod
845:2009_2	1.286E-10	-2.220E-16	5.267E-01	MRTmod
846:2009_1	1.848E-05	2.220E-16	4.724E-01	MRTmod
846:2009_2	-1.680E-10	0.000E+00	9.110E-01	MRTmod
867:2008_1	4.555E-05	-2.220E-16	5.436E-01	MRTmod
867:2008_2	6.423E-10	0.000E+00	2.403E-01	MRTmod

Table I.A5: Candidate Cumulative Link Mixed Models to investigate variation in the number of ssHR (sub-seasonal home ranges) (from two to six or more) during the winter and summer periods as a function of the spatial heterogeneity and temporal predictability of resources, with the individual's movement tactic, sex and median sfHR size (log-transformed) as fixed effects and study site as a random effect. Models were ranked using the difference in AIC (ΔAIC) and AIC weights. We only present models with a $\Delta AIC \leq 2$.

Wintering period models	**k**	**AIC**	**ΔAIC**	**AIC weight**
Movement tactic + log(median ssHR size)	7	795.3	0	0.413
Resource heterogeneity + Movement tactic + log(median ssHR size)	8	796.5	1.16	0.231
Movement tactic + Sex + log(median ssHR size)	8	796.7	1.44	0.201
Resource predictability + Movement tactic + log(median ssHR size)	8	797.3	1.97	0.154
Breeding period models	**k**	**AIC**	**ΔAIC**	**AIC weight**
Resource predictability * Sex + log(median ssHR size)	9	837.3	0	0.234
Resource predictability + Sex + log(median ssHR size)	8	838.1	0.77	0.159
Sex + log(median ssHR size)	7	838.2	0.92	0.148
Resource heterogeneity * Sex + Resource predictability * Sex + log(median ssHR size)	11	838.8	1.51	0.11
Resource heterogeneity + Resource predictability * Sex + log(median ssHR size)	10	839.2	1.9	0.09
Resource heterogeneity * Sex + log (median ssHR size)	9	839.3	1.97	0.087
Resource heterogeneity * Sex + Resource predictability + log (median ssHR size)	10	839.3	1.98	0.087
Resource predictability * Sex + Movement tactic + log(median ssHR size)	10	839.3	2	0.086

Table I.A6: Candidate linear mixed-effects models to investigate variation in the log-transformed distance between pairs of sub-seasonal home ranges (sfHR) during the winter and summer periods as a function of spatial heterogeneity and temporal predictability of resources, with the individual's movement tactic, sex and median sfHR size (log-transformed) as fixed effects and study site as a random effect. Models were ranked using the difference in AIC (ΔAIC) and AIC weights. We only present models with a $\Delta AIC \leq 2$.

Wintering period models	**k**	**AIC**	**ΔAIC**	**AIC weight**
Resource heterogeneity * Movement tactic * Sex + log(median ssHR size)	11	619.5	0	0.37
Resource heterogeneity * Movement tactic + Resource heterogeneity * Sex + log(median ssHR size)	9	620.1	0.6	0.274
Resource heterogeneity * Movement tactic * Sex + Resource predictability * Movement tactic + log(median ssHR size)	13	620.6	1.1	0.213
Resource heterogeneity * Movement tactic * Sex + Resource predictability + log(median ssHR size)	12	621.4	1.9	0.143
Breeding period models	**k**	**AIC**	**ΔAIC**	**AIC weight**
Resource predictability + Movement tactic * Sex + log(median ssHR size)	8	628.1	0	0.361
Resource predictability * Sex + Movement tactic * Sex + log(median ssHR size)	9	629.5	1.35	0.184
Resource heterogeneity + Resource predictability + Movement tactic * Sex + log(median ssHR size)	9	629.5	1.42	0.177
Resource predictability + Sex + log(median ssHR size)	6	630	1.86	0.143
Resource predictability * Movement tactic + Sex + log(median ssHR size)	9	630.1	1.96	0.136

Table I.A7: Table of the summary results of the most parsimonious models explaining variation in the number of sub-seasonal functional home ranges (sfHR) and variation in the distance between sfHR during each seasonal period (Coefficient ± SD for each explanatory variable).

	Explanatory variables						
Model	**Heter**	**Pred**	**Tactic**	**Sex**	**Heter * Tactic**	**Heter * Sex**	**Size**
Number of sfHR			-1.233 ±				-1.313 ±
Winter period			0.247				0.296
Number of sfHR				0.584 ±			-1.254 ±
Summer period				0.278			0.305
Distance between	-0.173 ±		0.181 ±	-0.059 ±	0.275 ±	0.240 ±	1.335 ±
sfHR Winter period	0.110		0.090	0.089	0.092	0.091	0.107
Distance between		0.090 ±		-0.544 ±			1.314 ±
sfHR Summer period		0.043		0.104			0.102

Fig. I.A8: Distribution of the number of sub-seasonal home ranges (sfHR) per season (*i.e.* winter period in black / summer period in grey)

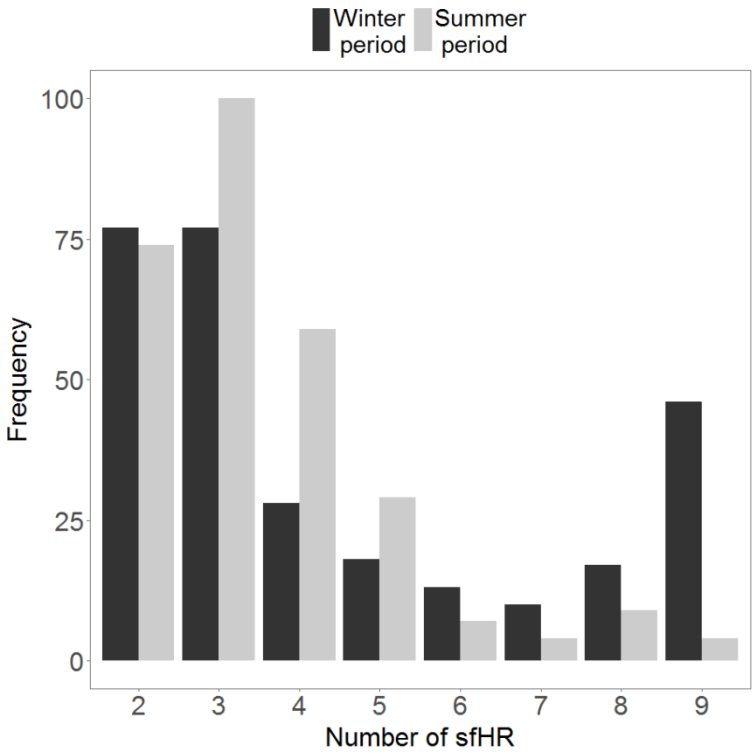


Fig. I.A9: Graphical representation of the best model describing variation in the number of sub-seasonal functional home ranges (sfHR) during the winter period, represented here by the probability of occupying between '2' and '6 or more' sfHR, as a function of movement tactic (a) and the log-transformed sfHR size (b). Dotted lines represent the 95% confidence intervals resulting from the model predictions. We fixed the log-transformed sfHR size at the mean and movement tactic as residency when not represented in the following figures.

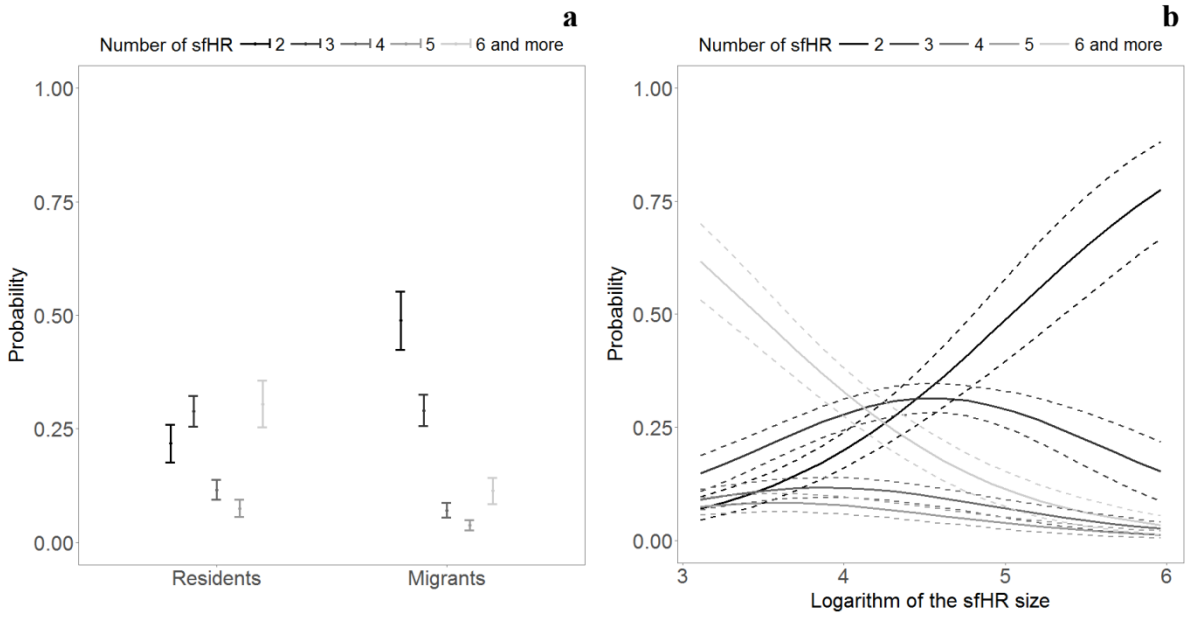
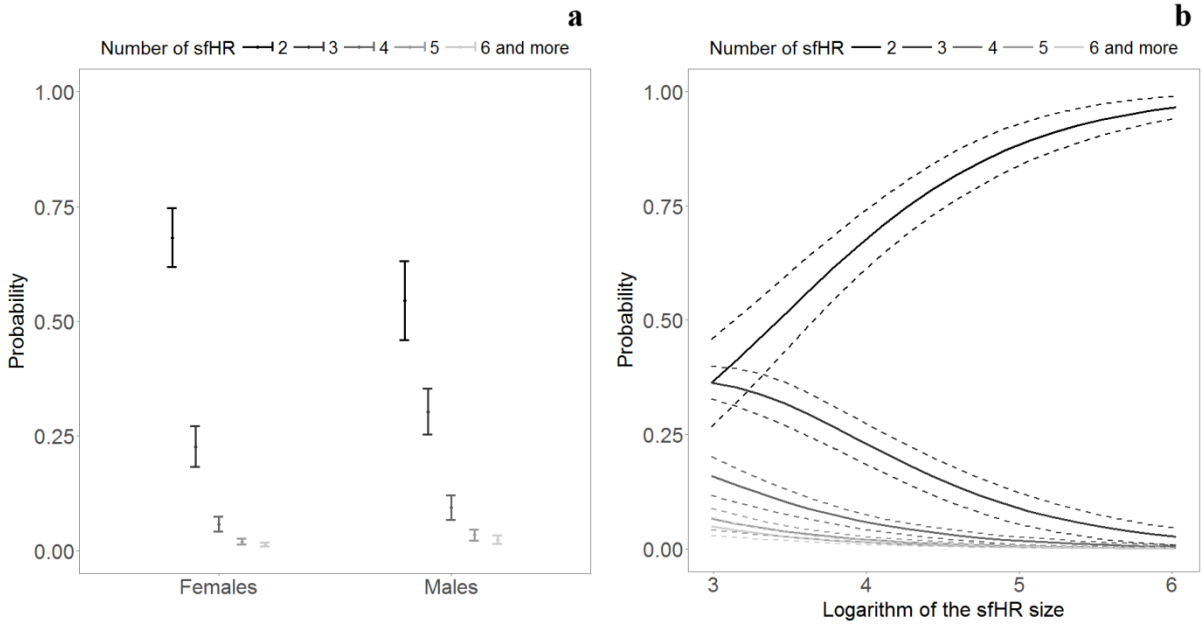


Fig. I.A10: Graphical representation of the best model describing variation in the number of sub-seasonal functional home ranges (sfHR) during the summer period, represented here by the probability of occupying between '2' and '6 or more' sfHR, as a function of sex (a) and the log-transformed sfHR size (b). Dotted lines represent the 95% confidence intervals resulting from the model predictions. We fixed the log-transformed sfHR size at the mean and sex as female when not represented in the following figures.



II.Annexes Chapitre I, partie II

Table II.A1: Critère de corrélation (CC) des modèles décrivant la résidence et l'occupation de plusieurs domaines vitaux sous-saisonniers (sfHR) par saison et par individu. HRmod et HRmod2 correspondent aux modèles décrivant le comportement de résidence, décrits par Börger & Fryxell (2012) et MRTmod correspond au modèle d'occupation de plusieurs sfHR (Eq. I.SI.1). Id correspond à l'individu-saison (par exemple '107:2005_1' correspond à l'individu 107 suivi en 2005 pendant l'hiver). Finalement, BestMod correspond au modèle retenu (i.e. le modèle ayant le CC le plus élevé).

id	CC_HRmod	CC_HRmod2	CC_MRTmod	Modèle retenu
107:2005_1	1.223E-04	0.000E+00	7.686E-01	MRTmod
107:2005_2	3.593E-09	0.000E+00	3.918E-01	MRTmod
11:2010_1	4.132E-05	1.110E-16	9.939E-01	MRTmod
11:2010_2	-4.709E-11	-2.220E-16	8.241E-01	MRTmod
111:2011_1	1.644E-04	2.220E-16	8.105E-01	MRTmod
111:2011_2	-1.293E-08	0.000E+00	2.885E-01	MRTmod
111:2012_1	1.938E-04	0.000E+00	3.545E-01	MRTmod
111:2012_2	-6.487E-10	1.110E-16	2.313E-01	MRTmod
113:2009_1	4.599E-05	0.000E+00	4.269E-01	MRTmod
113:2009_2	1.262E-11	1.110E-16	5.859E-01	MRTmod
116:2009_1	9.038E-05	-2.220E-16	6.043E-01	MRTmod
116:2009_2	-1.124E-12	0.000E+00	4.425E-01	MRTmod
116:2010_1	9.827E-05	-2.220E-16	7.257E-01	MRTmod
116:2010_2	-1.074E-12	0.000E+00	3.549E-01	MRTmod
116:2011_1	1.461E-04	1.110E-16	7.239E-01	MRTmod
116:2011_2	5.735E-13	-2.220E-16	2.031E-01	MRTmod
117:2010_1	8.325E-06	1.110E-16	2.359E-01	MRTmod
117:2010_2	-4.855E-10	-2.220E-16	5.557E-01	MRTmod
117:2011_1	2.634E-05	-2.220E-16	8.753E-01	MRTmod
117:2011_2	1.017E-09	0.000E+00	3.336E-01	MRTmod
119:2006_1	6.484E-05	0.000E+00	9.655E-01	MRTmod
119:2006_2	1.777E-11	1.110E-16	6.085E-01	MRTmod
12:2010_1	8.819E-06	0.000E+00	3.109E-01	MRTmod
12:2010_2	1.489E-10	1.110E-16	4.781E-01	MRTmod
120:2006_1	2.437E-04	1.110E-16	5.691E-01	MRTmod
120:2006_2	-6.164E-12	1.110E-16	2.026E-01	MRTmod
121:2012_1	1.454E-04	0.000E+00	6.521E-01	MRTmod
121:2012_2	-3.011E-12	0.000E+00	1.331E-01	MRTmod
122:2010_1	5.021E-05	0.000E+00	3.572E-01	MRTmod
122:2010_2	-1.031E-10	0.000E+00	3.131E-01	MRTmod
122:2011_1	8.095E-05	1.110E-16	2.777E-01	MRTmod
127:2008_1	5.997E-05	0.000E+00	6.700E-01	MRTmod
127:2008_2	-4.233E-11	-2.220E-16	5.025E-01	MRTmod

id	CC_HRmod	CC_HRmod2	CC_MRTmod	Modèle retenu
128:2006_1	1.949E-04	0.000E+00	3.380E-01	MRTmod
128:2006_2	3.226E-11	0.000E+00	7.631E-01	MRTmod
13:2010_1	6.014E-06	0.000E+00	3.432E-01	MRTmod
13:2010_2	-1.897E-09	0.000E+00	3.385E-01	MRTmod
135:2011_1	5.099E-05	-2.220E-16	4.838E-01	MRTmod
135:2011_2	2.336E-11	0.000E+00	4.644E-01	MRTmod
135:2012_1	1.689E-05	0.000E+00	4.770E-01	MRTmod
135:2012_2	9.215E-15	1.110E-16	6.565E-01	MRTmod
137:2010_1	3.459E-05	-2.220E-16	4.685E-01	MRTmod
137:2010_2	2.742E-11	0.000E+00	2.266E-01	MRTmod
137:2011_1	3.051E-05	-2.220E-16	3.436E-01	MRTmod
137:2011_2	3.780E-10	0.000E+00	1.208E-01	MRTmod
138:2010_1	6.408E-05	-2.220E-16	4.162E-01	MRTmod
138:2010_2	4.528E-08	0.000E+00	4.144E-01	MRTmod
15:2010_1	4.815E-06	0.000E+00	5.629E-01	MRTmod
15:2010_2	-2.831E-11	0.000E+00	7.508E-01	MRTmod
154:2000_1	6.795E-05	1.110E-16	3.108E-01	MRTmod
154:2000_2	4.110E-11	0.000E+00	4.581E-01	MRTmod
155:1999_1	7.863E-05	0.000E+00	7.469E-01	MRTmod
160:1999_1	4.560E-05	0.000E+00	8.604E-01	MRTmod
160:1999_2	3.527E-10	0.000E+00	6.312E-01	MRTmod
164:2007_1	1.323E-05	0.000E+00	5.613E-01	MRTmod
164:2007_2	6.798E-11	-2.220E-16	6.882E-01	MRTmod
18:2010_1	3.549E-05	0.000E+00	9.964E-01	MRTmod
18:2010_2	-2.640E-11	0.000E+00	1.303E-01	MRTmod
2:2010_1	3.917E-05	0.000E+00	3.600E-01	MRTmod
2:2010_2	-8.580E-11	0.000E+00	2.696E-01	MRTmod
20:2010_1	4.771E-06	1.110E-16	2.375E-01	MRTmod
20:2010_2	-8.107E-11	0.000E+00	2.683E-01	MRTmod
26:2009_1	6.180E-05	0.000E+00	7.725E-01	MRTmod
26:2009_2	1.365E-11	-2.220E-16	4.049E-01	MRTmod
26:2010_1	6.490E-05	-2.220E-16	5.899E-01	MRTmod
26:2010_2	-9.033E-13	0.000E+00	6.565E-01	MRTmod
288:2009_1	2.057E-05	2.220E-16	7.484E-01	MRTmod
288:2009_2	-1.056E-11	0.000E+00	2.724E-01	MRTmod
293:2009_1	2.760E-05	0.000E+00	7.697E-01	MRTmod
293:2009_2	-5.773E-15	-2.220E-16	1.622E-01	MRTmod
295:2011_1	1.298E-04	0.000E+00	2.595E-01	MRTmod
295:2011_2	1.383E-09	0.000E+00	5.618E-01	MRTmod
297:2008_1	2.905E-05	0.000E+00	7.024E-01	MRTmod
297:2008_2	-1.672E-11	2.220E-16	1.211E-01	MRTmod
3:2010_1	2.044E-05	-2.220E-16	5.384E-01	MRTmod
3:2010_2	3.830E-12	-2.220E-16	3.848E-01	MRTmod
30:2005_1	-2.302E-05	0.000E+00	5.819E-01	MRTmod
30:2005_2	3.680E-09	0.000E+00	5.199E-01	MRTmod

id	CC_HRmod	CC_HRmod2	CC_MRTmod	Modèle retenu
300:2011_1	4.048E-05	0.000E+00	6.362E-01	MRTmod
300:2011_2	8.152E-12	0.000E+00	4.893E-01	MRTmod
306:2011_1	5.116E-05	0.000E+00	4.639E-01	MRTmod
306:2011_2	1.721E-11	0.000E+00	5.696E-02	MRTmod
309:2013_1	-6.503E-07	0.000E+00	4.398E-01	MRTmod
309:2013_2	9.737E-10	1.110E-16	6.064E-01	MRTmod
31:2005_1	7.182E-05	0.000E+00	8.157E-01	MRTmod
31:2005_2	1.140E-08	1.110E-16	5.117E-01	MRTmod
312:2008_1	1.361E-05	-2.220E-16	7.352E-01	MRTmod
312:2008_2	-1.776E-11	1.110E-16	2.463E-01	MRTmod
314:2003_1	3.403E-05	0.000E+00	7.915E-01	MRTmod
314:2003_2	9.794E-12	0.000E+00	4.131E-01	MRTmod
33:2010_1	2.361E-05	0.000E+00	8.692E-01	MRTmod
33:2010_2	-3.830E-10	0.000E+00	8.748E-01	MRTmod
351:2011_1	5.494E-05	0.000E+00	8.480E-01	MRTmod
351:2011_2	-4.887E-11	-2.220E-16	3.397E-01	MRTmod
367:2009_1	3.256E-05	-2.220E-16	1.634E-01	MRTmod
367:2009_2	-1.418E-10	-2.220E-16	2.066E-01	MRTmod
369:2008_1	3.755E-05	1.110E-16	5.535E-01	MRTmod
369:2008_2	-4.261E-12	0.000E+00	2.501E-01	MRTmod
375:2006_1	3.530E-05	0.000E+00	4.155E-01	MRTmod
375:2006_2	-1.023E-10	0.000E+00	3.980E-01	MRTmod
376:2012_1	3.312E-07	2.220E-16	6.720E-01	MRTmod
376:2012_2	-1.213E-10	0.000E+00	3.921E-01	MRTmod
387:2013_1	4.919E-06	0.000E+00	1.996E-01	MRTmod
387:2013_2	-4.604E-11	-2.220E-16	1.971E-01	MRTmod
390:2013_1	1.973E-05	1.110E-16	5.781E-01	MRTmod
390:2013_2	2.335E-11	0.000E+00	4.553E-01	MRTmod
391:2013_1	-5.801E-06	0.000E+00	3.154E-01	MRTmod
391:2013_2	1.463E-11	0.000E+00	2.687E-01	MRTmod
401:2010_1	1.456E-04	0.000E+00	7.814E-01	MRTmod
401:2010_2	-1.122E-11	1.110E-16	4.943E-01	MRTmod
402:2010_1	1.442E-04	1.110E-16	6.926E-01	MRTmod
402:2010_2	-5.748E-10	0.000E+00	1.649E-01	MRTmod
403:2011_1	4.277E-05	0.000E+00	1.466E-01	MRTmod
403:2011_2	5.655E-07	0.000E+00	4.794E-01	MRTmod
405:2011_1	8.664E-06	-2.220E-16	5.344E-01	MRTmod
405:2011_2	2.435E-10	0.000E+00	2.370E-01	MRTmod
406:2011_1	9.168E-05	0.000E+00	3.842E-01	MRTmod
406:2011_2	-3.040E-08	0.000E+00	5.432E-01	MRTmod
408:2007_1	-6.855E-05	0.000E+00	4.742E-01	MRTmod
408:2007_2	-3.942E-12	0.000E+00	4.645E-01	MRTmod
409:2008_1	3.208E-05	0.000E+00	2.736E-01	MRTmod
409:2008_2	-3.112E-08	0.000E+00	4.527E-01	MRTmod
41:2010_1	4.669E-05	-2.220E-16	4.390E-01	MRTmod

id	CC_HRmod	CC_HRmod2	CC_MRTmod	Modèle retenu
41:2010_2	6.820E-09	2.220E-16	4.276E-01	MRTmod
410:2008_1	5.450E-06	0.000E+00	5.372E-01	MRTmod
410:2008_2	-2.220E-16	-2.220E-16	3.235E-01	MRTmod
412:2008_1	5.144E-04	0.000E+00	3.258E-01	MRTmod
412:2008_2	9.634E-06	0.000E+00	3.094E-01	MRTmod
413:2008_1	7.936E-05	-2.220E-16	9.852E-01	MRTmod
413:2008_2	-8.087E-11	0.000E+00	1.657E-01	MRTmod
413:2009_1	-4.127E-05	0.000E+00	3.145E-01	MRTmod
413:2009_2	-2.950E-11	0.000E+00	5.357E-01	MRTmod
415:2009_1	7.169E-05	-2.220E-16	5.959E-01	MRTmod
415:2009_2	4.574E-12	0.000E+00	4.824E-01	MRTmod
416:2009_1	1.395E-04	0.000E+00	9.790E-01	MRTmod
416:2009_2	8.140E-10	-2.220E-16	7.782E-01	MRTmod
417:2009_1	6.201E-05	-2.220E-16	1.494E-01	MRTmod
417:2009_2	-1.080E-11	2.220E-16	6.553E-01	MRTmod
420:2006_1	-2.469E-05	0.000E+00	3.434E-01	MRTmod
420:2006_2	1.143E-11	-2.220E-16	4.985E-01	MRTmod
420:2007_1	-6.671E-05	1.110E-16	2.438E-01	MRTmod
420:2007_2	7.950E-12	1.110E-16	1.148E-01	MRTmod
420:2008_1	1.078E-04	-2.220E-16	4.426E-01	MRTmod
420:2008_2	-4.158E-11	0.000E+00	2.163E-01	MRTmod
421:2009_1	1.936E-04	0.000E+00	1.728E-01	MRTmod
421:2009_2	1.032E-11	0.000E+00	2.093E-01	MRTmod
424:2012_1	1.231E-04	0.000E+00	2.460E-01	MRTmod
424:2012_2	1.155E-09	0.000E+00	5.066E-01	MRTmod
424:2013_1	1.048E-04	0.000E+00	3.809E-01	MRTmod
424:2013_2	8.882E-16	0.000E+00	5.413E-01	MRTmod
427:2009_1	4.031E-04	0.000E+00	4.829E-01	MRTmod
427:2009_2	2.903E-12	0.000E+00	3.259E-01	MRTmod
428:2009_1	1.628E-04	1.110E-16	3.899E-01	MRTmod
428:2009_2	2.343E-14	0.000E+00	3.207E-01	MRTmod
430:2007_1	1.578E-04	-2.220E-16	4.272E-01	MRTmod
430:2007_2	1.496E-12	0.000E+00	5.128E-01	MRTmod
430:2008_1	-3.341E-05	0.000E+00	4.635E-01	MRTmod
430:2008_2	2.256E-12	0.000E+00	2.582E-01	MRTmod
431:2007_1	-1.004E-04	0.000E+00	4.737E-01	MRTmod
431:2007_2	3.732E-10	0.000E+00	2.841E-01	MRTmod
431:2008_1	2.942E-05	0.000E+00	8.057E-01	MRTmod
431:2008_2	-5.263E-12	1.110E-16	3.406E-01	MRTmod
432:2007_1	5.256E-05	0.000E+00	3.677E-01	MRTmod
432:2007_2	2.077E-11	-2.220E-16	2.325E-01	MRTmod
433:2007_1	9.874E-05	0.000E+00	3.465E-01	MRTmod
433:2007_2	7.660E-12	1.110E-16	3.823E-01	MRTmod
433:2008_1	7.178E-05	0.000E+00	5.767E-01	MRTmod
433:2008_2	-3.244E-11	0.000E+00	2.693E-01	MRTmod

id	CC_HRmod	CC_HRmod2	CC_MRTmod	Modèle retenu
434:2007_1	3.228E-05	1.110E-16	2.271E-01	MRTmod
434:2007_2	5.999E-12	0.000E+00	2.435E-01	MRTmod
434:2008_1	1.554E-04	2.220E-16	1.681E-01	MRTmod
434:2008_2	1.391E-11	0.000E+00	1.285E-01	MRTmod
435:2007_1	2.186E-05	-2.220E-16	2.397E-01	MRTmod
435:2007_2	5.369E-12	2.220E-16	2.598E-01	MRTmod
435:2008_1	1.332E-05	0.000E+00	1.935E-01	MRTmod
435:2008_2	-8.223E-11	0.000E+00	3.671E-01	MRTmod
437:2007_1	4.300E-04	0.000E+00	5.544E-01	MRTmod
437:2007_2	-2.220E-16	1.110E-16	2.065E-01	MRTmod
437:2008_1	3.676E-05	0.000E+00	8.254E-01	MRTmod
437:2008_2	7.772E-16	-2.220E-16	3.299E-01	MRTmod
438:2007_1	-2.147E-05	0.000E+00	7.452E-01	MRTmod
438:2007_2	1.110E-16	0.000E+00	4.849E-01	MRTmod
438:2008_1	-1.426E-05	-2.220E-16	6.426E-01	MRTmod
438:2008_2	0.000E+00	0.000E+00	1.998E-01	MRTmod
441:2009_1	1.267E-04	0.000E+00	6.473E-01	MRTmod
441:2009_2	-9.996E-07	0.000E+00	6.429E-01	MRTmod
444:2010_1	1.324E-04	0.000E+00	5.212E-01	MRTmod
444:2010_2	1.151E-08	0.000E+00	1.951E-01	MRTmod
445:2010_1	9.828E-05	2.220E-16	7.053E-01	MRTmod
445:2010_2	-3.042E-14	0.000E+00	2.116E-01	MRTmod
446:2010_1	4.994E-05	0.000E+00	5.537E-01	MRTmod
446:2010_2	8.075E-12	-2.220E-16	3.812E-01	MRTmod
448:2010_1	1.213E-04	-2.220E-16	5.765E-01	MRTmod
448:2010_2	5.271E-12	2.220E-16	7.862E-02	MRTmod
448:2011_1	1.190E-04	0.000E+00	1.768E-01	MRTmod
448:2011_2	1.331E-12	1.110E-16	6.234E-02	MRTmod
448:2012_1	1.047E-04	0.000E+00	4.161E-01	MRTmod
448:2012_2	4.630E-12	0.000E+00	1.828E-01	MRTmod
449:2009_1	7.566E-05	2.220E-16	4.640E-01	MRTmod
449:2009_2	5.145E-13	0.000E+00	6.193E-01	MRTmod
449:2010_1	1.995E-05	0.000E+00	7.713E-01	MRTmod
449:2010_2	3.331E-16	0.000E+00	4.313E-01	MRTmod
450:2009_1	-1.007E-04	0.000E+00	5.688E-01	MRTmod
450:2009_2	9.257E-10	0.000E+00	1.777E-01	MRTmod
451:2010_1	4.498E-05	0.000E+00	3.865E-01	MRTmod
451:2010_2	2.766E-11	1.110E-16	1.287E-01	MRTmod
451:2011_1	-5.948E-05	1.110E-16	2.775E-01	MRTmod
451:2011_2	1.031E-12	0.000E+00	6.741E-01	MRTmod
452:2010_1	2.455E-04	0.000E+00	3.677E-01	MRTmod
452:2010_2	2.865E-07	0.000E+00	4.034E-01	MRTmod
458:2010_1	2.995E-05	0.000E+00	5.624E-01	MRTmod
458:2010_2	7.440E-12	1.110E-16	7.166E-01	MRTmod
458:2011_1	1.622E-05	1.110E-16	2.732E-01	MRTmod

id	CC_HRmod	CC_HRmod2	CC_MRTmod	Modèle retenu
458:2011_2	2.832E-13	0.000E+00	2.349E-01	MRTmod
459:2011_1	8.646E-05	0.000E+00	3.203E-01	MRTmod
459:2011_2	-1.027E-11	0.000E+00	3.967E-01	MRTmod
459:2012_1	3.933E-05	0.000E+00	5.125E-01	MRTmod
459:2012_2	-3.769E-11	0.000E+00	8.533E-01	MRTmod
46:2005_1	6.746E-05	0.000E+00	8.182E-01	MRTmod
46:2005_2	9.779E-10	0.000E+00	4.457E-01	MRTmod
461:2011_1	1.204E-04	-2.220E-16	6.130E-01	MRTmod
461:2011_2	5.029E-10	0.000E+00	7.672E-01	MRTmod
462:2010_1	6.436E-05	0.000E+00	2.872E-01	MRTmod
462:2010_2	1.363E-11	1.110E-16	4.385E-01	MRTmod
464:2010_1	3.412E-04	0.000E+00	6.656E-02	MRTmod
464:2010_2	-5.389E-08	0.000E+00	8.161E-01	MRTmod
472:2006_1	1.104E-05	0.000E+00	6.423E-01	MRTmod
472:2006_2	-1.106E-09	0.000E+00	6.331E-01	MRTmod
477:2007_1	1.669E-04	0.000E+00	3.805E-01	MRTmod
477:2007_2	7.123E-11	-2.220E-16	4.339E-01	MRTmod
478:2007_1	4.367E-05	0.000E+00	4.939E-01	MRTmod
478:2007_2	-2.554E-14	0.000E+00	4.060E-01	MRTmod
479:2007_1	1.469E-04	0.000E+00	4.610E-01	MRTmod
479:2007_2	-6.881E-12	0.000E+00	1.972E-01	MRTmod
481:2007_1	3.676E-05	-2.220E-16	4.819E-01	MRTmod
481:2007_2	6.095E-14	0.000E+00	3.783E-01	MRTmod
483:2007_1	2.144E-05	0.000E+00	2.098E-01	MRTmod
483:2007_2	-2.286E-09	0.000E+00	3.772E-01	MRTmod
485:2007_1	-4.719E-05	2.220E-16	2.195E-01	MRTmod
485:2007_2	-1.833E-11	0.000E+00	1.736E-01	MRTmod
485:2008_1	8.866E-05	-2.220E-16	2.849E-01	MRTmod
485:2008_2	8.800E-12	2.220E-16	2.826E-01	MRTmod
486:2007_1	2.758E-04	0.000E+00	3.667E-01	MRTmod
486:2007_2	2.445E-11	0.000E+00	1.855E-01	MRTmod
487:2010_1	-2.837E-05	1.110E-16	5.482E-01	MRTmod
487:2010_2	3.442E-11	-2.220E-16	4.558E-01	MRTmod
487:2011_1	-3.337E-05	0.000E+00	6.717E-01	MRTmod
487:2011_2	1.437E-11	0.000E+00	8.485E-01	MRTmod
487:2012_1	1.777E-04	0.000E+00	6.555E-01	MRTmod
487:2012_2	2.066E-11	1.110E-16	8.010E-01	MRTmod
489:2011_1	3.426E-04	0.000E+00	4.796E-01	MRTmod
489:2011_2	3.087E-10	0.000E+00	2.914E-01	MRTmod
490:2011_1	-1.202E-05	1.110E-16	1.044E-01	MRTmod
490:2011_2	-6.180E-08	2.220E-16	6.971E-01	MRTmod
493:2011_1	8.985E-05	0.000E+00	6.704E-01	MRTmod
493:2011_2	1.520E-12	0.000E+00	1.460E-01	MRTmod
493:2013_1	2.785E-04	0.000E+00	5.579E-01	MRTmod
493:2013_2	-1.404E-09	0.000E+00	8.631E-01	MRTmod

id	CC_HRmod	CC_HRmod2	CC_MRTmod	Modèle retenu
496:2013_1	9.427E-05	1.110E-16	3.968E-01	MRTmod
496:2013_2	0.000E+00	-2.220E-16	1.646E-01	MRTmod
499:2013_1	1.932E-04	0.000E+00	7.273E-01	MRTmod
499:2013_2	-2.642E-08	0.000E+00	4.612E-01	MRTmod
499:2014_1	1.323E-04	0.000E+00	2.487E-01	MRTmod
499:2014_2	7.943E-07	0.000E+00	2.815E-01	MRTmod
5:2010_1	2.609E-05	-2.220E-16	2.406E-01	MRTmod
5:2010_2	3.826E-10	0.000E+00	7.223E-01	MRTmod
500:2013_1	2.434E-04	-2.220E-16	7.935E-01	MRTmod
500:2013_2	-2.518E-13	0.000E+00	1.951E-01	MRTmod
500:2014_1	2.453E-04	0.000E+00	8.563E-01	MRTmod
500:2014_2	-2.039E-11	0.000E+00	2.876E-01	MRTmod
6:2010_1	1.060E-04	0.000E+00	8.826E-01	MRTmod
6:2010_2	1.785E-11	0.000E+00	3.756E-01	MRTmod
7:2010_1	2.531E-05	0.000E+00	2.558E-01	MRTmod
7:2010_2	-3.920E-10	0.000E+00	4.081E-01	MRTmod
78:2005_1	9.252E-05	0.000E+00	6.608E-01	MRTmod
78:2005_2	1.638E-08	0.000E+00	4.508E-01	MRTmod
8:2010_1	1.162E-05	-2.220E-16	5.749E-01	MRTmod
8:2010_2	8.910E-10	0.000E+00	3.806E-01	MRTmod
84:2005_1	1.741E-05	0.000E+00	9.829E-01	MRTmod
84:2005_2	4.673E-11	-2.220E-16	9.721E-01	MRTmod
9:2010_1	7.324E-06	-2.220E-16	5.116E-01	MRTmod
9:2010_2	-8.127E-10	2.220E-16	7.014E-01	MRTmod
94:2005_1	-2.778E-05	0.000E+00	4.077E-01	MRTmod
94:2005_2	-1.625E-12	0.000E+00	3.659E-01	MRTmod
96:2008_1	6.335E-05	0.000E+00	9.723E-01	MRTmod
96:2008_2	1.113E-09	0.000E+00	2.435E-01	MRTmod
99:2005_1	-1.543E-06	0.000E+00	8.328E-01	MRTmod
99:2005_2	3.980E-11	0.000E+00	5.163E-01	MRTmod

Table II.A2: Modèles de régression logistique ordinale (clm) de la variation du nombre de domaines vitaux sous-saisonniers (sfHR) (entre 2 et 6 et plus) pendant la période hivernale et estivale en fonction de l'hétérogénéité spatiale et de la prévisibilité temporelle des ressources, de la tactique annuelle de mouvement (*i.e.* résidence vs migration), du sexe et de la surface médiane des sfHR (logarithme). Les modèles ont été classés en se basant sur le critère d'information d'Akaike (AIC, Burnham & Anderson, 2002) et le poids d'Akaike, donnant la probabilité que le modèle soit le meilleur. Ne sont présentés ici que les modèles dont le ΔAIC ≤ 2.

Modèles de la période hivernale	**k**	**AIC**	**ΔAIC**	**Poids d'Akaike**
log(surface médiane des sfHR)	5	426	0	0.274
Tactique de mouvement + log(surface médiane des sfHR)	6	426	0.9	0.176
1	4	427	1.1	0.156
Prévisibilité des ressources + log(surface médiane des sfHR)	6	427	1.2	0.153
Sexe + log(surface médiane des sfHR)	6	427	1.5	0.128
Hétérogénéité des ressources + log(surface médiane des sfHR)	6	427	1.8	0.114

Modèles de la période estivale	**k**	**AIC**	**ΔAIC**	**Poids d'Akaike**
1	4	416	0	0.127
log(surface médiane des sfHR)	5	416	0	0.126
Prévisibilité des ressources + log(surface médiane des sfHR)	6	417	0.4	0.104
Sexe	5	417	0.4	0.102
Sexe + log(surface médiane des sfHR)	6	417	0.6	0.094
Prévisibilité des ressources	5	417	1	0.076
Hétérogénéité des ressources + log(surface médiane des sfHR)	6	418	1.4	0.064
Prévisibilité des ressources + Sexe + log(surface médiane des sfHR)	7	418	1.6	0.058
Hétérogénéité des ressources + Prévisibilité des ressources + log(surface médiane des sfHR)	7	418	1.8	0.053
Hétérogénéité des ressources	5	418	1.9	0.05
Prévisibilité des ressources + Sexe	6	418	1.9	0.049
Tactique de mouvement	5	418	1.9	0.049
Tactique de mouvement + log(surface médiane des sfHR)	6	418	2	0.048

Table II.A3: Modèles linéaires généralisés (glm) de la variation du logarithme de la distance entre domaines vitaux sous-saisonniers (sfHR) pendant la période hivernale et estivale en fonction de l'hétérogénéité spatiale et de la prévisibilité temporelle des ressources, de la tactique annuelle de mouvement (i.e. résidence vs migration), du sexe et de la surface médiane des sfHR (logarithme). Les modèles ont été classés en se basant sur le critère d'information d'Akaike (AIC, Burnham & Anderson, 2002) et le poids d'Akaike, donnant la probabilité que le modèle soit le meilleur. Ne sont présentés ici que les modèles dont le ΔAIC ≤ 2.

Modèles de la période hivernale	**k**	**AIC**	**ΔAIC**	**Poids d'Akaike**
Hétérogénéité des ressources + Prévisibilité des ressources + Sexe + log(surface médiane des sfHR)	6	365	0	0.113
Hétérogénéité des ressources + Prévisibilité des ressources + log(surface médiane des sfHR)	5	365	0.1	0.107
Hétérogénéité des ressources * Tactique de mouvement + Prévisibilité des ressources + log(surface médiane des sfHR)	7	366	0.6	0.085
Hétérogénéité des ressources * Tactique de mouvement + Prévisibilité des ressources * Tactique de mouvement + log(surface médiane des sfHR)	8	366	0.6	0.085
Hétérogénéité des ressources + Prévisibilité des ressources + Tactique de mouvement + log(surface médiane des sfHR)	6	366	1.2	0.061
Hétérogénéité des ressources + Sexe + log(surface médiane des sfHR)	5	366	1.3	0.059
Prévisibilité des ressources + Sexe + log(surface médiane des sfHR)	5	366	1.3	0.059
Hétérogénéité des ressources * Tactique de mouvement + Prévisibilité des ressources * Tactique de mouvement + Sexe + log(surface médiane des sfHR)	9	366	1.5	0.054
Hétérogénéité des ressources * Tactique de mouvement + Prévisibilité des ressources + Sexe + log(surface médiane des sfHR)	8	367	1.6	0.052
Prévisibilité des ressources + log(surface médiane des sfHR)	4	367	1.6	0.051
Hétérogénéité des ressources + Prévisibilité des ressources + Tactique de mouvement + Sexe + log(surface médiane des sfHR)	7	367	1.7	0.048
Hétérogénéité des ressources + Prévisibilité des ressources * Tactique de mouvement + log(surface médiane des sfHR)	7	367	1.7	0.048
Hétérogénéité des ressources + Prévisibilité des ressources * Sexe + log(surface médiane des sfHR)	7	367	1.8	0.046
Hétérogénéité des ressources + log(surface médiane des	4	367	1.8	0.046

sfHR)				
Prévisibilité des ressources + Tactique de mouvement + log(surface médiane des sfHR)	5	367	1.9	0.044
Hétérogénéité des ressources * Sexe + Prévisibilité des ressources + log(surface médiane des sfHR)	7	367	2	0.042

Modèles de la période estivale	**k**	**AIC**	**ΔAIC**	**Poids d'Akaike**
Prévisibilité des ressources * Sexe + log(surface médiane des sfHR)	6	296	0	0.138
Prévisibilité des ressources + log(surface médiane des sfHR)	4	296	0.1	0.133
Prévisibilité des ressources + Sexe + log(surface médiane des sfHR)	5	296	0.2	0.125
Prévisibilité des ressources * Sexe + Prévisibilité des ressources * Tactique de mouvement + log(surface médiane des sfHR)	8	296	0.3	0.121
Prévisibilité des ressources + Tactique de mouvement + log(surface médiane des sfHR)	5	297	0.7	0.095
Prévisibilité des ressources * Tactique de mouvement + log(surface médiane des sfHR)	6	297	0.9	0.087
Prévisibilité des ressources * Sexe + Tactique de mouvement + log(surface médiane des sfHR)	7	297	1.1	0.081
Prévisibilité des ressources + Tactique de mouvement + Sexe + log(surface médiane des sfHR)	6	297	1.6	0.062
Prévisibilité des ressources * Tactique de mouvement * Sexe + log(surface médiane des sfHR)	10	298	1.8	0.055
Hétérogénéité des ressources + Prévisibilité des ressources + log(surface médiane des sfHR)	5	298	2	0.051
Hétérogénéiété des ressources + Prévisibilité des ressources * sexe + log(surface médiane des sfHR)	7	298	2	0.051

Table II.A4: Résumé des résultats des modèles les plus parcimonieux expliquant la variation du logarithme de la distance entre les domaines vitaux sous-saisonniers (sfHR) durant chaque période saisonnière en fonction de la prévisibilité des ressources (Prévisibilité) et de la surface médiane des sfHR (Surface) (coefficient ± SD pour chaque variable explicative). Les critères de sélection du modèle sont le nombre de paramètres du modèle (k), le critère d'information d'Akaike (AIC, Burnham & Anderson, 2002), le delta AIC (ΔAIC) et le poids d'Akaike, donnant la probabilité que le modèle retenu soit le meilleur.

			Critères de sélection			
Modèle	**Prévisibilité**	**Surface**	**k**	**AIC**	**ΔAIC**	**Poids d'Akaike**
Distance entre sfHR période hivernale	0.131 ± 0.07	1.051 ± 0.14	4	366.58	1.58	0.051
Distance entre sfHR période estivale	-0.135 ± 0.06	1.076 ± 0.14	4	295.87	0.07	0.133

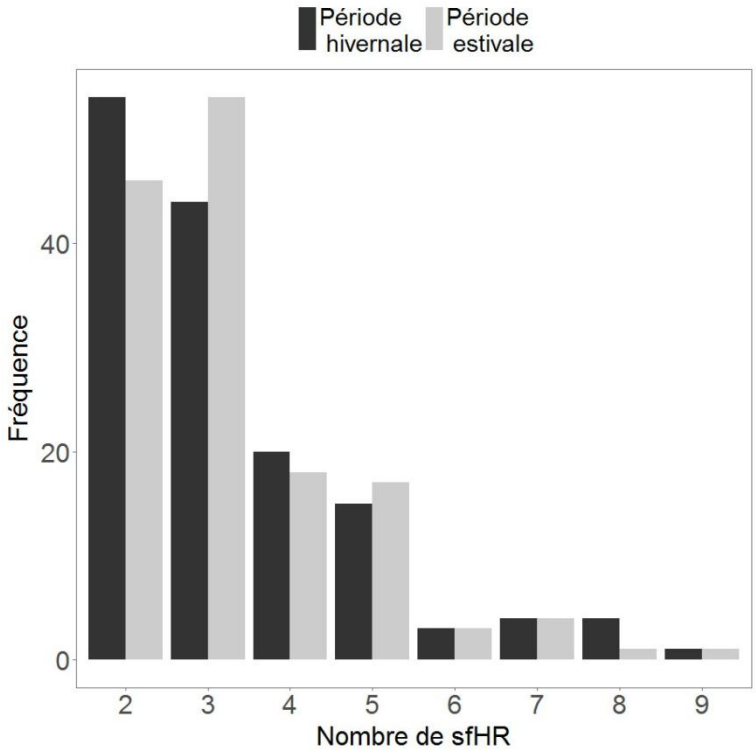


Fig. II.A5: Distribution du nombre de domaines vitaux sous-saisonniers (sfHR) par saison (*i.e.* période hivernale en noire et période estivale en gris)

III. Annexes Chapitre III

III.1. Statistical analyses

We removed individuals in forested sector from the analyses, since forest habitat is less described than open habitat in our study area. Indeed, indexes of resource heterogeneity as Simpson's diversity index is largely influenced by open habitat rather than forested habitat, edge density is also largely influenced by the definition of open habitat, while edges are less described in forested habitat. We then considered 32 males and 54 females, a total of 86 individuals occupying, all together, 724 sfHR.

We reproduced the analysis performed in this study, but, for this analyses, we did not considered a three-way interaction among sex, day length and sector, because forested sector have been removed from the analysis and we did not really expected a difference in plant phenology between mixed and open sector. We then included a two-way interaction between sex and day length instead. We proceeded to simplify the complete model by successive withdrawal of all terms to obtain simplest models. Finally, we used the Akaike's information criterion (AIC; Burnham & Anderson, 1998) to select the model with the most support among the models constructed a priori. We retained the most parsimonious model, *i.e.* the model with the lowest AIC and the lowest number of parameters. The analyses were made in R version 3.1.2 (R Development Core Team, 2014).

III.2. Results

Results from analyses which did not comprise individuals living in forested environment were similar to results from analyses considering all the 106 individuals. Indeed, the best supported model of the log-transformed sfHR size also included the three indexes of resource heterogeneity and the two-way interaction between day length and sex (ΔAIC = 0, AIC weight = 0.458, df = 9) (Table S1). Effects of each variables were identical, that is to say that sfHR size decreased with an increase in edge density and increase with an increase in Simpson's diversity index (SIDI) and NDVI's heterogeneity (Fig. S2). Finally, in accordance with the previous results, sfHR size decreased with an increase in day length for females, while for males, sfHR size did not vary in relation to day length (Fig. S3).

Table III.A1: The best models and the Null model describing variation in log-transformed sfHR size as a function of the four two-way interactions between edge density (ED) and sex, Simpson's diversity index (SIDI) and sex, heterogeneity and constancy of the NDVI (NDVI hetero and NDVI const respectively) and sex, the annual movement tactic (MT), and the three way interaction among sex, sector and day length. AIC is the value of the Akaike's information criterion and K is the number of estimated parameters for each model. The retained model from model selection is the third in the list in bold. We only present here the models with the ΔAIC ≤ 2.

Variables	k	AIC	ΔAIC	AIC weight
Edge density + Simpson's diversity Index + NDVI's heterogeneity + sex * day length	9	363.6	0	0.458
Edge density + Simpson's diversity Index + NDVI's heterogeneity + sex * day length + annual movement tactic	10	364.92	1.32	0.237
Edge density + Simpson's diversity Index + NDVI's heterogeneity + NDVI's predictability + sex * day length	10	365.24	1.64	0.201
1	3	622.42	258.82	0

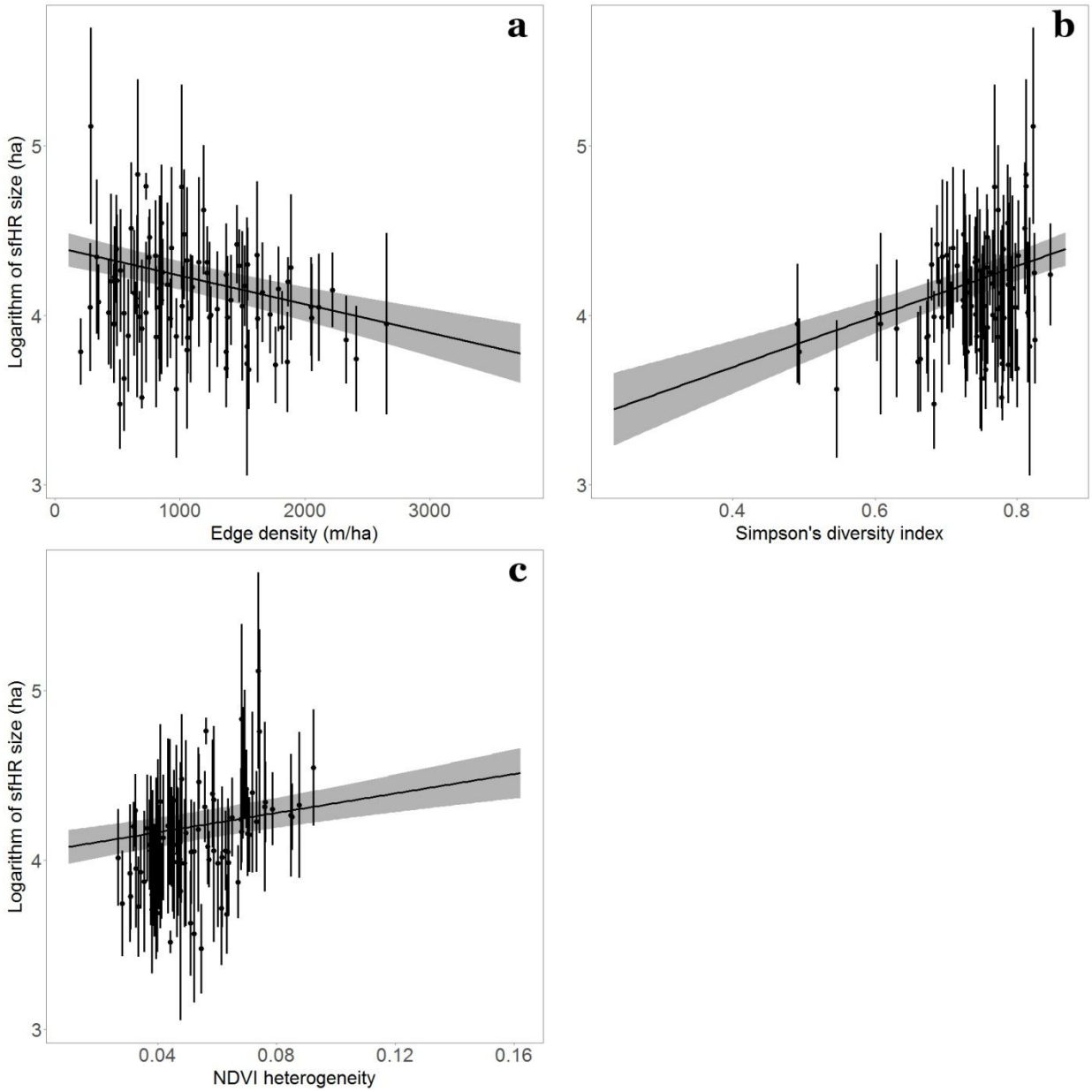


Fig. III.A2: Graphical representation of the effect of three indexes of heterogeneity in resource distribution on log-transformed sfHR size: edge density between forested and open habitats (a), Simpson's diversity index (SIDI) (b) and NDVI heterogeneity (c). The lines represent predictions derived from the most parsimonious model explaining variation in sfHR size (with the 95% confidence intervals in grey shading).The points (and error bars) are the mean (and standard deviation) of log-transformed sfHR size for each individual. We fixed each of the other indices of resource heterogeneity and day length to their values mean and the sex to male when not represented in the figures.

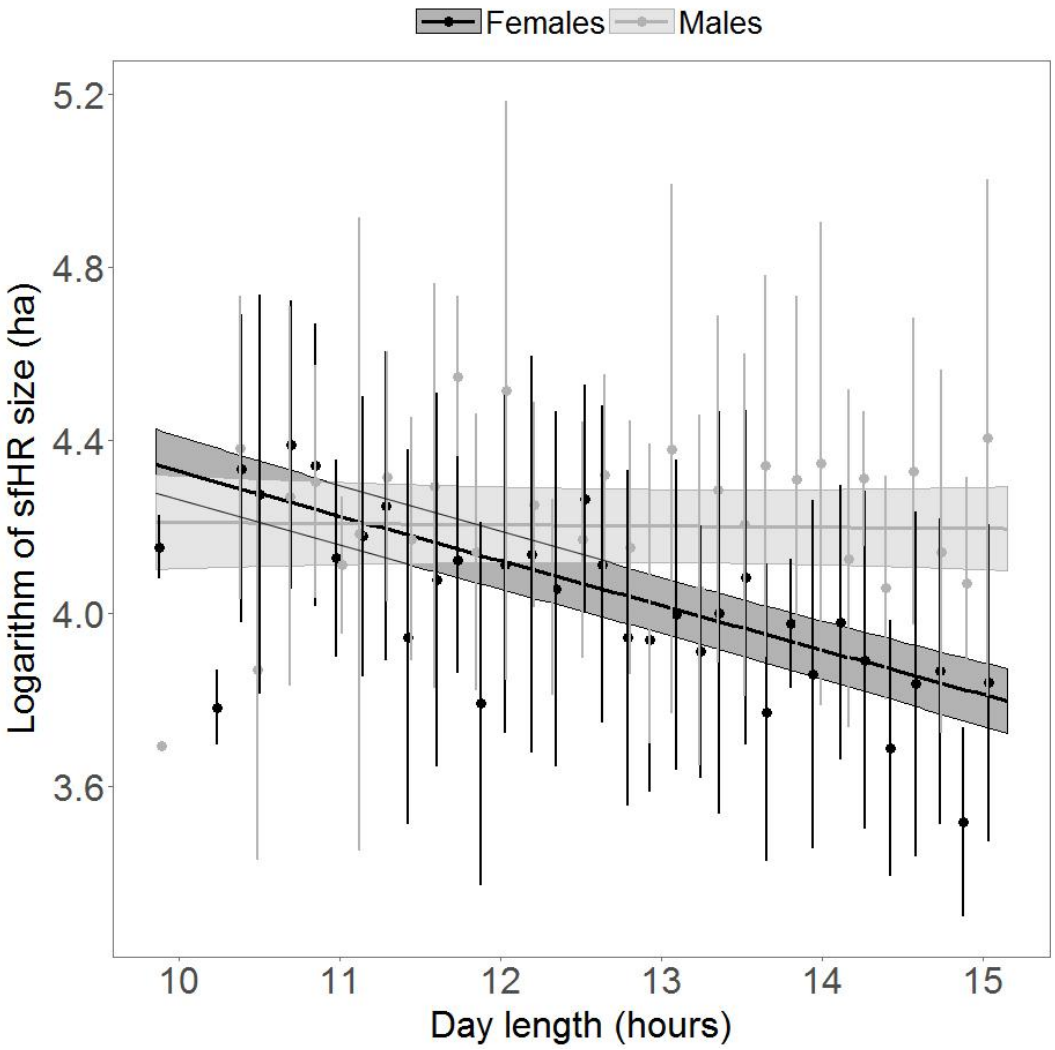


Fig. III.A3: Variation in log-transformed sfHR size in males (grey) and females (dark) in relation to day length. The lines represent predictions derived from the most parsimonious model explaining variation in sfHR size (with the 95% confidence intervals in grey shading). To better visualize the raw data, we divided day length into 35 equal classes; the points (and error bars) are the mean log-transformed sfHR size (with standard deviation) for each of the 35 classes. To control for the effects of the other covariates in the retained model, we fixed each covariate to its mean value for indices of heterogeneity in resource distribution.

IV. Annexes IV

Étude réalisée dans le cadre de mon stage de deuxième année de Master Biodiversité, Écologie et Évolution, à l'Université de Toulouse 3, Paul Sabatier. Cette étude a donné lieu à un article soumis dans *Ecography, Oecologia* puis *Oikos*. Après trois rejets, nous n'avons pas poursuivi la soumission de cet article afin de concentrer le temps sur la réalisation de ces travaux de thèse.

The use of a multi-range tactic to cope with the heterogeneity and unpredictability of fragmented landscapes in a large herbivore

Ophélie Couriot, A. J. Mark Hewison, Simon Chamaillé-Jammes, Luca Börger, Sonia Saïd, Bruno Cargnelutti, Yannick Chaval, Bruno Lourtet and Nicolas Morellet.

O. Couriot (corresponding author), A. J. M. Hewison, B. Cargnelutti, Y. Chaval, B. Lourtet, N. Morellet : CEFS, Université de Toulouse, INRA, Castanet Tolosan, France,

E-mail: o.couriot@gmail.com,

Telephone number: +33 (0)5 61 28 51 25

S. Chamaillé-Jammes : Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, CNRS UMR 5175, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier, France

L. Börger : Department of Biosciences, Swansea University, Singleton Park, Swansea SA2 8PP, UK

S. Saïd : Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Direction Recherche et Expertise, Unité Cervidés-Sanglier, 85 bis Avenue de Wagram, 75017 Paris, France

Date of the manuscript draft: June 15th, 2016

Manuscript word count: 5649

Abstract

Context. Human activities have widely altered and fragmented modern landscapes, impacting the movement behaviour of many species. Indeed, spatial heterogeneity and temporal predictability in resources distribution are key drivers of animal movement.

Objectives. In this study, we analysed movement behaviour of roe deer, classically considered as a highly sedentary species. We predicted that: 1/ an individual would opt for residency when resources were homogeneously distributed and predictable over time, 2/ an individual would migrate when resources were distributed heterogeneously and predictably, 3/ an individual would be nomadic or would adopt a multi-range tactic when resources were unpredictable, and 4/ individuals would occupy a larger home range when resources were more heterogeneously distributed and/or less predictable.

Methods. We analysed individual movement tactics of roe deer in southern France with mild winters, but heterogeneous resource distribution.

Results. From our analyses, we found that almost all individuals of this population adopted a multi-range tactic, comprising two or more spatially distinct "functional home ranges". We suggest that this could constitute a novel ranging tactic, lying somewhere between residency and nomadism. Moreover, individuals that expressed this tactic were more prone to move in space and were more likely to modify the habitat composition of their functional range, especially if resources are heterogeneously distributed and unpredictable. Finally, the size of the functional range increased with increasing resource heterogeneity.

Conclusion. We suggest that apparently sedentary species may be forced to adopt a multi-range tactic to cope with the landscape heterogeneity and unpredictability generated by human activity.

Key words: Animal movement, landscape fragmentation, plasticity, nomadism, residency

Introduction

Over the last centuries, landscapes have been modified and fragmented by humans (Andrén 1994), particularly through agricultural activity and building infrastructures. Changes in land cover have directly impacted animal species (Hobbs 1993) due to both habitat loss and landscape fragmentation. The consequences of landscape modification can be perceived at different spatio-temporal scales. While large scale landscape changes affect species' distribution (Bennett and Saunders 2010), at finer scales landscape changes influence the movement of individuals. For example, the movement patterns of spur-thighed tortoise (*Testudo graeca*) varied in relation to landscape fragmentation; individuals living in more anthrophized and fragmented areas adopted a variety of movement patterns compared to individuals in more natural areas which were more likely to be resident (Anadón et al. 2012). In contrast, in the red-necked nightjar (*Caprimulgus ruficollis*), individuals in a managed area were able to reduce their average movement distance for accessing resources due to the proximity of functional habitats compared to a natural area (Camacho et al. 2014).

Recently, the movement ecology paradigm has been developed to better understand the potential impact of landscape modification on the movements of individuals and, hence, on the distribution of species (Mueller and Fagan 2008, Nathan et al. 2008, Jeltsch et al. 2013). At long temporal scales (*i.e.* the scale of the year), it has become apparent that species differ in their movement strategies, but also that individuals of a given species may express alternative movement tactics (Lundberg 1988). For example, partial migration, where all individuals of a population do not necessarily migrate, is apparently common in many species (Jonsson and Jonsson 1993, Alerstam et al. 2003, Chapman et al. 2011a).

According to Mueller and Fagan (2008), the spatial heterogeneity and temporal predictability of resource availability should drive movement behaviour of animals. Migration, nomadism and residency are three relatively well documented alternative

movement tactics (Mueller and Fagan 2008, Bunnefeld et al. 2011, Singh et al. 2012). Migration between two distinct areas, generally the breeding and the non-breeding ranges, is a commonly observed movement tactic (Lack 1968, Orr 1970). Migration may be a response to spatio-temporal variation in resource availability or quality if this spatial distribution is predictable and can be learned (Van Moorter et al. 2009). For example, wildebeest of the Serengeti ecosystem migrate towards nutrient-rich plains during the wet season, but return to woodlands, located >100 km away, where green grass persists during the dry season (Holdo et al. 2009). For herbivores, migration may offer a way to track the early phenological stages of plants, which provide higher quality forage than mature plants, during the green-up (*i.e.* the forage maturation hypothesis, Mysterud et al. 2011). In contrast, when resources are homogeneously distributed over time, animals are predicted to adopt a resident tactic, occupying a single home range (Mueller and Fagan 2008). Generally, individuals are expected to remain in the same area when resources are super-abundant if they are able to out-compete others for access to limiting resources, or if they have accumulated enough energetic reserves to compensate for a decrease in resource availability (Smith and Nilsson 1987, Alerstam et al. 2003, Chapman et al. 2011b). Finally, in unpredictable environments where resource availability varies constantly in both space and time, individuals may express a nomadic movement tactic, moving in an unpredictable manner from one season to the next in order to track available resources whose location is unknown to them (Brown and Hopkins 1996, Mueller and Fagan 2008).

Recently, however, Benhamou (2014) described the conceptual possibility of a novel movement tactic, where an individual's trajectory is composed of several stationary phases with short, but clear, inter-range movements between phases. These stationary phases may be considered as functional home ranges (Benhamou 2014), or foraging arenas, corresponding to discrete areas visited during normal foraging activities (Owen-Smith and Martin 2015).

Individuals may adopt a multi-range tactic to cope with resource heterogeneity and unpredictability, particularly in heterogeneous landscapes (Owen-Smith et al. 2010).

The European roe deer (*Capreolus capreolus*) is the most abundant ungulate in Europe, with a wide geographical distribution (Linnell et al. 1998a), occupying a variety of landscapes, including forest, meadows and agricultural plains (Andersen et al. 1998). The roe deer is classically considered a sedentary species (Hewison et al. 1998), with mature individuals generally remaining within a well-defined home range (sensu Burt 1943) throughout their life time. Despite this, inter-individual variation in movement tactics has recently been inferred in this species, with some individuals migrating when winter conditions are extreme and predictable (Cagnacci et al. 2011), in some cases performing several trips back and forth between their winter and summer ranges (Cagnacci et al. 2011, Gaudry et al. 2015).

In this study, we analysed individual variation in movement behaviour in relation to the spatio-temporal heterogeneity of resources of a large sample of GPS-monitored roe deer inhabiting a temperate region in the South of France, where winter conditions are clement, but resource distribution across the landscape is highly heterogeneous. Indeed, linking movement tactics to resource heterogeneity should allow us to better understand the mechanisms that enable highly plastic species to occupy a wide range of landscapes so as to predict their future distribution in relation to landscape modification. We expected that both annual heterogeneity and inter-annual predictability of resource distribution should underpin an individual's decision whether to remain resident or to move. Thus, we derived four predictions: 1/ an individual would favour residency when resources were homogeneously distributed within the local landscape and predictable over time, 2/ although winter conditions are clement and quite unpredictable in the South of France, because partial migration appears widespread in this species (Cagnacci et al. 2011), we predicted that an individual would adopt migratory

behaviour when resources were distributed both heterogeneously and predictably within the local landscape, 3/ an individual would be nomadic or employ a multi-range tactic when resources were spatially heterogeneous but unpredictable within the local landscape, 4/ finally, because home range size is commonly higher in heterogeneous landscapes (Anderson et al. 2005, Williams et al. 2011, McClintic et al. 2014) and should increase with decreasing predictability due to the higher level of stochasticity in resource distribution (Morellet et al. 2013), we predicted that individuals would have larger overall home ranges (residents) or seasonal home ranges (migrants, *i.e.*: during stationary phases) when resources were distributed in a more heterogeneous and/or less predictable manner.

Methods

Study area

The study site is an area of 12,000 ha situated in the South-West of France, in the canton of Aurignac (31). On a large scale, the landscape is very heterogeneous, with two large forests and numerous copses distributed throughout the whole area (forests and copses represent approximately 20% of the study area). The rest of the area comprises mainly crops, meadows and hedgerows, with a dense network of roads and streams covering the landscape. The climate is oceanic, with an average annual temperature of 11–12°C and 800 mm precipitation.

Dataset

Capture data

The capture of roe deer took place during winter (from November to March) from 2004 to 2012 at nine separate capture sites. During captures, beaters (up to 100) push roe deer into four km of long-nets positioned at the capture site. Once an animal is caught, it is placed in a holding box until the end of the drive. Then, each individual is weighed, measured, sexed,

aged, and marked with ear-tags. Finally, most animals are equipped with GPS collars before being released on site. All applicable institutional and/or national guidelines for the care and use of animals were followed.

GPS data

A total of 281 individuals were equipped with a GPS collar (Lotek 3300) programmed to obtain a GPS fix every 6 h (00:00 am, 06:00 am, 12:00 pm and 06:00 pm) for a period of about one year. GPS collars were scheduled to drop off at the end of the year (with a drop-off system), and were retrieved by hand to download locations.

The objective of the study consisted, first, in analysing movement patterns of individual roe deer to infer movement tactics. We excluded the natal dispersal tactic from our analysis since it occurs once in the lifetime of a roe deer, when it leaves its natal area, and concerns only juvenile individuals, at least on our study site (Debeffe et al. 2014). Therefore, we analysed GPS data of adults and yearlings (at least one and a half years old at capture) only. In order to standardise the data for inter-individual comparison, we first homogenized the duration of monitoring for all individuals: from the 15th of March to the 15th of October. We excluded those individuals that died before the end of the year, or whose monitoring was interrupted for more than four consecutive days from the analyses. Furthermore, we removed exceptional movements, in particular, short excursions (*i.e.* less than 4 days) which occurred outside the normal range, with, on average, less than 2 locations (1.2) deleted per individual (the number of deleted locations is presented in Supplementary material Appendix 1, Table A1). Hence, we based our analyses on 106 adult or yearling roe deer with, on average, 730 locations per individual (min = 475, max = 848 locations).

Heterogeneity and predictability of resources

To index resource availability for roe deer, we considered resources at the habitat patch level, *i.e.* we assumed that resources were relatively homogeneously distributed at the within-habitat patch level. We described habitat heterogeneity and predictability for each individual within a circular buffer of 470 m radius, corresponding to the average home range size of roe deer at our study site during the considered period (median = 68.91 ha ± 40.49, using the 90% utilization distribution), centred on the geometric centre of each individual's locations (calculated as the average of the X and Y coordinates for all locations). We used a buffer of standard size for all individuals, rather than each individual's actual home range, because both heterogeneity and predictability may vary as a function of the size of the area considered. Local landscape composition in terms of habitat type was obtained with ArcGIS 10 (ESRI, 2011) using a geographical information system in which all habitat types were manually digitized and described on an annual basis, each summer. We considered twenty two different habitat type categories (see Supplementary material Appendix 2, Table A2).

Heterogeneity

To quantify resource heterogeneity in terms of habitat types, we used the diversity index of Simpson (SIDI). This index is less sensitive to rare cover types than the Shannon index (Nagendra 2002). It takes into account the proportion (pi) of each habitat type and the total number of habitat types (n) as:

$$SIDI = 1 - \sum_{i=1}^{n} (pi^2)$$

and varies between 0.008 and 0.879, with a median of 0.749, on our study site.

Predictability

To quantify resource predictability, we compared the habitat types located within an individual's buffer during its year of monitoring with the habitat types found within the same

buffer during the following year. Because most crops are sown in autumn, and generally only one crop is cultivated per year, predictability was assessed by comparing the distribution (in terms of surface area) of habitat types between these successive years. Thus, to index predictability in terms of habitat types available within the local landscape for each individual, we determined the proportion of surface area of each buffer that remained unchanged from one year to the next as:

$$\text{Predictability} = \frac{unchanged_{area}}{total_{area}}$$

Statistical Analysis

Discrimination of movement tactics

To discriminate among individual movement tactics, we used the method proposed by Börger and Fryxell (2012) based on the net squared displacement (NSD) metric (see also Bunnefeld et al. 2011, Mysterud et al. 2011). NSD is defined as the squared straight line distance between an individual's first location as a reference location and each of its subsequent locations (Turchin 1998, Bunnefeld et al. 2011). Here, we considered the movement tactics proposed by Börger and Fryxell (2012) and Bunnefeld et al. (2011) that is, residency, nomadism and migration. We included: two models of range residency, with a constant NSD for the first and a steady state constant value for the second following a linear increase of the NSD, one model of migration, with approximate dates of departure and return, and three models of nomadism, with a linear increase of the NSD over time and three different movement processes: a diffusive, a super-diffusive and a sub-diffusive movement (see Börger and Fryxell (2012) for more details). However, based on the concept proposed by Benhamou (2014) and on our knowledge of roe deer space use, given the heterogeneity of the study landscape, we also included a model of a multi-range tactic (detailed hereafter). For this, we

segmented the individual's estimated movement path (*i.e.* the temporal sequence of locations) with the method proposed by Lavielle (1999) to identify one or more stationary states of residency for that individual, corresponding to successive sub-seasonal home ranges (referred to by Benhamou (2014) as "functional" home ranges). We used this segmentation approach on the NSD (Börger and Fryxell 2012). To do so requires averaging the NSD over minimum number of locations (Borger and Fryxell 2012), hence we averaged the NSD over segments of at least seven days (*i.e.* 28 locations). We retained the most parsimonious number of segments to build the multi-range model. We considered two segments as the minimum number of segments, since one of the range residency models corresponds to a "one-segment" range. Finally, for the multi-range tactic model, we adapted the range residency model (which uses the global MSD as a constant) by a model based on the MSD per stationary state (*i.e.* where the number of constants is equal to the number of segments as defined by Lavielle's method, above). In order to identify the mechanistic model that best describes the movement behaviour of a given individual (*i.e.* residency, migration, nomadism or multi-range tactic), we used the system of non-linear mixed models linking theoretical expectations to movement data proposed by Börger and Fryxell (2012). For model selection, as recommended by Börger and Fryxell (2012), we retained the model with the largest concordance correlation (CC) coefficient which determines the goodness of fit of each model for each individual's location data (Huang et al. 2009).

To test our hypotheses based on resource heterogeneity and predictability, irrespective of the retained movement model, we then measured i/ the degree of overlap among an individual's functional home ranges and ii/ the difference in terms of habitat composition between pair wise functional ranges.

Overlap among functional home ranges

We estimated the size of each functional home range using a fixed-kernel method based on an ad hoc approach and for both the 90% and 50% isopleths, as suggested by Börger et al. (2006). Then, to index spatial displacement, we calculated the degree of surface overlap between all pairs of functional ranges of a given individual's movement path for both kernel isopleths. The ratio of overlap was calculated as:

$$\text{Ratio of overlap} = \frac{Area_{ij}}{Area_i + Area_j - Area_{ij}}$$

where $Area_{ij}$ is the area of overlap between ranges i and j; $Area_i$ is the area of range i; and $Area_j$ is the area of range j less the area of overlap between the two ranges to avoid including this quantity twice. A ratio of overlap close to one (total overlap) indicates a low degree of spatial displacement between two ranges, whereas a value close to zero (no overlap) indicates a marked spatio-temporal shift of the individual's range. Because the movement path of a given individual was sometimes made up of more than two segments, we took the mean and the minimum of the overlap ratio among all pairs of functional ranges for each individual as proxies of spatial displacement among ranges. The mean overlap ratio reflects the overall degree of spatial displacement among ranges over the considered period, while the minimum overlap ratio reflects the maximal degree of spatial displacement among ranges.

Difference in habitat composition between functional home ranges

We calculated the difference in terms of habitat composition among the functional ranges of an individual's movement path to index significant spatio-temporal variation in resource availability for that individual. To do so, we estimated the proportions of the different habitat types within each functional range of each individual for both isopleths with ArcGIS 10. Then, we calculated a distance matrix of habitat composition for each individual based on an index developed by Manly (1994) for percentage data (library ade4 in R) as:

$$\text{Difference in habitat composition} = \frac{\sum_{i=1}^{k}(|pi - qi|)}{2}$$

where pi is the proportion of the habitat type i in the range p, and qi is the proportion of the habitat type i in the range q, for k habitat types

This index takes values between 0, when habitat composition of the two functional ranges is strictly identical, and 1, when it is completely different. As before, we computed the maximum inter-range difference in habitat composition, indexing the most extreme change in terms of habitat composition for an individual, and the mean inter-range difference, indexing the mean change over the entire period of monitoring.

Propensity to move, home range size and environmental drivers

We expected that both resource heterogeneity and predictability should drive the choice an animal makes as to whether to remain resident or to move. In order to explore these relationships, we used generalized linear models with a beta regression (library glmmADMB in R), considering the variables “ratio of overlap” (mean and minimum) and “difference in habitat composition” (mean and maximum) among functional home ranges as our dependent variables. The beta regression allows greater flexibility in terms of the distribution for dependant variables within the interval]0,1[(Cribari-Neto and Zeileis 2010). To restrict our data to this interval, we modified the extreme values (zero and one) by arbitrarily adding 0.01 to zero and removing this value from one (10 out of a total of 424 values, corresponding to 106 individuals for the two dependent variables at both the 50 and the 90% isopleths, were modified). In order to test our hypotheses, we constructed a reference model including the two-way interaction between resource heterogeneity and resource predictability with an additive effect of sex. Indeed, males are territorial from March to August when they defend a well-defined territory (Vanpé et al. 2009a), whereas female movement behaviour may be

constrained by parturition, which mostly occurs in May (Plard et al. 2012), and the subsequent phase of maternal care (Linnell et al. 1998b). We used a backward stepwise approach to select the best model based on the second-order Akaike Information Criterion parameter (AICc) (Burnham and Anderson 1998). When several models had a $\Delta AICc \leq 2$, we selected the model with the highest AICc weight.

To test our hypothesis concerning the effects of resource heterogeneity and predictability on home ranges size, we used linear mixed-effect models (lmer in the library lme4 in R) with the logarithm of the surface area of each functional home range (in hectares) as our dependent variable. Our basic model included the two-way interaction between resource heterogeneity and resource predictability, with an additive effect of sex, and individual identity as a random factor to control for repeated observations per individual. Then, from this basic model, we derived simpler models and retained the best model using the same approach based on AICc as previously described.

As there was a high degree of autocorrelation between resource heterogeneity and resource predictability ($r = -0.759$, $p < 0.001$), to index predictability, we first took the residuals of the linear relationship between these two parameters. Then we categorised these residuals into two classes as either predictable (for positive residuals) or unpredictable (for negative residuals) in order to facilitate analyses and graphical representation of the effects. Finally, correlation among our four dependent variables was high (Table 1). Hence, to avoid redundancy among our descriptors of spatio-temporal shifts in ranging behaviour, below we only present results for the maximum difference in inter-range habitat composition and the mean ratio of inter-range overlap.

#Table 1 approximately here#

Results

Discrimination of movement tactics

One hundred and four individuals (98.1%) were assigned to the multi-range tactic (*i.e.* to the model considering at least two stationary phases), while two individuals (1.9%) were assigned to a nomadic tactic. Moreover, for these latter two individuals, model support for the multi-range tactic was not markedly lower than that for the nomadic tactic (CC of the multi-range tactic model = 0.15 and 0.12; CC of the nomadic tactic model = 0.19 and 0.14 for the two individuals, respectively). Hence, in this heterogeneous landscape, most, if not all, roe deer individuals adopted a multi-range tactic composed of several spatio-temporally separate ranges (see Supplementary material Appendix 3, Fig. A3). Overall, 32 individuals had two functional home ranges, 45 had three, 23 had four and 6 had five ranges. Residence time in these functional home ranges varied between 7 and 207 days, with a median of 59 days (Supplementary material Appendix 4, Fig. A4).

Mean range overlap among functional home ranges

We present here the results for the 50% kernel isopleths, while the results concerning the 90% isopleths are presented in Supplementary material Appendix 5 and 6, Table A5 and Fig. A6. The best model describing variation in the mean ratio of overlap among functional home ranges included resource heterogeneity with an additive effect of sex (Table 2). The mean ratio of overlap among functional home ranges decreased with increasing resource heterogeneity (Fig. 1a). Indeed, mean overlap was 44.7% lower for an individual living in the most heterogeneous areas of the study site compared to one living in the most homogeneous areas. Finally, the mean ratio of range overlap was 13.2% lower for males than for females (with the effect of resource heterogeneity fixed to its minimum value, Fig. 1b).

#Table 2 approximately here#

#Figure 1 approximately here#

Maximum difference in habitat composition between pair wise functional home ranges

As for the mean range overlap, we present here the results for the 50% kernel isopleths, while the results concerning the 90% isopleths are presented in Supplementary material Appendix 5 and 7, Table A5 and Fig. A7. The best model describing variation in the maximum difference in habitat composition between functional home ranges included the two-way interaction between resource heterogeneity and resource predictability (Table 2). The maximum difference in habitat composition increased with increasing resource heterogeneity, but this increase was more marked in unpredictable environments. The maximum difference in habitat composition was generally higher in predictable than in unpredictable environments, although this difference disappeared when resources were very heterogeneous (Fig. 2). Indeed, when resources were unpredictable, the maximum difference in habitat composition was 313.3% higher for an individual living in the most heterogeneous areas of the study site (resource heterogeneity = 0.879) compared to one living in the most homogeneous areas (resource heterogeneity = 0.008). When resources were predictable, the maximum difference in habitat composition was only 43.6% higher in the most heterogeneous areas of the study site compared to the most homogeneous areas.

#Figure 2 approximately here#

Functional home range size

For the 50% isopleths (see Supplementary material Appendix 8 and 9, Table A8 and Fig. A9 for results using the 90% isopleths), the best model explaining variation in functional home range size included resource heterogeneity with an additive effect of sex (Table 3). Functional home range size increased with increasing resource heterogeneity (Fig. 3a). Indeed, functional

home range size was 80.7% higher for an individual living in the most heterogeneous areas of the study site (heterogeneity of resources = 0.879) compared to one living in the most homogeneous areas (heterogeneity of resources = 0.008). Finally, functional home range size was 25.8% higher for males compared to females (for the minimum level of resource heterogeneity, Fig. 3b).

#Table 3 approximately here#

#Figure 3 approximately here#

Discussion

Modern landscapes are the result of recent and ongoing rapid modifications, particularly fragmentation of semi-natural habitat, which potentially have marked direct impacts on wild animal populations (Hobbs 1993, Andrén 1994). In this regard, understanding how landscape structure influences the movements of individuals should enable us to better predict how these modifications will affect the spatial distribution and demography of species. The aim of this study was to analyse how variation in resource heterogeneity and predictability across a heterogeneous agricultural landscape influence the movement tactics and home range size of roe deer. We found that almost all individuals of this population adopted a multi-range tactic (104 of 106 individuals), while two individuals were nomadic. That is, in response to the marked spatio-temporal variation in resource distribution in this landscape, roe deer established home ranges which were composed of several spatially and temporally separate functional home ranges. We also found that individuals that expressed this movement tactic were more prone to move further between functional ranges and to modify the composition of their range when their local environment was heterogeneous. In addition, individuals were more likely to move among ranges with markedly different habitat composition in predictable

environments compared to unpredictable ones. Finally, we found evidence that range size increased with increasing resource heterogeneity and with decreasing resource predictability.

Mueller and Fagan (2008) outlined how resource heterogeneity and predictability should affect animal movements and, hence, could lead to the expression of alternative movement tactics. The multi-range tactic that we observed occurred irrespective of how heterogeneous and/or predictable resources were in the local environment. However, the duration of the stationary phases and the distance travelled among ranges (indexed by overlap) varied widely among individuals as a function of resource heterogeneity. We suggest that this behaviour constitutes an intermediate tactic between residency and nomadism, combining several stationary phases with short but clear inter-range movements between stationary phases (see also Fryxell et al. 2008). This pattern of movement does not conform to a migration tactic, since there seems to be no synchronization in departure, and no clear tendency to return to the same area. For many species, including roe deer, migration is a common tactic at high latitude or high altitude where there is marked seasonality (Alerstam et al. 2003, Ramanzin et al. 2007, Cagnacci et al. 2011). Elsewhere, however, roe deer is generally considered to be highly sedentary (Hewison et al. 1998, Gaudry et al. 2015). We suggest that roe deer may adopt a multi-range tactic in order to cope with the marked spatial and temporal heterogeneity and unpredictability of resource distribution which is characteristic of man-modified agricultural landscapes.

Landscape modification, especially fragmentation, has lead to substantial spatial heterogeneity in the distribution of resources. While some species appear to be in decline (Bennett and Saunders 2010) due to this process, others, like the roe deer, with high levels of ecological and behavioural plasticity (Hewison et al. 1998), appear able to adjust to the altered environments occurring in most man-modified landscapes. Indeed, this pronounced plasticity is likely the key attribute behind the roe deer's successful colonisation of

fragmented landscapes and open agricultural plains (Hewison et al. 2001). Notably, in agricultural habitats, roe deer are able to modify their habitat selection in relation to landscape composition (Morellet et al. 2011, Padié et al. 2015), and their feeding behaviour, using a wider array of resources (Abbas et al. 2011). Hence, individuals with access to the high quality feeding habitat provided by agricultural activity are able to gain additional body mass (Hewison et al. 2009), with probable knock-on fitness benefits. Here, we have highlighted pronounced plasticity in the movement behaviour of roe deer to cope with spatio-temporal variation in the distribution of resources. Indeed, the distance moved between functional ranges varied among individuals and was higher for individuals living in more heterogeneous environments. We also found that these range shifts resulted in a change in habitat use, as habitat composition differed between functional home ranges irrespective of the degree of landscape heterogeneity. A potential interpretation could be that individuals not only change the spatial location of their range when resources are depleted, they also change the composition of their range, for example, in relation to plant phenology or agricultural practices, so as to access alternative resource types. Indeed, Ball et al. (2001) showed that migrant moose (*Alces alces*) had a very similar overall range composition as residents, suggesting that they migrate in order to access complementary resources on their summer and winter ranges. However, note that, the distance travelled among ranges (indexed by overlap) and the difference in habitat composition between ranges were highly negatively correlated. As a result, we cannot rule out the hypothesis that the above observation is due to the highly fragmented structure of the landscape on our study site such that when animals move, they necessarily modify the composition of their range.

Resource heterogeneity also affected the size of the functional ranges, with larger ranges in the more heterogeneous parts of the landscape. This has also been demonstrated in the American beaver (*Castor canadensis*) which increases its home range size, at the inter-

individual level, when resources are heterogeneously distributed to access sufficient resources (McClintic et al. 2014). This phenomenon has also been highlighted by a study on elk (*Cervus elaphus)*; individuals tend to increase the size of their seasonal home ranges when local landscape heterogeneity increases (Anderson et al. 2005). This contrasts with the results of an earlier study on roe deer which found a negative relationship between landscape heterogeneity and home range size (Saïd and Servanty 2005). However, this latter study was carried out in a forested enclosure, whereas our study was in an open agricultural landscape where the process of landscape complementation (Dunning et al. 1992) likely imposes a strong constraint on spatial behaviour. Indeed, when the landscape is composed of different habitat types, animals may need to use several non-substitutable habitats. For example, roe deer, and cervids in general, select open habitats to maximize foraging gains, since they provide high quality food resources, and closed habitats to minimize predation risk, since they serve as refuges (Godvik et al. 2009, Bjørneraas et al. 2011, Morellet et al. 2011).

Although roe deer is a weakly dimorphic species (Lister et al. 1998) such that energetic requirements for both sexes are likely similar for much of the year, there are marked behavioural differences that are predicted to constrain movement patterns. From our analyses, we observed that males had larger functional home ranges which overlapped less compared to females. In accordance with the reproductive strategy of roe deer, males should occupy a large and stable territory to enhance their mating success (Vanpé et al. 2009b), which might partially explain our observations of larger ranges for males than for females. However, we did not expect the range of territorial adult males to be composed of multiple spatially discrete segments, since males are expected to show high site fidelity and territorial defence, particularly during the seasons for which we analysed movement data (Liberg et al. 1992, Liberg et al. 1998, Linnell and Andersen 1998). We also found that, as well as being smaller, the functional ranges of females overlapped slightly more than those of males. This is

concordant with the hypothesis that females limit their movements due to parturition and the subsequent intensive maternal care phase, as has been suggested previously in roe deer (Linnell et al. 1998b) and woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) (DeMars et al. 2013).

In conclusion, we have demonstrated considerable individual variability in movement behaviour of roe deer inhabiting a fragmented agricultural landscape which is influenced by both the spatial heterogeneity and the temporal predictability of resource distribution. Indeed, roe deer are a prime example of a synanthropic species that has successfully coped with the spatio-temporal variation in resources caused by human-driven landscape modification. In an analogous way, in response to variation in resource availability, red deer may adopt a migratory behaviour in the pursuit of early phenological stages of plant development (Bishof et al. 2012) and common shrews (*Sorex araneus*) in agricultural landscapes may dynamically switch between different home ranges, according to resource availability and local density (Wang and Grimm 2007). In heterogeneous agricultural landscapes, we suggest that roe deer switch from one functional range to another in relation to the phenological stage of the vegetation and to agricultural practices, surfing the green wave among habitat patches.

Acknowledgments

We would like to thank the local hunting associations and the Fédération Départementale des Chasseurs de la Haute Garonne for allowing us to work in the Comminges, as well as numerous co-workers and volunteers for their assistance.

Conflict of interest: The authors declare that they have no conflict of interest.

Tables

Table 1: Correlation coefficients (r) among the dependant variables (mean range overlap, maximum range overlap, mean distance of habitat composition and maximum distance of habitat composition among individual ranges).

	Mean range overlap	Minimum range overlap
Mean distance of composition	-0.76	-0.67
Maximum distance of composition	-0.66	-0.72

Table 2: Summary of the generalized linear models describing variation in mean range overlap and maximum habitat composition distance as a function of resource heterogeneity and resource predictability for the 50% isopleths. The most parsimonious models are in bold.

Models	k	Mean range overlap 50% isopleth			Maximum distance of composition 50% isopleth		
		AICc	ΔAICc	Weight	AICc	ΔAICc	Weight
heterogeneity x predictability + sex	6	-368.30	0.800	0.257	-71.20	0.000	0.501
heterogeneity x predictability	5	-366.30	2.800	0.096	**-70.90**	**0.300**	**0.429**
heterogeneity + predictability + sex	5	-367.10	2.000	0.143	-63.20	8.000	0.009
heterogeneity + predictability	4	-364.50	4.600	0.038	-64.00	7.200	0.014
heterogeneity + sex	4	**-369.10**	**0.000**	**0.375**	-64.70	6.500	0.020
predictability + sex	4	-347.70	21.400	0.000	-10.40	60.800	0.000
heterogeneity	3	-366.20	2.900	0.092	-65.40	5.800	0.027
predictability	3	-346.60	22.500	0.000	-8.80	62.400	0.000
sex	3	-349.80	19.300	0.000	-10.00	61.200	0.000
constant	2	-348.60	20.500	0.000	-8.10	63.100	0.000

Table 3: Summary of the linear mixed-effect models describing variation in the surface area of each segment as a function of resource heterogeneity and resource predictability as fixed effects with the individual's identity as a random effect for the 50% isopleths. The most parsimonious models are in bold.

Models	k	Surface area of each segment 50% isopleth		
		AICc	ΔAICc	Weight
heterogeneity x predictability + sex	7	393.90	4.100	0.086
heterogeneity x predictability	6	400.70	10.900	0.003
heterogeneity + predictability + sex	6	391.80	2.000	0.243
heterogeneity + predictability	5	398.70	8.900	0.008
heterogeneity + sex	5	**389.80**	**0.000**	**0.639**
predictability + sex	5	404.30	14.50	0.000
heterogeneity	4	396.90	7.10	0.019
predictability	4	408.30	18.50	0.000
sex	4	402.30	12.50	0.001
constant	3	406.30	16.50	0.000

Figures captions

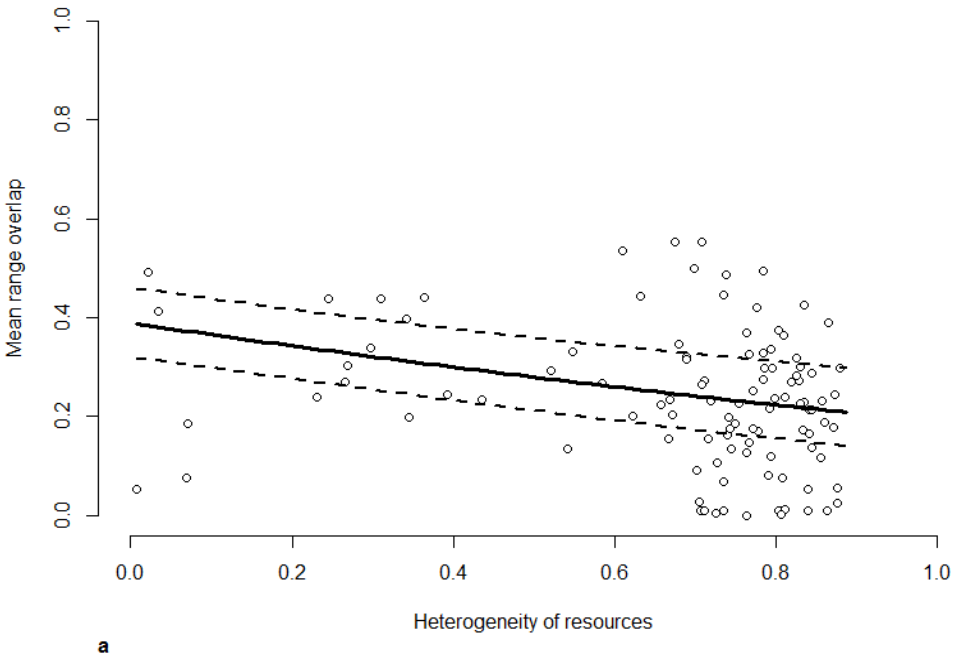
Figure 1: Graphical representation of the retained model describing variation in mean overlap among range segments for the kernel 50% isopleths as a function of resource heterogeneity and predictability (a) and sex (with the effect of resource heterogeneity fixed to its minimum value) (b). Dotted lines represent the confidence intervals.

Figure 2: Graphical representation of the retained model describing variation in maximum difference in habitat composition between pairwise range segments for the kernel 50% isopleths as a function of resource heterogeneity and predictability. Dotted lines represent the confidence intervals.

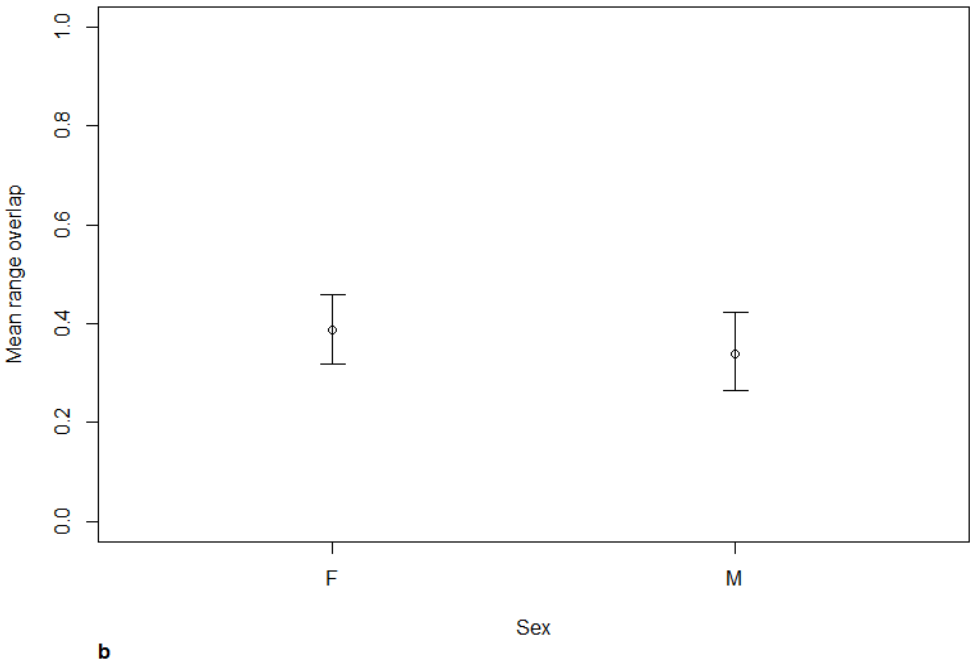
Figure 3: Graphical representation of the retained models describing variation in the size of functional ranges for the 50% isopleths as a function of resource heterogeneity (a) and sex (with the effect of resource heterogeneity fixed to its minimum value) (b). The point size is proportional to the duration of each residency state and dotted lines represent the standard error.

Figures

Figure 1

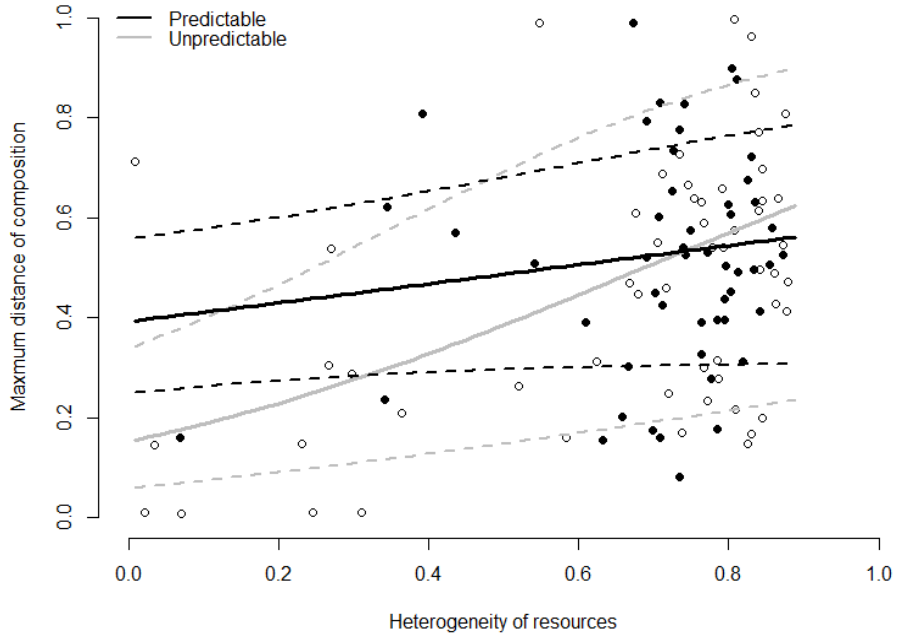


a



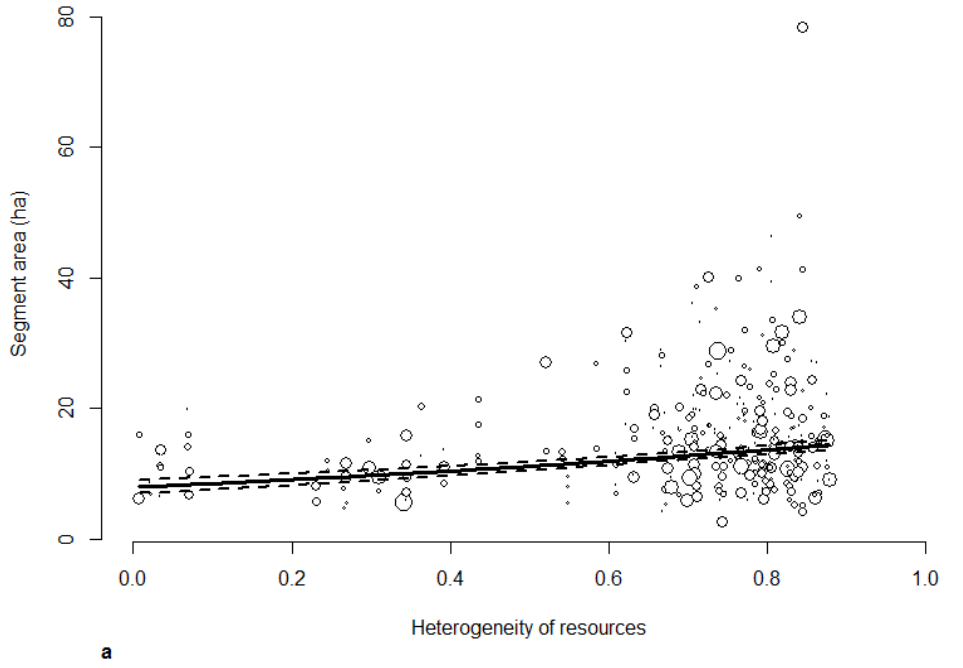
b

Figure 2

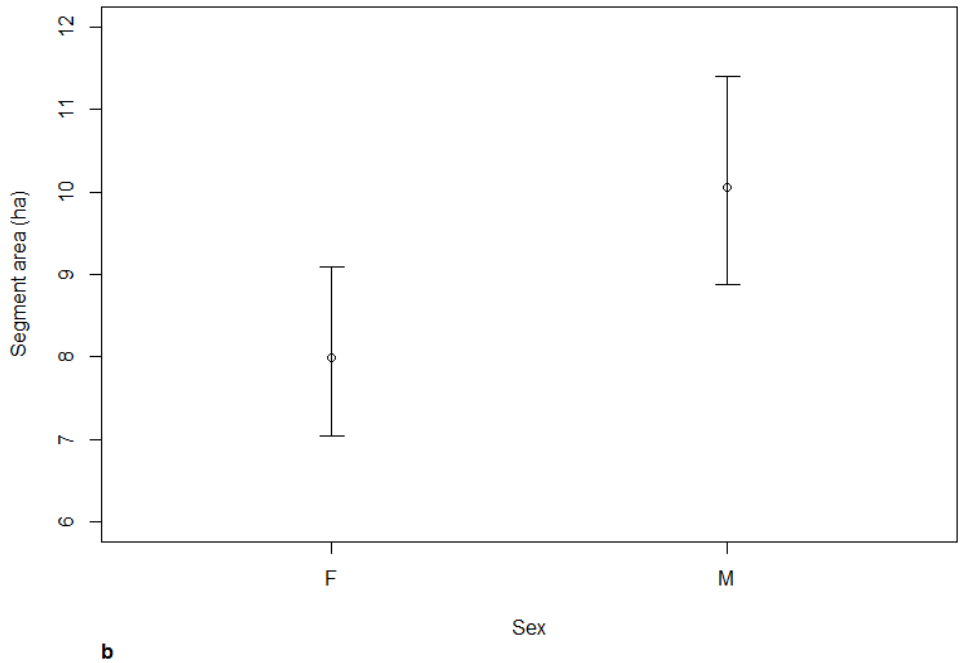

Predictable
Unpredictable
Maxmum distance of composition
0.0
0.2
0.4
0.6
0.8
1.0
Heterogeneity of resources

505

Figure 3


Segment area (ha)
0
20
40
60
80
0.0
0.2
0.4
0.6
0.8
1.0
Heterogeneity of resources

a


Segment area (ha)
6
7
8
9
10
11
12
F
M
Sex

b

References

Abbas F, Morellet N, Hewison AJM, et al (2011) Landscape fragmentation generates spatial variation of diet composition and quality in a generalist herbivore. Oecologia 167:401–411.

Alerstam T, Hedenström A, Åkesson S (2003) Long-distance migration: evolution and determinants. Oikos 103:247–260.

Anadón JD, Wiegand T, Giménez A (2012) Individual-based movement models reveals sex-biased effects of landscape fragmentation on animal movement. Ecosphere 3:1–32.

Andersen R, Duncan P, Linnell JDC (1998) The European Roe Deer: The Biology of Success. Scandinavian University Press, Oslo

Anderson DP, Forester JD, Turner MG, et al (2005) Factors influencing female home range sizes in elk (*Cervus elaphus*) in North American landscapes. Landsc Ecol 20:257–271.

Andrén H (1994) Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. Oikos 71:355–366.

Ball J, Nordengren C, Wallin K (2001) Partial migration by large ungulates: characteristics of seasonal moose *Alces alces* ranges in northern Sweden. Wildlife Biol 1:39–47.

Benhamou S (2014) Of scales and stationarity in animal movements. Ecol Lett 17:261–272.

Bennett AF, Saunders DA (2010) Habitat fragmentation and landscape change. In: Sodhi NS, Ehrlich PR (eds) Conservation Biology for All, Oxford Uni. pp 88–106

Bischof R, Loe LE, Meisingset EL, et al (2012) A migratory northern ungulate in the pursuit of spring: jumping or surfing the green wave? Am Nat 180:407–424.

Bjørneraas K, Solberg EJ, Herfindal I, et al (2011) Moose *Alces alces* habitat use at multiple temporal scales in a human-altered landscape. Wildlife Biol 17:44–54.

Börger L, Franconi N, Ferretti F, et al (2006) An integrated approach to identify spatiotemporal and individual-level determinants of animal home range size. Am Nat 168:471–485.

Börger L, Fryxell JM (2012) Quantifying individual differences in dispersal using net squared displacement. In: Clobert J, Baguette M, Benton TJ, Bullock J (eds) Dispersal Ecology and Evolution, Oxford Uni. pp 222–230

Brown ED, Hopkins MJG (1996) How New Guinea rainforest flower resources vary in time and space: Implications for nectarivorous birds. Aust J Ecol 21:363–378.

Bunnefeld N, Börger L, van Moorter B, et al (2011) A model-driven approach to quantify migration patterns: individual, regional and yearly differences. J Anim Ecol 80:466–476.

Burnham KP, Anderson DR (1998) Information and Likelihood Theory: A Basis for Model Selection and Inference. In: Burnham KP, Anderson DR (eds) Model Selection and Inference: A practical Information - Theoretic Approach. Springer, pp 43–54

Burt WH (1943) Territoriality and home range concepts as applied to mammals. J Mammal 24:346–352.

Cagnacci F, Focardi S, Heurich M, et al (2011) Partial migration in roe deer: migratory and resident tactics are end points of a behavioural gradient determined by ecological factors. Oikos 120:1790–1802.

Camacho C, Palacios S, Sáez P, et al (2014) Human-induced changes in landscape configuration influence individual movement routines: lessons from a versatile, highly mobile species. PLoS One 9:e104974.

Chapman BB, Brönmark C, Nilsson J-Å, Hansson L-A (2011a) Partial migration: an introduction. Oikos 120:1761–1763.

Chapman BB, Brönmark C, Nilsson J-Å, Hansson L-A (2011b) The ecology and evolution of partial migration. Oikos 120:1764–1775.

Cribari-Neto F, Zeileis A (2010) Beta Regression in R. J Stat Softw 34:1–24.

Debeffe L, Morellet N, Bonnot N, et al (2014) The link between behavioural type and natal dispersal propensity reveals a dispersal syndrome in a large herbivore. Proc R Soc 281:20140873.

DeMars CA, Auger-Méthé M, Schlägel UE, Boutin S (2013) Inferring parturition and neonate survival from movement patterns of female ungulates: a case study using woodland caribou. Ecol Evol 3:4149–4160.

Dunning JB, Danielson BJ, Pulliam HR (1992) Ecological processes that affect populations in complex landscapes. Oikos 65:169–175.

ESRI (2011) ArcGIS Desktop: Release 10. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.

Fryxell JM, Hazell M, Börger L, et al (2008) Multiple movement modes by large herbivores at multiple spatiotemporal scales. Proc Natl Acad Sci U S A 105:19114–19119.

Gaudry W, Saïd S, Gaillard J-M, et al (2015) Partial Migration or Just Habitat Selection? Seasonal Movements of Roe Deer in an Alpine Population. J Mammal 96:502–510.

Godvik IMR, Loe LE, Vik JO, et al (2009) Temporal scales, trade-offs, and functional responses in red deer habitat selection. Ecology 90:699–710.

Hewison AJM, Vincent JP, Joachim J, et al (2001) The effects of woodland fragmentation and human activity on roe deer distribution in agricultural landscapes. Can J Zool 79:679–689.

Hewison AJM, Morellet N, Verheyden H, et al (2009) Landscape fragmentation influences winter body mass of roe deer. Ecography 32:1062–1070.

Hewison AJM, Vincent J-P, Reby D (1998) Social organisation of European roe deer. In: Andersen R, Duncan P, Linnell JDC (eds) The European roe deer: The Biology of Success. Scandinavian University Press, Oslo, pp 189–219

Hobbs RJ (1993) Effects of landscape fragmentation on ecosystem processes in the western australian wheatbelt. Biol Conserv 64:193–201.

Holdo RM, Holt RD, Fryxell JM (2009) Opposing rainfall and plant nutritional gradients best explain the wildebeest migration in the Serengeti. Am Nat 173:431–445.

Huang S, Meng SX, Yang Y (2009) Assessing the goodness of fit of forest models estimated by nonlinear mixed-model methods. Can J For Res 39:2418–2436.

Jeltsch F, Bonte D, Pe'er G, et al (2013) Integrating movement ecology with biodiversity research - exploring new avenues to address spatiotemporal biodiversity dynamics. Mov Ecol 1:1–6.

Jonsson B, Jonsson N (1993) Partial migration: niche shift versus sexual maturation in fishes. Rev Fish Biol Fish 3:348–365.

Lack D (1943) The problem of partial migration. Br Birds 37:122–130.

Lavielle M (1999) Detection of multiple changes in a sequence of dependent variables. Stoch Process their Appl 83:79–102.

Liberg O, Axen A, Johansson A, Wahlstrom K (1992) Mating Tactics in the Male Roe Deer. In: Brown RD (ed) The Biology of Deer. Springer-Verlag New York, New-York, pp 353–355

Liberg O, Johansson A, Andersen R, Linnell JDC (1998) Mating system, mating tactics and the function of male territoriality in roe deer. In: Andersen R, Duncan P, Linnell JDC (eds) The European roe deer: The Biology of Success. Scandinavian University Press, Oslo, pp 221–256

Linnell JDC, Andersen R (1998) Territorial fidelity and tenure in roe deer bucks. Acta Theriol (Warsz) 43:67–75.

Linnell JDC, Duncan P, Andersen R (1998a) The European roe deer: A portrait of a successful species. In: Andersen R, Duncan P, Linnell JDC (eds) The European roe deer: The Biology of Success. Scandinavian University Press, Oslo, pp 11–22

Linnell JDC, Wahlström K, Gaillard J-M (1998b) From birth to independence. In: Andersen R, Duncan P, Linnell JDC (eds) The European roe deer: The Biology of Success. Scandinavian University Press, Oslo, pp 257–283

Lister AM, Grubb P, Sumner SRM (1998) Taxonomy, morphology and evolution of European roe deer. In: Andersen R, Duncan P, Linnell JDC (eds) The European roe deer: The Biology of Success. Scandinavian University Press, Oslo, pp 23–46

Lundberg P (1988) The evolution of partial migration in birds. Trends Ecol Evol 3:172–175.

Manly BF (1994) Multivariate Statistical Methods: A Primer. Chapman & Hall

McClintic LF, Taylor JD, Jones JC, et al (2014) Effects of spatiotemporal resource heterogeneity on home range size of American beaver. J Zool 293:134–141.

Morellet N, Bonenfant C, Börger L, et al (2013) Seasonality, weather and climate affect home range size in roe deer across a wide latitudinal gradient within Europe. J Anim Ecol 82:1326–1339.

Morellet N, Van Moorter B, Cargnelutti B, et al (2011) Landscape composition influences roe deer habitat selection at both home range and landscape scales. Landsc Ecol 26:999–1010.

Mueller T, Fagan WF (2008) Search and navigation in dynamic environments - from individual behaviors to population distributions. Oikos 117:654–664.

Mysterud A, Loe LE, Zimmermann B, et al (2011) Partial migration in expanding red deer populations at northern latitudes – a role for density dependence ? Oikos 120:1817–1825.

Nagendra H (2002) Opposite trends in response for the Shannon and Simpson indices of landscape diversity. Appl Geogr 22:175–186.

Nathan R, Getz WM, Revilla E, et al (2008) A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. Proc Natl Acad Sci 105:19052–19059.

Orr RT (1970) Animals in Migration. Macmillan, New York

Owen-Smith N, Fryxell JM, Merrill EH (2010) Foraging theory upscaled: the behavioural ecology of herbivore movement. Philos Trans R Soc London 365:2267–2278.

Owen-Smith N, Martin J (2015) Identifying Space Use at Foraging Arena Scale within the Home Ranges of Large Herbivores. PLoS One 10:e0128821.

Padié S, Morellet N, Hewison AJM, et al (2015) Roe deer at risk: teasing apart habitat selection and landscape constraints in risk exposure at multiple scales. Oikos 124:1536–1546.

Plard F, Gaillard J-M, Bonenfant C, et al (2012) Parturition date for a given female is highly repeatable within five roe deer populations. Biol Lett 9:20120841.

Ramanzin M, Sturaro E, Zanon D (2007) Seasonal migration and home range of roe deer (*Capreolus capreolus*) in the Italian eastern Alps. Can J Zool 85:280–289.

Saïd S, Servanty S (2005) The influence of landscape structure on female roe deer home-range size. Landsc Ecol 20:1003–1012.

Singh NJ, Börger L, Dettki H, et al (2012) From migration to nomadism: movement variability in a northern ungulate across its latitudinal range. Ecol Appl 22:2007–2020.

Smith HG, Nilsson J-A (1987) Intraspecific variation in migratory pattern of a partial migrant, the blue tit (*Parus caeruleus*): an evaluation of different hypotheses. Auk 109–115.

Turchin P (1998) Quantitative analysis of movement: measuring and modeling population redistribution in animals and plants. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA

Van Moorter B, Visscher D, Benhamou S, et al (2009) Memory keeps you at home: a mechanistic model for home range emergence. Oikos 118:641–652.

Vanpé C, Gaillard J, Morellet N, et al (2009a) Age-Specific Variation in Male Breeding Success of a Territorial Ungulate Species, the European Roe Deer. J Mammal 90:661–665.

Vanpé C, Morellet N, Kjellander P, et al (2009b) Access to mates in a territorial ungulate is determined by the size of a male's territory, but not by its habitat quality. J Anim Ecol 78:42–51.

Wang M, Grimm V (2007) Home range dynamics and population regulation: An individual-based model of the common shrew *Sorex araneus*. Ecol Modell 205:397–409.

Williams PJ, Gutiérrez RJ, Whitmore SA (2011) Home range and habitat selection of spotted owls in the central Sierra Nevada. J Wildl Manage 75:333–343.

Appendices

The use of a multi-range tactic to cope with the heterogeneity and unpredictability of fragmented landscapes in a large herbivore

Ophélie Couriot[1], A.J. Mark Hewison[1], Simon Chamaillé-Jammes[2], Luca Börger[3], Sonia Saïd[4], Bruno Cargnelutti[1], Yannick Chaval[1], Bruno Lourtet[1] and Nicolas Morellet[1]

[1] CEFS, Université de Toulouse, INRA, Castanet Tolosan, France

[2] Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, CNRS UMR 5175, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier, France

[3] Department of Biosciences, Swansea University, Singleton Park, Swansea SA2 8PP, UK

[4] Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Direction Recherche et Expertise, Unité Cervidés-Sanglier, 85 bis Avenue de Wagram, 75017 Paris, France

Correspondence: Ophélie Couriot, o.couriot@gmail.com, telephone number: +33 (0)5 61 28 51 25

Mark Hewison, mark.hewison@toulouse.inra.fr

Simon Chamaillé-Jammes, simon.chamaille@cefe.cnrs.fr

Luca Börger, l.borger@swansea.ac.uk

Sonia Saïd, sonia.said@oncfs.gouv.fr

Bruno Cargnelutti, bruno.cargnelutti@toulouse.inra.fr

Yannick Chaval, yannick.chaval@toulouse.inra.fr

Bruno Lourtet, bruno.lourtet@toulouse.inra.fr

Nicolas Morellet, nicolas.morellet@toulouse.inra.fr

Appendix 1, Table A1: Number of deleted locations due to short explorations, for each individual (the third first numbers correspond to the individual number and the two last correspond to the year of following).

Individual	Deleted points	Individual	Deleted points	Individual	Deleted points
003_06	1	268_06	0	528_10	0
010_05	0	282_06	2	532_10	2
043_10	3	286_06	0	540_10	0
047_06	1	290_06	0	542_11	0
094_05	1	302_06	0	544_10	1
142_05	3	306_06	0	572_10	0
144_05	0	318_07	0	582_10	0
150_05	0	322_07	0	586_10	8
152_05	0	328_07	0	606_10	0
168_05	4	340_07	0	608_11	0
176_05	0	346_07	1	612_11	0
182_05	0	356_07	0	614_11	0
184_05	11	358_07	0	616_11	1
186_05	3	362_07	0	618_11	2
194_05	0	364_07	3	622_11	2
196_05	0	366_07	0	624_11	2
198_05	0	378_09	1	638_11	0
200_05	0	390_08	1	640_11	0
202_05	0	394_08	2	648_11	0
202_07	0	402_08	0	650_11	1
206_05	0	408_08	2	656_11	0
212_05	0	412_11	0	668_11	0
217_06	0	414_08	4	672_11	1
228_06	0	418_08	0	674_11	0
230_06	2	424_08	0	676_11	0
234_06	0	426_08	0	686_11	0
238_06	4	432_08	0	694_12	0
248_06	4	444_09	3	702_12	10
250_06	0	472_09	0	712_12	0
252_06	0	474_09	1	714_12	1
256_06	1	484_10	0	718_12	11
258_06	0	508_12	0	728_12	3
260_06	1	516_10	0	746_12	5
264_06	0	522_09	1	752_12	1
266_06	0	526_10	9	F600_11	9
				F600_12	0

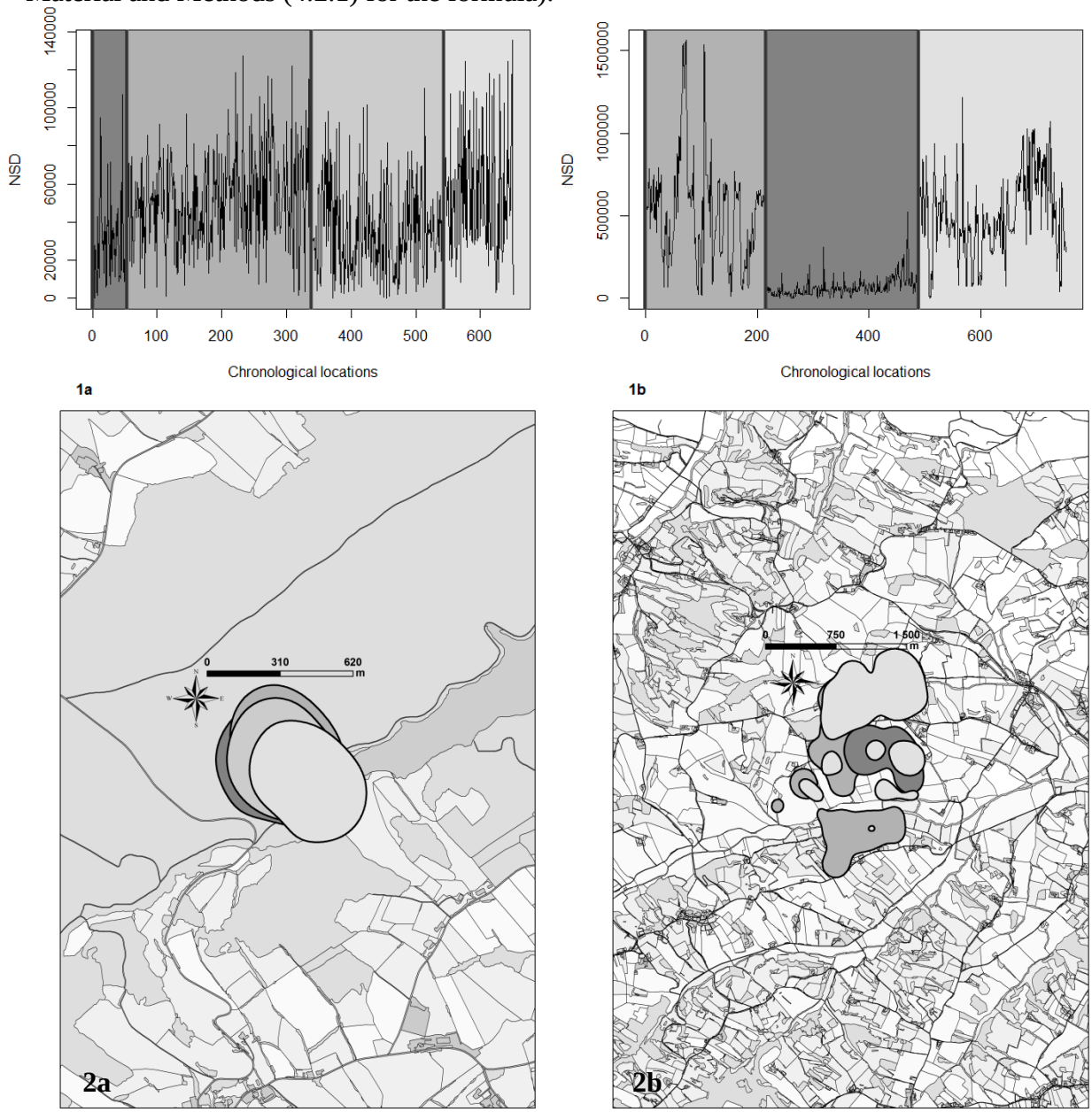
695

Appendix 2, Table A2: Categories of habitat type used to calculate resources heterogeneity and predictability as well as the maximum distance of habitat composition between individuals ranges.

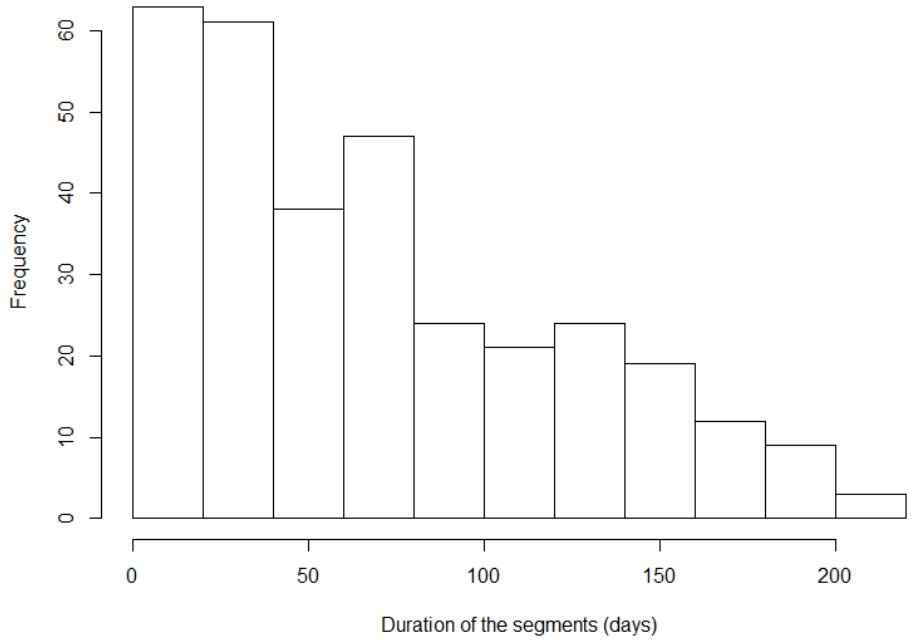
Habitat type
alfalfa
artificial grassland
bare soil
cereal
fallow
forest
garden
gardening
grass strip
hedge
lawn
legume
meadow
natural grassland
orchard
park
rapeseed
sorghum
soy
sunflower
vine
wasteland

700

Appendix 3, Figure A3: Two examples (individuals 182_05 (a) and 200_05 (b)) of NSD segmentation and geographical representation of functional home ranges. 1 represents the temporal variation of the NSD over the period of monitoring for these two individuals and the different segments corresponding to the stationary phases (using Lavielle's method (1999)). 2 represents the geographical representation of functional home ranges (using a 90% fixed-kernel method). Colours of functional ranges (2) correspond to colours of stationary states (1). The values of the minimum range overlap among functional home ranges are of 0.43 and 0.09 and the mean range overlap are of 0.61 and 0.15 for these two individuals respectively (see Material and Methods (4.2.1) for the formula).



Appendix 4, Figure A4: Graphical representation of the distribution of the duration of the stationary states. The duration in these stationary states varied between 7 and 207 days (median = 59 days).



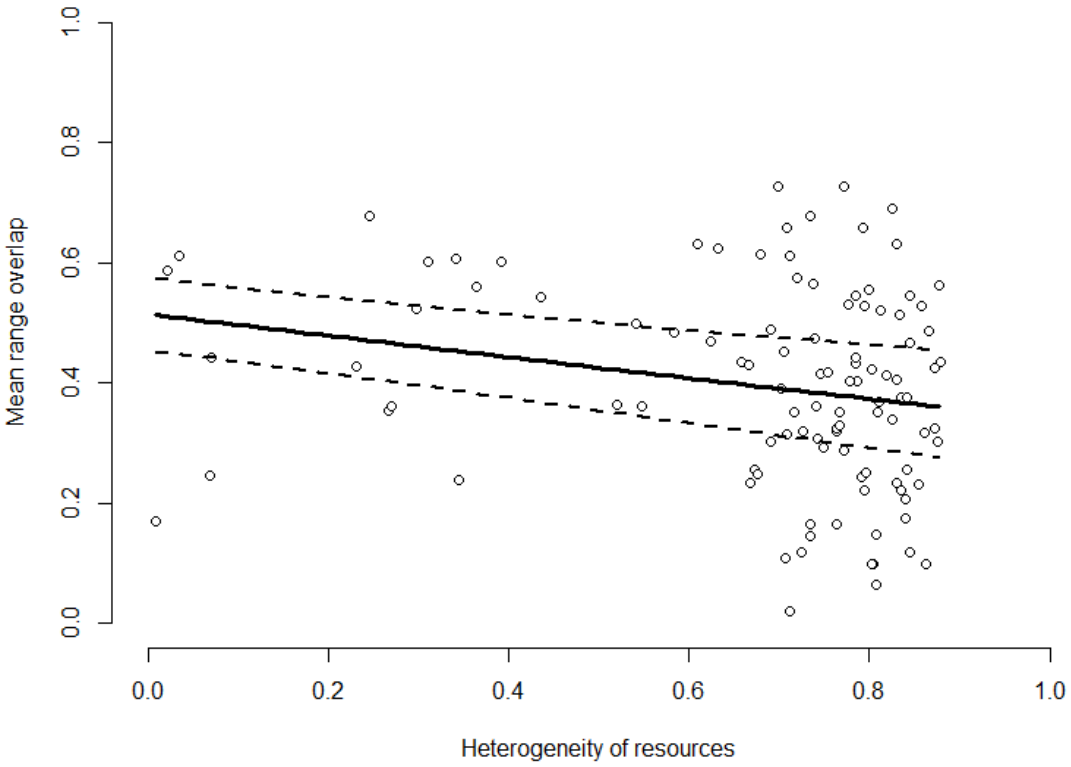
725

Appendix 5, Table A5: Summaries of the generalized linear models describing variation in mean range overlap and maximum habitat composition distance as a function of resource heterogeneity and resource predictability for the 90% isopleths. The most parsimonious models are in bold.

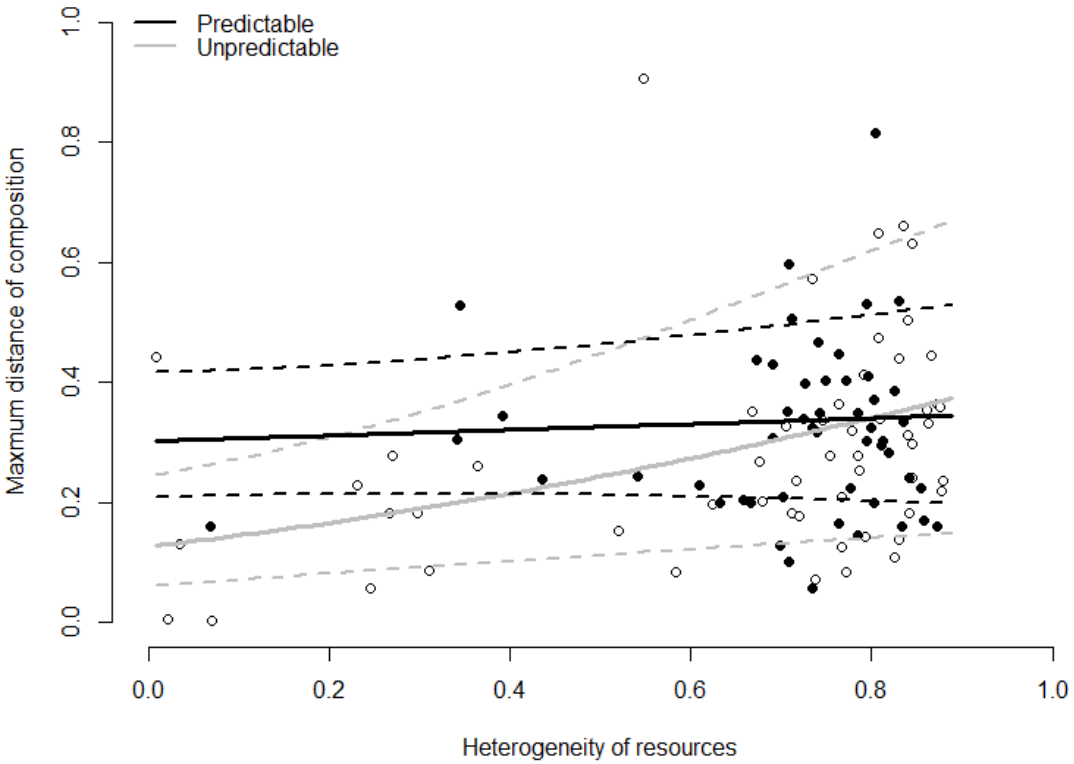
Models	k	Mean range overlap 90% isopleth			Maximum distance of composition 90% isopleth		
		AICc	ΔAICc	Weight	AICc	ΔAICc	Weight
heterogeneity x predictability + sex	6	-266.50	4.600	0.044	-309.40	-827.500	0.600
heterogeneity x predictability	5	-267.80	3.300	0.083	**-308.40**	**-826.500**	**0.373**
heterogeneity + predictability + sex	5	-267.60	3.500	0.076	-300.60	-818.700	0.007
heterogeneity + predictability	4	-269.10	2.000	0.158	-300.90	-819.000	0.008
heterogeneity + sex	4	-269.60	1.500	0.208	-300.00	-818.100	0.005
predictability + sex	4	-254.70	16.400	0.000	-266.10	-784.200	0.000
heterogeneity	3	**-271.10**	**0.000**	**0.430**	-300.10	-818.200	0.006
predictability	3	-255.20	15.900	0.000	-265.10	-783.200	0.000
sex	3	-256.50	14.600	0.000	-262.00	-780.100	0.000
constant	2	-256.90	14.200	0.000	-260.80	-778.900	0.000

730

Appendix 6, Figure A6: Graphical representation describing mean range overlap for the 90% isopleths as a function of resources heterogeneity. Dotted lines represent the confidence interval.



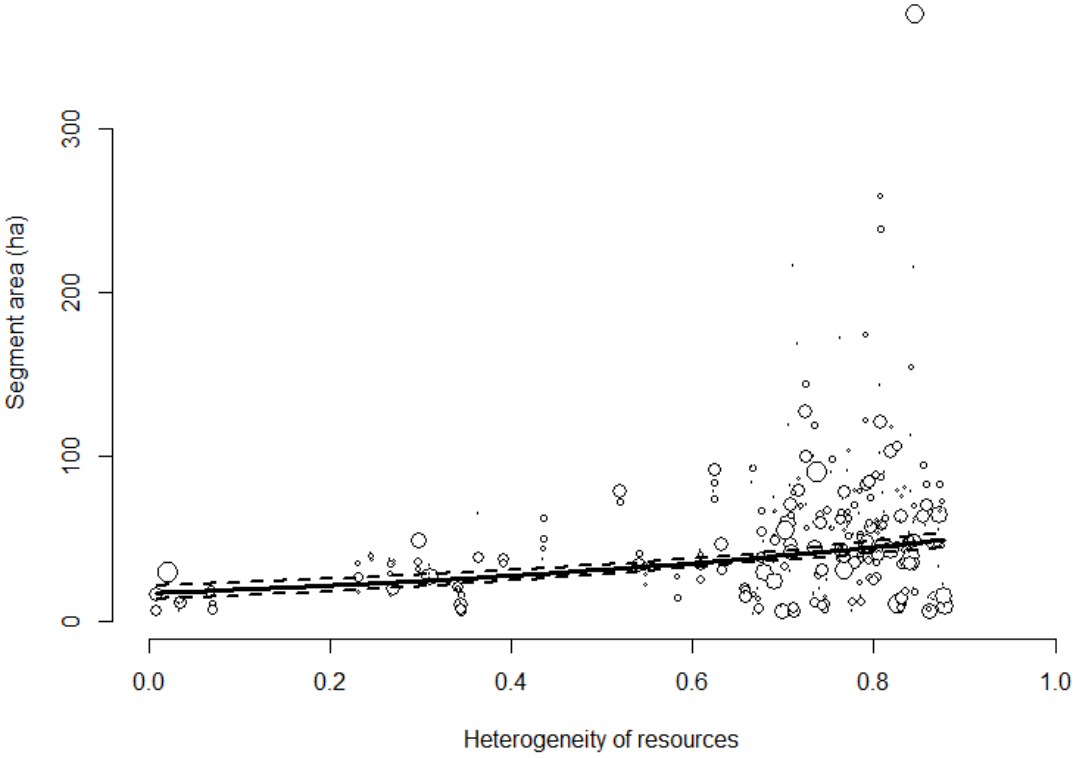
Appendix 7, Figure A7: Graphical representation describing maximum distance in terms of habitat composition for the 90% isopleths as a function of resources heterogeneity and predictability. Dotted lines represent the confidence interval.



Appendix 8, Table A8: Summaries of the linear mixed-effect models describing variation in the surface area of each segment as a function of resource heterogeneity and resource predictability as fixed effects with the individual's identity as a random effect for the 90% isopleths. The most parsimonious models are in bold.

Models	k	Surface area of each segment 90% isopleth		
		AICc	ΔAICc	Weight
heterogeneity x predictability + sex	7	518.10	518.100	0.063
heterogeneity x predictability	6	516.80	516.800	0.120
heterogeneity + predictability + sex	6	517.70	517.700	0.076
heterogeneity + predictability	5	516.20	516.200	0.165
heterogeneity + sex	5	516.00	516.000	0.178
predictability + sex	5	528.10	528.100	0.000
heterogeneity	4	**514.40**	**0.000**	**0.394**
predictability	4	526.20	526.200	0.001
sex	4	527.00	527.000	0.001
constant	3	525.00	525.000	0.002

Appendix 9, Figure A9: Graphical representation of the retained models of the segment area for the 90% isopleths in function of resources. The point size is proportional to the duration of each residency state and dotted lines represent the standard error.



Résumé

Le mouvement individuel agit directement sur la valeur adaptative d'un animal en impactant sa survie et son succès reproducteur. Il participe de façon importante à moduler la dynamique des populations et le fonctionnement des écosystèmes. Il a été montré que la variation spatiotemporelle des ressources et du risque conduit un animal à se déplacer entre patchs, pour accéder à des ressources disponibles en évitant les risques. En parallèle, il a été montré que la fidélité spatiale apporte de nombreux bénéfices aux individus, tels que de pouvoir mémoriser la localisation et la disponibilité des ressources et les exploiter de façon optimale, pouvoir effectuer une trajectoire plus efficace et ainsi échapper plus facilement aux prédateurs. Ces bénéfices les amènent à occuper un domaine vital stable pendant au moins une saison. Cependant, la distribution des ressources dans l'environnement n'est pas stable tout au long d'une saison. Cette étude vise à comprendre les mécanismes de mouvement à l'échelle intra-saisonnière, en analysant des trajectoires provenant de localisations GPS de 251 chevreuils et de 113 cerfs à travers la quasi-totalité de leur aire de répartition en Europe, puis en focalisant les analyses sur 105 individus d'une populations de chevreuils dans un paysage hétérogène. J'ai pu mettre en évidence que les deux espèces ne sont pas réellement sédentaires et n'occupent pas un domaine vital stable durant une saison donnée, mais adoptent une tactique de mouvement intra-saisonnière basée sur l'occupation de plusieurs domaines vitaux sous-saisonniers (sfHR), appelée tactique de multi-range. Les individus sont capables d'ajuster cette tactique, en termes de nombre et de surface des sfHR, ainsi que de distance parcourue entre sfHR, pour répondre au mieux à la variation spatiotemporelle de la distribution des ressources. Mon travail de recherche offre de nouvelles perspectives dans l'étude du mouvement animal, notamment puisque les variations dans la tactique de multi-range sont liées aux changements ou à l'hétérogénéité de l'environnement. Cela pourrait ainsi permettre aux espèces adoptant cette tactique de faire face aux changements globaux.

Mots clefs : écologie du mouvement, domaine vital sous-saisonnier, tactique de multi-range, résidence, migration, ongulés

---

Abstract

Individual movement directly impacts individual fitness, through its influence on survival and reproductive success. Movement affects population dynamics and therefore in ecosystem functioning. It has been shown that spatiotemporal variations in the distribution of resources and risk drive an animal to move among patches, to access available resources while minimizing the risk of dying. It has also been shown that spatial fidelity improves individual fitness, through the memorization of the location and availability of resources leading to an optimization of resource exploitation, and through the efficiency to find a refuge and escape a predator. All these benefits lead an animal to occupy a stable home range for, at least, a season. However, resource distribution within the environment is not constant over a given season. This study aims to understand mechanisms of movement at the intra-seasonal scale, analyzing trajectories from GPS locations of 251 roe and 113 red deer distributed across much of the European range of the two species, and then focusing on 105 roe deer individuals in a heterogeneous landscape. I highlighted that the two species are not really sedentary within a given season, but instead adopt a tactic based on the occupation of several sub-seasonal functional home ranges (sfHR), called the multi-range tactic. Individuals are able to adjust the number and the size of their sfHR, as well as the distance travelled among sfHR, in order to cope with spatiotemporal variation in resource distribution. This study offers new perspectives in the field of movement ecology, especially since variations in the multi-range tactic are linked with environmental changes or heterogeneity, allowing species which adopt this tactic to face global change.

Key words: movement ecology, sub-seasonal functional home range, multi-range tactic, residency, migration, ungulates