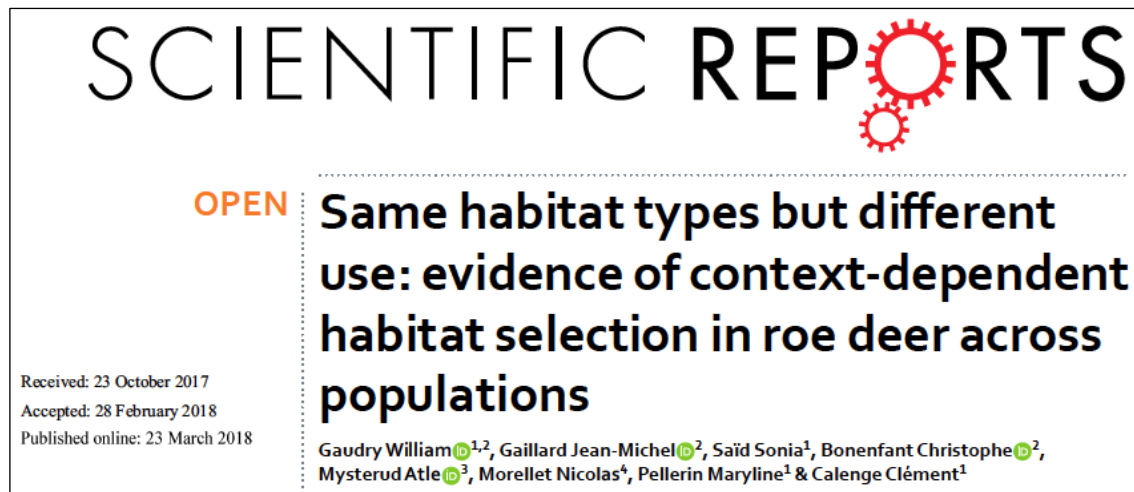


Mêmes types d'habitats mais utilisation différente : preuve d'une sélection de l'habitat dépendante du contexte chez les populations de chevreuils



Résumé

Avec l'essor de la technologie GPS, de nombreuses études ont mis en évidence l'utilisation de l'espace par les animaux mobiles et ont éclairé les mécanismes comportementaux sous-jacents à la sélection de l'habitat. La sélection de l'habitat et la variation de la fréquence ou de l'intensité des réponses fonctionnelles (c'est-à-dire la manière dont la sélection varie en fonction de la disponibilité) ont apporté un nouvel éclairage sur ces mécanismes au sein des populations de différents écosystèmes. **Cependant**, le lien entre la variation de la sélection de l'habitat et les conditions spécifiques à un site chez différentes populations confrontées à des conditions environnementales contrastées mais au même type d'habitat n'a pas encore été étudié. Nous avons cherché à combler cette lacune en comparant la sélection de l'habitat au sein du domaine vital de 61 chevreuils (*Capreolus capreolus*) pendant la phase la plus critique de leur cycle de vie dans trois zones d'étude présentant les mêmes types d'habitat mais des conditions environnementales différentes. Les chevreuils présentaient des différences marquées dans la sélection de leur habitat au sein de leur domaine vital, tant au sein d'une même population qu'entre différentes populations. Les femelles confrontées à des conditions environnementales défavorables ont clairement montré une **réponse fonctionnelle**, tandis que celles confrontées à des conditions environnementales favorables n'ont montré aucune réponse fonctionnelle. Ces résultats démontrent que l'utilisation d'un habitat donné par rapport à sa disponibilité varie fortement en fonction des conditions environnementales. Nos conclusions soulignent que la même composition de l'habitat peut conduire à des processus de sélection de l'habitat très différents dans des environnements contrastés.

INTRODUCTION

La **sélection de l'habitat** est un **processus hiérarchique** impliquant des décisions comportementales prises par un individu quant à l'habitat à utiliser par rapport à ceux disponibles à différentes échelles spatiales et temporelles^{1,2}. Traditionnellement, les études sur la sélection des ressources ont comparé l'utilisation d'une ressource à sa disponibilité à une échelle spatiale (c'est-à-dire un élément alimentaire, une parcelle de ressource, un

domaine vital, une distribution géographique)³ et temporelle⁴ (c'est-à-dire une seconde, une journée, une semaine, un mois, une année, une durée de vie) spécifique, en déduisant une sélection pour ou contre un type de ressource particulier lorsque l'utilisation n'est pas proportionnelle à la disponibilité^{5,6}. Bien que les progrès technologiques récents permettent de surveiller en continu les mouvements des animaux et d'analyser ainsi la sélection de l'habitat en tenant compte de l'ensemble des échelles spatiales, au lieu de cibler un nombre limité d'échelles spatiales prédéfinies, les quatre principaux ordres hiérarchiques de sélection définis par Johnson sont encore largement utilisés pour leur valeur heuristique. Deux échelles de sélection ont fait l'objet d'une attention particulière : l'échelle du paysage (**2e ordre**, qui consiste à comparer la composition du domaine vital à la composition du paysage et implique des processus de dispersion ou de migration saisonnière) et l'échelle du domaine vital (**3e ordre**), qui consiste à comparer le temps passé dans chaque type d'habitat au sein du domaine vital à sa composition et implique des comportements de recherche de nourriture et de repos à l'échelle quotidienne⁸.

À l'échelle du domaine vital, les animaux doivent faire correspondre l'utilisation relative des différents types d'habitats à leurs besoins vitaux actuels en fonction des ressources disponibles dans ces types d'habitats (par exemple, « habitat de recherche de nourriture » fournissant de la nourriture »s. « habitat de couverture » offrant une protection contre les prédateurs)⁹. Ainsi, les animaux sont susceptibles d'être confrontés à des **compromis**, tels que des compromis liés au risque, et la sélection de l'habitat est le résultat de ces compromis au sein de leur domaine vital^{10,11}. Comme ils affectent le rapport coûts/bénéfices de la sélection d'un habitat donné, la forme et l'intensité de ces compromis peuvent varier en fonction des changements dans la disponibilité relative des habitats fournissant différentes ressources essentielles^{12,13}. Un tel changement dans la force de la sélection de l'habitat en fonction de la disponibilité de l'habitat correspond à une **réponse fonctionnelle** dans la sélection de l'habitat¹². Il est primordial de tenir compte de la réponse fonctionnelle dans la sélection de l'habitat, car elle peut en fin de compte affecter la dynamique des populations. **En effet**, des études récentes ont démontré que la réponse comportementale des individus à la variation de la disponibilité des ressources entraîne des gains de fitness différents^{14,15}.

Des données empiriques indiquent que la forme des réponses fonctionnelles varie entre les populations de grands herbivores en fonction de la situation locale de compromis^{11,13}. Lorsque les animaux sont confrontés à un compromis entre nourriture et abri, une diminution de la disponibilité des habitats de recherche de nourriture devrait augmenter la force de sélection de ces habitats au détriment des habitats d'abri, ce qui conduit à une réponse fonctionnelle **négative**^{10,12,16}. Le cerf élaphe (*Cervus elaphus*) a augmenté sa sélection des pâturages (habitat de recherche de nourriture) au détriment des forêts (habitat de couverture) lorsque la disponibilité des pâturages diminuait dans les territoires individuels¹⁰. **En revanche**, lorsque les animaux sont confrontés à un compromis entre la quantité et la qualité de la nourriture, la valeur d'un habitat donné devrait augmenter avec sa disponibilité, ce qui conduit à une réponse fonctionnelle **positive**. Le renne (*Rangifer tarandus*) a de plus en plus sélectionné des habitats offrant un fourrage de haute qualité plutôt que des habitats riches en biomasse lorsque la disponibilité relative d'habitats offrant un fourrage de haute qualité augmente¹³.

La **force** de la **réponse fonctionnelle** varierait également selon les saisons¹⁰ ou entre les populations confrontées à des niveaux contrastés de disponibilité des ressources¹¹. Godvik et al.¹¹ ont constaté que la réponse fonctionnelle diffère selon les saisons entre deux populations de cerfs élaphe confrontées à des niveaux différents de disponibilité des pâturages et des forêts. **En été**, la réponse fonctionnelle est la plus forte dans la zone d'étude caractérisée par une forte disponibilité de forêts mais une faible disponibilité de pâturages, tandis que le schéma inverse est observé au printemps, la réponse fonctionnelle étant plus forte dans la zone d'étude où la disponibilité des pâturages est élevée. **Ainsi**, les effets interactifs entre la saison et la composition de l'habitat paysager pourraient influencer les compromis auxquels sont confrontés les animaux, générant des différences dans l'intensité des réponses fonctionnelles¹¹.

Des différences marquées dans la fréquence et l'intensité des réponses fonctionnelles peuvent même apparaître entre des populations très proches spatialement. Une telle variation dans la fréquence et l'intensité des réponses fonctionnelles entre des populations confrontées à des conditions environnementales différentes suggère que la relation entre l'utilisation d'un habitat et sa disponibilité peut être influencée par les conditions environnementales locales^{10,11}. **En effet**, la décision de recherche de nourriture prise par un individu dépend de la disponibilité d'autres ressources¹⁷. Il est donc primordial de tenir compte du contexte environnemental (c'est-à-dire les principaux facteurs limitants tels que le climat, la qualité des ressources, la présence de prédateurs) dans lequel une ressource est disponible afin d'évaluer de manière fiable les schémas d'utilisation de l'espace par les individus. **Cependant**, à notre connaissance, aucune étude n'a encore évalué de manière comparative entre populations comment l'utilisation des mêmes habitats, même après avoir contrôlé la disponibilité, peut différer en fonction du contexte, ce qui limite notre compréhension des mécanismes impliqués dans la sélection des habitats. Nous visons à combler cette lacune en comparant la sélection de l'habitat au sein du domaine vital chez les chevrettes adultes (*Capreolus capreolus*) pendant la période critique de leur cycle de vie (c'est-à-dire au printemps et en été, lorsque les dépenses énergétiques des femelles atteignent leur maximum)¹⁸ dans trois populations soumises à des conditions environnementales contrastées en termes de climat, de disponibilité des ressources, de pression de chasse et de compétition interspécifique.

Les chevreuils constituent un modèle particulièrement approprié pour étudier la sélection de l'habitat au sein des domaines individuels, car ils sont très sédentaires et font preuve d'une forte fidélité à leur domaine tout au long de leur vie^{19,20}, tout en étant très sélectifs à une échelle spatiale fine^{21,22}. **De plus, les femelles chevreuils sont des reproductrices à revenu (au sens de Jönsson²³) qui ne stockent aucune réserve corporelle pour faire face aux dépenses énergétiques élevées liées aux soins maternels.** Les chevrettes devraient donc être particulièrement sensibles aux variations de la disponibilité des ressources au printemps et en été, lorsque les coûts énergétiques de la fin de la gestation et du début de la lactation atteignent leur maximum²⁵. Nous émettons donc l'hypothèse que la sélection de l'habitat des chevrettes devrait différer d'une population à l'autre en fonction des changements des conditions environnementales et, plus précisément, des changements de la disponibilité des ressources. Nous nous attendons à ce que les femelles ne montrent aucune réponse fonctionnelle dans leur sélection de l'habitat lorsqu'elles sont confrontées à des conditions environnementales très favorables (c'est-à-dire absence de pression de chasse, forte disponibilité alimentaire, conditions météorologiques clémentes). **Au contraire**, les

chevrettes devraient privilégier la nourriture au détriment du couvert, ou la qualité alimentaire à la quantité, lorsque les conditions environnementales sont défavorables en raison d'une forte pression de chasse, d'une faible disponibilité ou qualité des ressources, ou de conditions météorologiques difficiles, ce qui entraîne des réponses fonctionnelles dans la sélection de l'habitat. **De plus**, nous nous attendons à ce que les chevrettes qui ont une proportion similaire de chaque type d'habitat dans leur domaine vital, mais qui vivent dans des conditions environnementales différentes, aient une utilisation différente de leur habitat. Par exemple, dans de bonnes conditions environnementales, l'utilisation d'un habitat favorable donné devrait être indépendante de sa disponibilité. Dans de telles conditions, le coût lié au temps passé à rechercher un habitat favorable devrait être compensé par la disponibilité des ressources dans cet habitat, même si ces habitats favorables sont rares dans le domaine vital. **À l'inverse**, dans de mauvaises conditions environnementales, en raison des coûts de recherche des ressources rares, la disponibilité d'un habitat favorable donné devrait atteindre un certain seuil pour être bénéfique lorsqu'il est utilisé. Un tel comportement devrait se produire lorsque le coût de la recherche d'un habitat favorable est si élevé qu'il ne peut être compensé par le bénéfice associé à l'utilisation des ressources disponibles dans cet habitat favorable. Ainsi, dans de mauvaises conditions environnementales, nous nous attendons à ce que la disponibilité d'un habitat favorable présente un seuil au-delà duquel il devrait être de plus en plus sélectionné.

Tableau 1. Biomasse végétale moyenne (c'est-à-dire un indicateur de la quantité de fourrage), présence de charmes (c'est-à-dire un indicateur de la qualité du fourrage) et ouverture de la forêt estimée comme la visibilité horizontale à 25 mètres du centre de chaque parcelle d'habitat (c'est-à-dire un indicateur de la couverture protectrice) caractérisant chaque type d'habitat dans les trois zones d'étude situées en France. CWS = taillis sous futaie

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

RESULTATS

Estimation de la qualité et de la quantité du fourrage

Nous avons constaté d'importantes variations dans la qualité et la quantité du fourrage entre les types d'habitats, mais également entre les trois populations (**Tableau 1**). Dans la Réserve Biologique Intégrale de Chizé (ci-après CH), la qualité et la quantité du fourrage étaient inversement corrélées (**Tableau 1**). Les arbustes fournissaient une grande quantité de fourrage de mauvaise qualité, tandis que les taillis sous futaie (ci-après TSF), c'est-à-dire les peuplements forestiers matures, fournissaient une quantité moindre de fourrage de bonne qualité. Les chevreuils de CH ont donc dû faire un **compromis** entre la quantité et la qualité du fourrage. Dans la réserve nationale de chasse et de faune sauvage de La Petite Pierre (ci-après PP), la qualité du fourrage est restée faible et similaire entre les types d'habitats, mais la quantité de fourrage était plus élevée dans les arbustes et dans les peuplements en phase de perchis (composés de jeunes arbres) que dans les TSF. Les chevreuils de la LPP devraient donc sélectionner les arbustes et les peuplements en phase de perchis en fonction de leur évaluation du fourrage. Dans le Territoire « Étude et Expérimentation » de Trois-Fontaines (ci-après TF), tous les types d'habitats présentaient une quantité élevée de fourrage de haute qualité. Dans cette population, les chevreuils devraient être peu sélectifs.

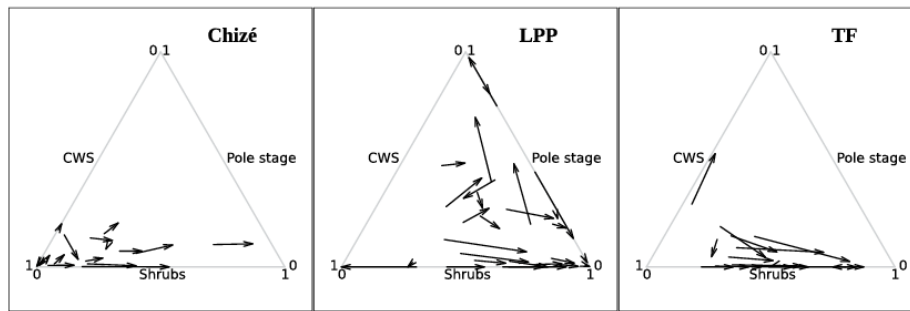


Figure 1. Graphiques ternaires montrant les vecteurs de marginalité de chaque chevreuil surveillé à Chizé, La Petite Pierre et Trois-Fontaines

Modèles de sélection de l'habitat du chevreuil dans les trois sites

Comme prévu, les modèles de sélection de l'habitat du chevreuil différaient nettement entre les trois populations (Figures 1 et 2). Le modèle f_2 , qui suppose que la sélection de l'habitat était différente entre les trois zones d'étude, s'est avéré beaucoup plus adapté que le modèle f_1 , qui ne supposait aucune différence dans la sélection de l'habitat entre les trois zones d'étude (différence de DIC = 12, SE = 5). Nous avons ensuite utilisé le modèle 2 pour prédire l'utilisation moyenne de l'habitat par les chevreuils (distribution a posteriori de la médiane du vecteur $p_{s,t} = \{p_{s,t,h}\}_{h=1}^3$) pour différentes compositions possibles des domaines vitaux dans les trois sites (Fig. 2). La Figure 2 présente les prédictions du modèle sélectionné pour un sous-ensemble d'individus ayant des compositions de domaines vitaux représentatives afin d'illustrer la réponse fonctionnelle très variable en fonction de la disponibilité relative des différents types d'habitats dans les domaines vitaux individuels (voir la section Matériel et méthodes pour plus d'informations sur la manière dont ces animaux « représentatifs » ont été choisis). Le lecteur peut tracer ce graphique pour tout autre animal de notre ensemble de données à l'aide de la fonction « margin-alityDots » de notre package « roedeer3sites » disponible sur github. Voir en particulier la section 5 des exemples sur la page d'aide de cette fonction).

À CH et LPP, la sélection des arbustes a varié en fonction de leur disponibilité, ce qui indique une réponse fonctionnelle dans la sélection de l'habitat. En dessous d'une disponibilité de 20%, les arbustes ont été évités (c'est-à-dire utilisés moins que prévu compte tenu de leur disponibilité, comme l'illustrent les prévisions du modèle pour le chevreuil X48_ch à CH et X24_Ipp à LPP, Fig. 2), tandis qu'au-dessus de ce seuil de disponibilité, les chevreuils ont fortement sélectionné ce type d'habitat (comme l'illustrent les prévisions du modèle pour le chevreuil X15_ch au CH et X4_Ipp au LPP, Fig. 2). Ce changement dans la sélection des arbustes s'est clairement produit au CH et au LPP (Fig. 1). De même, les chevreuils du LP évitaient le stade de tige lorsque ce type d'habitat couvrait moins de 50% de leur domaine vital. Cependant, lorsque la disponibilité du stade de perche a augmenté, nous avons observé une variation marquée de la force et de la direction de la sélection parmi les chevreuils, ce qui a conduit à la fois à un schéma de sélection général vague au niveau de la population (voir les vecteurs de marginalité observés sur la Figure 1) et à une grande incertitude quant à la force attendue de la sélection (comme l'illustrent les prévisions du modèle pour le chevreuil X31_Ipp sur la Figure 2). À CH, aucune sélection détectable n'a été observée pour le stade de tige : la distribution a posteriori des vecteurs de marginalité était caractérisée par une grande incertitude (comme l'illustrent les prévisions du modèle pour les chevreuils X33_ch et X277_ch sur la Figure 2). Les chevreuils à TF ont fortement évité le stade de la tige lorsque

ce type d'habitat était disponible, comme l'illustrent les prévisions du modèle pour les chevreuils X48_tf et X50_tf sur la [Figure 2](#)), mais aucun schéma de sélection clair n'est apparu pour les deux autres types d'habitat. Les arbustes n'ont été ni sélectionnés ni évités à TF (comme l'indique la grande incertitude des vecteurs de marginalité prédits par notre modèle pour les chevreuils X31_tf et X42_tf sur la [Figure 2](#)). L'examen des **vecteurs de marginalité** observés ([Figure 1](#)) a révélé que la composition du domaine vital de trois chevreuils différait nettement de celle des autres individus. En comparant les résultats des modèles avec et sans ces trois individus, nous avons pu conclure avec certitude que ces trois individus particuliers n'ont pas influencé les résultats (voir la page d'aide de l'ensemble de données « coefficientsModel2 » dans le paquet « roedeer3sites » fourni sur github pour reproduire cette comparaison).

Sélection de l'habitat des chevreuils partageant une composition similaire de leur domaine vital dans trois sites différents

Afin d'évaluer les différences entre les zones d'étude en matière de sélection des différents types d'habitats en fonction de leur disponibilité, nous avons calculé les rapports logarithmiques entre l'utilisation attendue dans deux zones (pour chaque paire de sites A/B), puis les probabilités que ce rapport logarithmique soit supérieur à 0, ce qui signifie que la sélection de l'habitat par les chevreuils est la même dans les deux zones ([Fig. 3](#)). Les zones en gris clair correspondent aux domaines vitaux où cette probabilité est inférieure à 5% (indiquant que l'habitat est plus intensivement utilisé dans le site B placé au dénominateur du rapport logarithmique), tandis que les zones en noir correspondent aux cas où cette probabilité est supérieure à 95% (indiquant que l'habitat est plus intensivement utilisé dans le site A placé au numérateur du rapport logarithmique). **Comme prévu**, l'utilisation d'un type d'habitat donné ne dépendait pas seulement de la disponibilité de l'habitat, mais aussi du site (c'est-à-dire des conditions environnementales). **En effet**, nous avons constaté une grande variation dans l'utilisation de l'habitat parmi les individus partageant des types de domaine vital similaires dans les trois populations présentant des conditions environnementales contrastées. Conformément à nos résultats précédents, aucune différence n'a été observée dans la sélection des arbustes entre CH et LP, c'est-à-dire que la sélection était indépendante du contexte environnemental. Il existait toutefois une différence marquée entre TF et les deux autres zones. Les arbustes étaient plus fortement sélectionnés lorsqu'ils étaient rares dans TF par rapport à CH et LP. **À l'inverse**, les arbustes étaient plus fortement sélectionnés lorsqu'ils étaient très disponibles dans CH et LPP par rapport à TF. **D'autre part**, il n'y avait aucune preuve d'une sélection différente du stade de tige entre LP et TF, mais les chevreuils évitaient davantage les tiges disponibles à TF et LPP qu'à CH. **De plus**, lorsque les tiges et les arbustes étaient rares, les CWS étaient plus fortement sélectionnés à LPP qu'à CH et TF. Enfin, lorsque les CWS étaient rares, ils étaient plus intensivement utilisés à TF qu'à LP et CH.

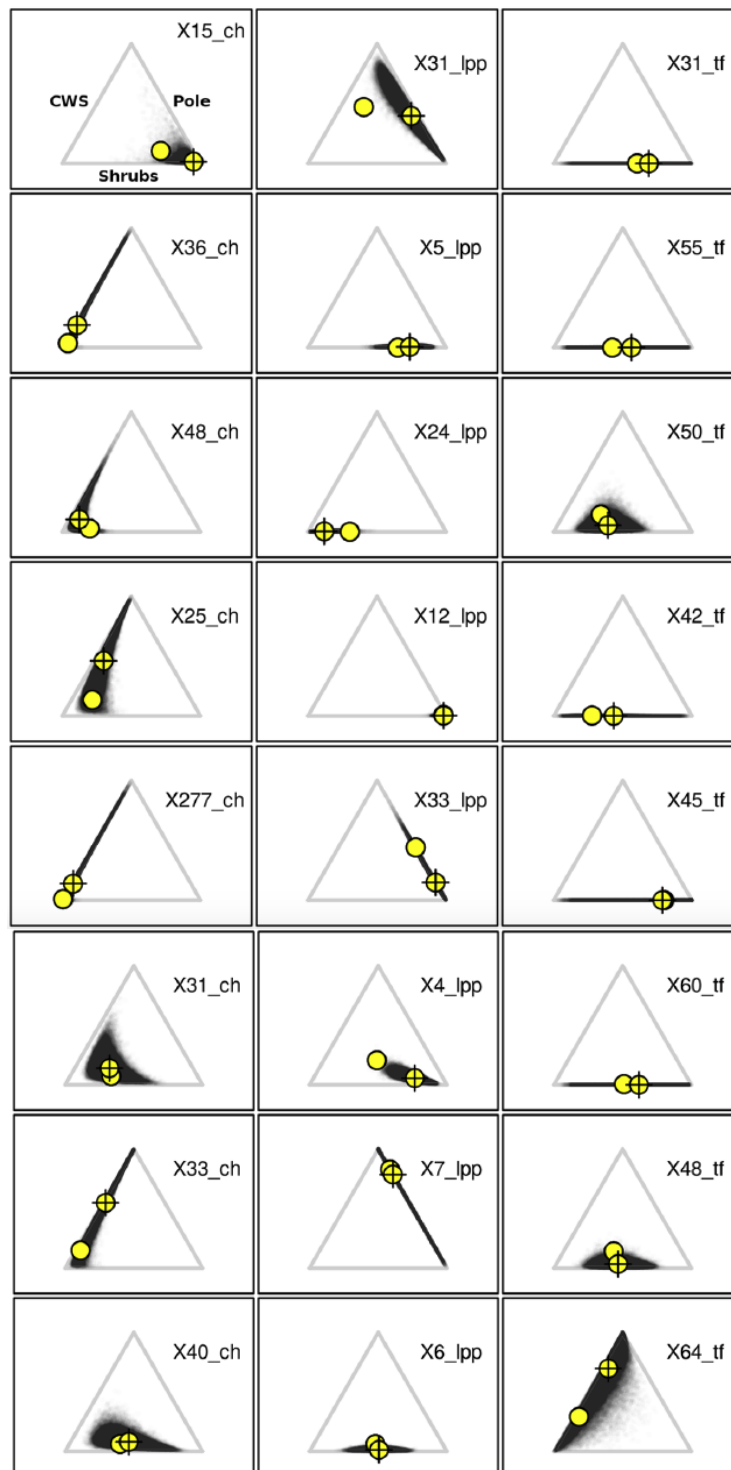


Figure 2. Distribution postérieure prévue de la marginalité dans le triangle écologique pour 8 chevrettes sélectionnées comme « représentatives » du contexte environnemental disponible dans chaque zone d'étude. La colonne de gauche correspond aux femelles suivies à Chizé (nom des animaux se terminant par « _ch »), la colonne centrale correspond aux femelles suivies à La Petite Pierre (nom des animaux se terminant par « _lpp ») et la colonne de droite correspond aux femelles suivies à Trois-Fontaines (nom des animaux se terminant par « _tf »). Pour chaque domaine vital disponible, nous avons prédit la distribution a posteriori de la probabilité d'utilisation en calculant, pour chaque vecteur de paramètres échantillonné par le MCMC, le vecteur prédit correspondant des proportions d'utilisation de l'habitat (chaque prédiction correspondant à un vecteur de paramètres échantillonné est représentée par un point gris translucide sur ce graphique). Pour chaque animal, la distribution des points sur le triangle écologique représente la distribution de l'utilisation de l'habitat. Le cercle vide représente l'habitat disponible dans le domaine d'activité, et le cercle avec une croix représente la moyenne de la distribution de l'utilisation de l'habitat (c'est-à-dire la marginalité moyenne)

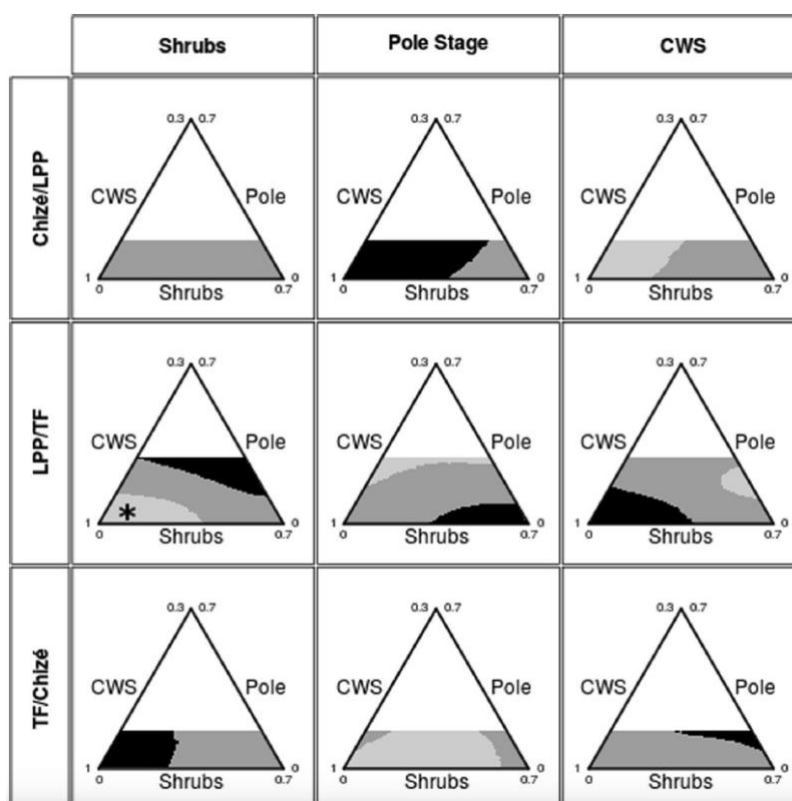


Figure 3. Quantification des différences dans la sélection du même type d'habitat par les chevrettes de cerf dans trois sites d'étude en France. Pour une paire de sites étudiés (A et B, lignes) et un type d'habitat focal donné (h, colonnes), les zones en gris clair correspondent à la composition du domaine vital conduisant à une utilisation plus intensive du type d'habitat focal dans B que dans A (la signification statistique est atteinte lorsque la probabilité que l'utilisation de l'habitat focal soit plus importante dans B que dans A est supérieure à $P > 0,95$). Les zones noires correspondent aux domaines vitaux où le modèle d'utilisation de l'habitat focal est inversé (c'est-à-dire que l'utilisation de l'habitat focal est plus importante sur le site A que sur le site B avec $P > 0,95$). Les zones grises foncées correspondent à la composition des domaines vitaux sans différence détectable dans le modèle d'utilisation de l'habitat focal entre les sites. Prenons par exemple le panneau contenant l'astérisque (comparaison entre LPP/TE, habitat focal : arbustes). Un individu dont la composition du domaine vital est définie par l'astérisque (c'est-à-dire dominée par les TSF et avec une faible proportion d'arbustes et de stades de tiges) utiliserait les arbustes de manière plus intensive s'il vivait dans TF que dans LPP. Il convient de noter que pour chaque paire de sites A/B, nous avons évalué la signification de cette comparaison uniquement pour les compositions du domaine vital qui étaient potentiellement disponibles dans les deux zones d'étude A et B, ce qui explique pourquoi nous n'avons pas calculé cette probabilité sur l'ensemble du triangle écologique (zones blanches).

DISCUSSION

La caractérisation de la sélection des habitats et de la variation des **réponses fonctionnelles** dans l'utilisation des habitats par les grands mammifères est de plus en plus courante grâce à l'essor récent de la technologie GPS^{10,11,26}. La plupart des études font état de schémas de sélection spécifiques à un site pour un ensemble donné de types d'habitats^{16,26}. **Cependant**, pour déterminer si ces conclusions sont valables d'un site à l'autre, il est important de quantifier la quantité et la qualité du fourrage. Nos mesures directes de la couverture végétale et de la qualité et de la quantité de fourrage dans chaque type d'habitat nous ont fourni une occasion unique d'évaluer avec précision la valeur d'un type d'habitat donné pour les individus dans diverses conditions environnementales. Nous avons pu montrer que, même pour un type d'habitat donné, la quantité et la qualité du fourrage variaient considérablement d'une zone d'étude à l'autre (**Tableau 1**), probablement en réponse à la variation des conditions environnementales locales²⁷. **En effet**, la comparaison du temps passé dans chaque type d'habitat par les chevreuils de différentes populations a fourni des informations importantes sur les **mécanismes sous-jacents** à l'utilisation de l'habitat et à l'apparition de réponses fonctionnelles. Nous avons constaté que les chevreuils femelles différaient nettement dans leur choix d'habitat, tant au sein d'une même population que d'une

population à l'autre, face à des conditions environnementales variées. Dans les conditions environnementales globalement défavorables (CH et LP), les chevrettes ont **clairement montré** une réponse fonctionnelle dans leur sélection de l'habitat, alors que nous n'avons détecté aucune réponse fonctionnelle dans les conditions environnementales les plus favorables (TF). Une telle variation de l'occurrence de la réponse fonctionnelle en fonction du site a déjà été signalée chez l'élan (*Alces alces*)¹¹. **Cependant**, la prise en compte des variations des conditions environnementales a fourni des informations importantes sur les mécanismes sous-jacents à l'occurrence de la réponse fonctionnelle.

Dans les zones CH et LPP, les chevreuils évitaient les habitats arbustifs lorsqu'ils étaient moins fréquents dans leur domaine vital, mais les sélectionnaient lorsqu'ils couvraient plus de 20% de celui-ci. Cependant, les compromis à l'origine de ces réponses fonctionnelles différaient entre les deux zones d'étude. Dans la zone CH, les arbustes fournissaient la plus grande biomasse et la meilleure qualité de CWS (**Tableau 1**), ce qui amenait les chevreuils à faire un compromis entre la qualité et la quantité de fourrage. **Par conséquent**, la réponse fonctionnelle que nous avons observée à CH reflète le compromis pour les femelles entre l'habitat offrant la plus grande **quantité** de fourrage et l'habitat offrant la meilleure **qualité** de fourrage afin d'obtenir suffisamment d'énergie pour satisfaire leurs besoins pendant la période critique de forte demande énergétique. Une **sélection croissante** de l'habitat offrant la plus grande quantité de fourrage au détriment d'une utilisation réduite de l'habitat comprenant le fourrage de la meilleure qualité est une tactique courante chez les grands herbivores confrontés à de mauvaises conditions environnementales^{13,26}. Par exemple, Hansen et al.¹³ ont rapporté que dans les zones de mauvaise qualité, les femelles rennes sélectionnent plus intensivement des habitats productifs avec une biomasse et une couverture végétale élevées que les rennes dans les zones où la disponibilité de fourrage de haute qualité est plus importante. Chez un animal à reproduction saisonnière comme le chevreuil, qui dépend principalement de la qualité du fourrage pendant la période printemps-été, qui correspond à la période critique de forte demande énergétique des femelles pour la reproduction²⁵, le résultat d'un tel comportement devrait être encore plus coûteux. **En effet**, Pettorelli et al.²⁸ ont démontré qu'en Suisse, les femelles dont le territoire d'origine était couvert d'une végétation de mauvaise qualité perdaient leurs faons dans une proportion beaucoup plus importante que les autres femelles.

En revanche, dans la zone LPP, les arbustes offrent à la fois la biomasse végétale la plus élevée et la meilleure couverture protectrice, tandis que la disponibilité de ressources alimentaires de haute qualité reste faible et similaire dans les trois types d'habitats (**Tableau 1**). **Par conséquent**, les chevrettes en LP n'ont pas à sacrifier la qualité au profit de la quantité entre des ressources spatialement séparées. **À l'appui et contrairement à la situation observée en CH**, la réponse fonctionnelle de l'utilisation de l'habitat n'était pas liée à un compromis mesurable entre nourriture et couverture, ni à un compromis entre qualité et quantité en LP, tel que mesuré au niveau du paysage. Comme le suggèrent Mabilie et al.¹¹, la réponse fonctionnelle observée pourrait s'expliquer par le fait que les chevreuils sont confrontés à un compromis à l'échelle spatiale inférieure, celle des parcelles alimentaires¹³. **De plus**, contrairement aux chevreuils de CH, ceux de LPP vivent en sympatrie avec les cerfs élapes et peuvent souffrir de la compétition interspécifique pour la nourriture²⁹. **Ainsi, le résultat de la compétition interspécifique pourrait fournir une explication alternative aux schémas observés**. **En effet**, lorsqu'elles choisissent l'habitat présentant la plus forte biomasse

alimentaire (c'est-à-dire les arbustes et les stades de tiges), les chevrettes pourraient essayer de réduire la compétition pour les ressources alimentaires avec les cerfs²⁹, tout en bénéficiant finalement d'un abri pour se protéger des chasseurs^{30,31}. Cette sélection d'un habitat offrant un abri dans les zones où les animaux sont fortement chassés est également une tactique courante permettant aux individus de se protéger des chasseurs^{16,30,32}. Lorsque la disponibilité des arbustes dans le domaine vital est tombée en dessous de 20%, les chevreuils ont eu tendance à privilégier les TSFs offrant un mauvais couvert et une faible biomasse végétale. Une sélection aussi forte est surprenante compte tenu de la faible valeur de cet habitat pour les chevreuils (mauvais couvert protecteur et faible biomasse végétale). La sélection des TSFs lorsque la disponibilité des arbustes est trop faible pourrait refléter un comportement sous-optimal généré par la compétition entre les femelles, qui pourrait être territoriale au printemps et en été. **De plus**, la sélection des TSFs pourrait également résulter d'une augmentation des coûts de recherche des parcelles d'arbustes³⁰ ou d'un épuisement des ressources alimentaires lorsque les parcelles d'habitat de qualité sont trop rares²⁶.

Contrairement à CH et LP, les chevrettes de TF n'ont pas montré de réponse fonctionnelle, mais ont plutôt présenté une grande **variation individuelle** dans la sélection de l'habitat. Les chevrettes de TF ne sont pas soumises à la pression de la chasse et bénéficient notamment de ressources abondantes et de grande qualité pendant la période critique de mise bas. **En conséquence**, la sélection de l'habitat devrait être principalement déterminée par la variation spatiale de la disponibilité du fourrage. Les chevrettes de TF avaient facilement accès à une grande quantité de fourrage de haute qualité dans tous les types d'habitat (**Tableau 1**). **Ainsi**, les bonnes conditions environnementales dont bénéficient les femelles à TF peuvent expliquer à la fois l'utilisation sélective limitée de l'habitat et la grande variation interindividuelle dans la sélection de l'habitat que nous avons observée à l'échelle du domaine vital. Dans des conditions favorables, les individus devraient être moins sélectifs^{10,11,34} et leur utilisation de l'habitat devrait dépendre principalement de la disponibilité des ressources, ce qui favorise une plus grande diversité des tactiques d'utilisation de l'habitat entre les individus par rapport aux chevreuils vivant dans des zones plus pauvres telles que CH et LPP^{11,13}. Nos résultats suggèrent que les femelles chevreuils sont contraintes d'adopter quelques tactiques d'utilisation de l'habitat adaptées dans des conditions environnementales défavorables (CH, LP), ce qui favorise une **réponse fonctionnelle**. **À l'inverse**, dans de bonnes conditions environnementales sans facteurs limitants majeurs à l'échelle du domaine vital, comme c'est le cas dans TF, les chevrettes sont moins contraintes par la disponibilité des ressources et peuvent adopter une plus grande diversité de tactiques d'utilisation de l'espace.

Grâce à cette nouvelle approche méthodologique, notre étude a permis d'aller plus loin en comparant l'utilisation de l'habitat entre des individus partageant une composition similaire de leur domaine vital dans des conditions environnementales contrastées (**Fig. 3**). Nos résultats suggèrent que la manière dont différents types d'habitats, voire un même type d'habitat, sont utilisés par rapport à leur disponibilité varie fortement en fonction des conditions environnementales spécifiques au site. **En effet**, nous avons démontré que les chevrettes partageant une composition similaire de leur domaine vital **ajustent** leur **sélection** d'un type d'habitat donné en fonction du contexte environnemental général du site étudié. Les chevrettes vivant dans un environnement riche tel que TF semblent tirer profit de l'utilisation d'un habitat rare, tandis que lorsqu'elles vivent dans des conditions plus pauvres, comme en CH et LPP, elles sont confrontées à des facteurs limitants plus importants qui les

conduisent à n'utiliser un habitat que lorsqu'il est abondant au-delà d'un certain **seuil** dans leur **domaine vital**. Notre constatation d'une **variation marquée** dans l'utilisation de l'habitat chez les chevrettes partageant une composition similaire de leur domaine vital mais confrontées à des conditions environnementales différentes suggère que l'utilisation d'un type d'habitat donné ne dépend pas seulement de sa disponibilité dans le domaine vital, mais aussi du contexte général dans lequel il est disponible. **Enfin**, nos résultats suggèrent que l'on pourrait s'attendre à une plus grande diversité des schémas d'utilisation de l'espace chez les chevreuils dans des conditions environnementales très favorables, tandis que dans des environnements contraignants, les chevreuils doivent faire face à des situations de **compromis** et présentent donc une moindre diversité des schémas d'utilisation de l'espace.

Matériel et méthodes

Zones d'étude

Le travail sur le terrain a été réalisé auprès de trois populations de chevreuils (Fig. 4) dans des zones présentant des différences marquées en termes de climat, de composition du sol, de composition forestière et de productivité forestière. De plus, ces populations étaient soumises à différents régimes de gestion. Les chevreuils étaient chassés assez intensivement tout au long de l'année et vivaient en sympatrie avec les cerfs élaphe à La Petite Pierre, alors qu'ils n'étaient pas chassés et vivaient en l'absence de cerfs élaphe à Chizé et Trois-Fontaines.

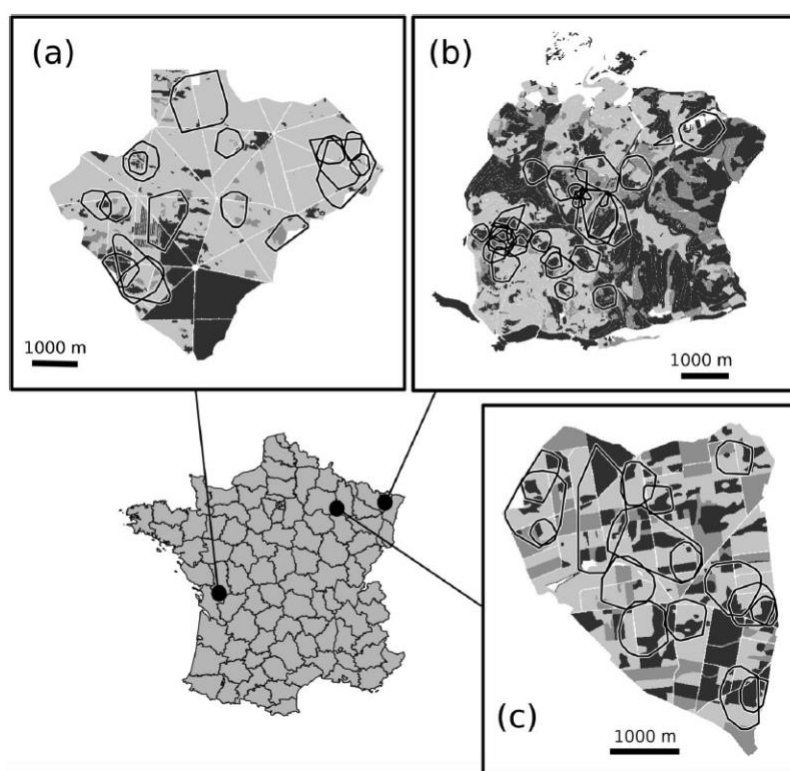


Figure 4. Cartes des trois zones d'étude avec leur emplacement en France : (a) Chizé, (b) La Petite Pierre, (c) Trois-Fontaines. Les domaines vitaux des chevrettes que nous avons suivies ont été reportés sur les cartes. Trois types d'habitats ont été définis dans chaque zone d'étude : arbustes (gris foncé), stade de têtardage (gris normal) et taillis sous futaie (gris clair). Cette figure a été réalisée à l'aide du logiciel R 3.4.0 (<http://www.R-project.org/>)

La **Réserve Biologique Intégrale de Chizé** (CH), une forêt clôturée de 26,14 km², est située dans l'ouest de la France (46°05'N, 0°25'O ; 47 à 101 m d'altitude). Le climat est océanique, caractérisé par des hivers doux (température moyenne en janvier de 5,5°C), des étés chauds et secs (température moyenne en juillet de 20,5°C et précipitations totales en juillet-août de 98,0 mm) et des sécheresses estivales fréquentes. Les sols sont peu profonds, caillouteux et essentiellement calcaires sous des sols crayeux dans la partie nord de la réserve et des sols calcaires ou argileux dans la partie sud³⁵. La canopée forestière est dominée par le

chêne (*Quercus* sp.) avec des taillis riches principalement dominés par le charme (*Carpinus betulus*) et l'érable (*Acer monspessulanum*, *Acer campestre*) dans la partie nord et un taillis plus pauvre dominé par le hêtre (*Fagus sylvatica*) dans la partie sud. La productivité de la forêt CH est faible (moyenne à long terme de 3,77 m³ de bois produit par hectare et par an, Inventaire Forestier National), en partie à cause des sécheresses estivales fréquentes.

La **forêt de La Petite Pierre** (LPP), d'une superficie de 26,74 km², est située dans les Vosges, dans le nord-est de la France (48°58'N, 7°00'E ; 300 à 400 m d'altitude). Le climat de la LPP est continental, caractérisé par des hivers doux (température moyenne quotidienne en janvier de 0,6°C) et des étés frais (température moyenne quotidienne en juillet de 18,4°C et précipitations totales en juillet-août de 175,0 mm). Cette forêt est composée d'une mosaïque d'espèces de conifères et de feuillus, notamment le hêtre, le sapin blanc (*Abies alba*), l'épicéa commun (*Picea abies*) et le pin sylvestre (*Pinus sylvestris*). Le substrat gréseux produit des sols acides et pauvres qui favorisent une forêt peu diversifiée et peu productive (moyenne à long terme de 5,78 m³ de bois produit par hectare et par an, Inventaire Forestier National).

Le **Territoire d'Étude et d'Expérimentation de Trois-Fontaines** (TF), une forêt clôturée de 13,60 km² située dans le nord-est de la France (48°43'N, 4°56'E ; 130 à 230 m d'altitude). Le climat est continental avec des hivers doux (température moyenne journalière en janvier de 2,0°C) et des étés chauds mais pas secs (température moyenne journalière en juillet de 19,0°C et précipitations totales en juillet-août de 130,0 mm). La canopée forestière est dominée par le chêne et le hêtre avec un taillis riche dominé par le charme. Le sol est fertile et la forêt très productive, comme l'indique la moyenne à long terme de 5,92 m³ de bois produit par hectare et par an (Inventaire Forestier National).

À la suite de l'ouragan qui a frappé les trois zones d'étude en décembre 1999, le paysage forestier a subi de profonds changements. Une proportion importante d'arbres est tombée sur tous les sites : 19% à CH (4,97 km², principalement dans la forêt de hêtres de la partie sud), 18% à LPP (4,80 km²) et 29% à TF (3,99 km²), ce qui a entraîné une augmentation de la disponibilité de la nourriture pour les chevreuils³⁸.

Données sur les chevreuils

Toutes les méthodes ont été approuvées par les autorités (ministère français de l'Environnement). Les captures de chevreuils ont été effectuées conformément aux conditions détaillées dans l'agrément spécifique délivré à l'Office national de la chasse par la préfecture de Paris (accord n° 2009-014). De 2003 à 2008, des chevrettes ont été capturées à l'aide de filets (CH et TF) ou de pièges (LP) entre janvier et mars. Seules les femelles adultes (> 1 an) ont été équipées de colliers GPS (GPS Lotek 3300 et 3300 S) et relâchées sur place. Dans la mesure du possible, nous avons recapturé les femelles précédemment équipées de colliers et remplacé la batterie du GPS afin de suivre les individus pendant plusieurs années consécutives. Au total, 61 femelles différentes ont été équipées de colliers GPS (17 dans le CH, 17 dans le TF et 27 dans le LPP). Les colliers ont été programmés pour obtenir une position GPS toutes les 4 heures tout au long de l'année, mais nous n'avons conservé que les positions enregistrées entre avril (c'est-à-dire la fin de la gestation) et août (c'est-à-dire la période du rut), car cette période correspond à la phase la plus critique du cycle de vie des chevrettes en termes de dépense énergétique (c'est-à-dire la fin de la gestation et le début de la lactation). Nous n'avons conservé que les positions dont la dilution de précision (PDOP) était inférieure à 5³⁹.

Types d'habitats...

Estimation de la quantité et de la qualité du fourrage...

Ratios de sélection et vecteurs de marginalité...

Modèle bayésien d'utilisation de l'habitat...

Comparaison de la sélection de l'habitat entre les zones d'étude...

References

1. Senft, R. L. *et al.* Large herbivore foraging and ecological hierarchies. *Bioscience*. 37, 789–799 (1987).
2. Hall, L., Krausman, P. & Morrison, M. The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildl. Soc. Bull.* 25, 173–182 (1997).
3. Johnson, D. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology*. 61, 65–71 (1980).
4. Bailey, D. W. *et al.* Mechanisms that result in large herbivore grazing distribution patterns. Invited Synthesis Paper. *J. Range Manage.* 49, 386–400 (1996).
5. Aebischer, N. J., Robertson, P. A. & Kenward, R. E. Compositional analysis of habitat use from animal radio-tracking data. *Ecology*. 74, 313–325 (1993).
6. Manly, B. F. J., McDonald, L. L., Thomas, D. L., McDonald, T. L. & Erickson, W. P. Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies (Second edition, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands, 2002).
7. Kays, R., Crofoot, M. C., Jetz, W. & Wikelski, M. Terrestrial animal tracking as an eye on life and planet. *Science*. 348, 1122–1133 (2015).
8. Morris, D. W. Ecological scale and habitat use. *Ecology*. 68, 362–369 (1987).
9. Dussault, C. *et al.* Linking moose habitat selection to limiting factors. *Ecography*. 28, 619–628 (2005).
10. Godvik, I. M. R. *et al.* Temporal scales, trade-offs, and functional responses in red deer habitat selection. *Ecology*. 90, 699–710 (2009).
11. Mabilde, G. *et al.* Linking trade-offs in habitat selection with the occurrence of functional responses for moose living in two nearby study areas. *Oecologia*. 170, 965–977 (2012).
12. Mysterud, A. & Ims, R. A. Functional responses in habitat use: availability influences relative use in trade-off situations. *Ecology*. 79, 1435–1441 (1998).
13. Hansen, B. B., Herfindal, I., Aanes, R., Saether, B. E. & Henriksen, S. Functional response in habitat selection and the trade-offs between forage niche components in a large herbivore. *Oikos*. 118, 859–872 (2009).
14. Dussault, C., Pinard, V., Ouellet, J.-P., Courtois, R. & Fortin, D. Avoidance of roads and selection for recent cutovers by threatened caribou: fitnessrewarding or maladaptive behaviour? *Proc. R. Soc. B*. 279, 4481–4488 (2012).
15. Losier, C. L. *et al.* Adjustments in habitat selection to changing availability induce fitness costs for a threatened ungulate. *Journal of applied Ecology*. 52, 496–504 (2015).
16. Herfindal, I. *et al.* Scale dependency and functional response in moose habitat selection. *Ecography*. 32, 849–859 (2009).
17. Bateson, M., Healy, S. D. & Hurly, T. A. Context-dependent foraging decisions in rufous hummingbirds. *Proc. R. Soc. B*. 270, 1271–1276 (2003).
18. Gaillard, J.-M. *et al.* How does climate change influence demographic processes of widespread species? Lessons from the comparative analysis of contrasted populations of roe deer. *Ecol. Lett.* 16, 48–57 (2013).
19. Linnell, J. D. C. & Andersen, R. Territorial fidelity and tenure in roe deer bucks. *Acta Theriol.* 43(67–75), 1998 (1998).

20. Pettorelli, N. *et al.* Age and density modify the effects of habitat quality on survival and movements of roe deer. *Ecology*. 84, 3307–3316 (2003).
21. Pellerin, M. *et al.* Habitat use by female western roe deer (*Capreolus capreolus*): influence of resource availability on habitat selection in two contrasting years. *Can. J. Zool.* 88, 1052–1062 (2010).
22. Morellet, N. *et al.* Landscape composition influences roe deer habitat selection at both home range and landscape scales. *Landscape Ecol.* 26, 999–1010 (2011).
23. Jönsson, K. I. Capital and income breeding as alternative tactics of resource use in reproduction. *Oikos*. 78, 57–66 (1997).
24. Andersen, R., Gaillard, J.-M., Linnell, J. D. C. & Duncan, P. Factors affecting maternal care in an income breeder, the European roe deer. *J. Anim. Ecol.* 69, 672–682 (2000).
25. Mauget, C., Mauget, R. & Sempéré, A. Energy expenditure in European roe deer fawns during the suckling period and its relationship with maternal reproductive cost. *Can. J. Zool.* 77, 389–396 (1999).
26. Van Beest, F. M., Mysterud, A., Loe, L. E. & Milner, J. M. Forage quantity, quality and depletion as scale-dependent mechanisms driving habitat selection of a large browsing herbivore. *J. Anim. Ecol.* 79, 910–922 (2010).
27. Blix, A. W., Mysterud, A., Loe, L. E. & Austrheim, G. Temporal scales of density-dependent habitat selection in a large grazing herbivore. *Oikos*. 123, 933–942 (2014).
28. Pettorelli, N. *et al.* Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. *Trends Ecol. Evol.* 20, 503–510 (2005).
29. Richard, E., Gaillard, J.-M., Saïd, S., Hamann, J.-L. & Klein, F. High red deer density depresses body mass of roe deer fawns. *Oecologia*. 163, 91–97 (2010).
30. Bjørneraas, K. *et al.* Habitat quality influences population distribution, individual space use and functional responses in habitat selection by a large herbivore. *Oecologia*. 168, 231–243 (2012).
31. Uzal, A., Walls, S., Stillman, R. A. & Diaz, A. Sika deer distribution and habitat selection: the influence of the availability and distribution of food, cover, and threats. *Eur. J. Wildl. Res.* 59, 563–572 (2013).
32. Lone, K., Loe, L. E., Meisingset, E. L., Stamnes, I. & Mysterud, A. An adaptive behavioural response to hunting: surviving male red deer shift habitat at the onset of the hunting season. *Anim. Behav.* 102, 127–138 (2015).
33. Maublanc, M. L. *et al.* Ranging behaviour of roe deer in an experimental high-density population: Are females territorial? *Comptes Rendus Biologies*. 335, 735–743 (2012).
34. Osko, T. J., Hiltz, M. N., Hudson, R. J. & Wasel, S. M. Moose habitat preference in response to changing availability. *J. Wildl. Manage.* 68, 576–584 (2004).
35. Lambertin, V. Carte géologique de la forêt domaniale de Chizé. *Révision de l'aménagement de la forêt domaniale de Chizé, Office National des Forêts, Paris*. (1992).
36. Gaillard, J.-M., Delorme, D., Boutin, J.-M., Van Laere, G. & Boisauvert, B. Body mass of roe deer fawns during winter in 2 contrasting populations. *J. Wildl. Manage.* 60, 29–36 (1996).
37. Hamann, J.-L., Klein, F. & Saint-Andrieux, C. Domaine vital diurne et déplacements des biches (*Cervus elaphus*) sur le secteur de la Petite Pierre (Bas Rhin). *Gibier Faune Sauvage*. 14, 1–17 (1997).
38. Widmer, O. *et al.* The effects of hurricane Lothar on habitat use of roe deer. *For. Ecol. Manage.* 195, 237–242 (2004).
39. D'Eon, R. G. & Delparte, D. Effects of radio-collar position and orientation on GPS radio-collar performance, and the implications of PDOP in data screening. *J. Appl. Ecol.* 42, 383–388 (2005).
40. ESRI. ArcMAP 10.2.2 ESRI (Environmental Systems Research Institute). Redlands, California, USA. (2014).
41. Saïd, S., Pellerin, M., Guillon, N., Debias, F. & Fritz, H. Assessment of forage availability in ecological studies. *Eur. J. Wildl. Res.* 51, 242–247 (2005).
42. Cleveland, W. *Visualizing data* (Hobart Press, 1993).
43. Hirzel, A., Hausser, J., Chessel, D. & Perrin, N. Ecological-niche factor analysis: How to compute habitat suitability maps without absence data? *Ecology*. 83, 2027–2036 (2002).
44. Calenge, C., Dufour, A.-B. & Maillard, D. K-select analysis: a new method to analyse habitat selection in radio-tracking studies. *Ecol. Model.* 186, 143–153 (2005).
45. Darmon, G. *et al.* Spatial distribution and habitat selection in coexisting species of mountain ungulates. *Ecography*. 35, 44–53 (2012).
46. Greenacre, M. *Correspondence analysis in practice* (second edition. Chapman and Hall CRC, 2007).
47. Swihart, R. & Slade, N. Testing for independence of observations in animal movements. *Ecology*. 66, 1176–1184 (1985).
48. Plummer, M. JAGS Version 2.1.0 user manual. Lyon, France (2010).
49. De Valpine, P. & Harmon-Threath, A. N. General models for resource use or other compositional count data using the Dirichlet-multinomial distribution. *Ecology*. 94, 2678–2687 (2013).
50. Spiegelhalter, D., Best, N., Carlin, B. & Van Der Linde, A. Bayesian measures of model complexity and fit. *J. R. Stat. Soc. Bull.* 64, 583–639 (2002).
51. Gelman, A. & Rubin, D. B. Inference from iterative simulation using multiple sequences. *Stat. Sci.* 7, 457–472 (1992).
52. Gelman, A. & Meng, X. Model checking and model improvement in *Markov chain Monte Carlo in practice* (Chapman and Hall CRC) 180–191 (Gilks, W., Richardson, S., Spiegelhalter, D. 1996).
53. Ward, J. Hierarchical grouping to optimize an objective function. *J. Am. Stat. Assoc.* 58, 236–244 (1963).
54. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria*. <http://www.R-project.org/> (2015).