Les stratégies anti-prédateurs chez les nouveau-nés influencent les schémas de déplacement des femelles chez les grands herbivores

nature ecology & evolution

Article https://doi.org/10.1038/s41559-024-02565-8

Neonatal antipredator tactics shape female movement patterns in large herbivores

Received: 31 August 2023 A list of authors and their affiliations appears at the end of the paper

Accepted: 16 September 2024

Kamal Atmeh, Christophe Bonenfant, Jean-Michel Gaillard, Mathieu Garel, A. J. Mark Hewison, Pascal Marchand, Nicolas Morellet, Pia Anderwald, Bayarbaatar Buuveibaatar, Jeffrey L. Beck, Matthew S. Becker, Floris M. van Beest, Jodi Berg, Ulrika A. Bergvall, Randall B. Boone, Mark S. Boyce, Simon Chamaillé-Jammes, Yannick Chaval, Chimeddorj Buyanaa, David Christianson, Simone Ciuti, Steeve D. Côté, Duane R. Diefenbach, Egil Droge, Johan T. du Toit, Samantha Dwinnell, Julian Fennessy, Flurin Filli, Daniel Fortin, Emma E. Hart, Matthew Hayes, Mark Hebblewhite, Morten Heim, Ivar Herfindal, Marco Heurich, Christian von Hoermann, Katey Huggler, Craig Jackson, Andrew F. Jakes, Paul F. Jones, Petra Kaczensky, Matthew Kauffman, Petter Kjellander, Tayler LaSharr, Leif Egil Loe, Roel May, Philip McLoughlin, Erling L. Meisingset, Evelyn Merrill, Kevin L. Monteith, Thomas Mueller, Atle Mysterud, Dejid Nandintsetseg, Kirk Olson, John Payne, Scott Pearson, Åshild Ønvik Pedersen, Dustin Ranglack, Adele K. Reinking, Thomas Rempfler, Clifford G. Rice, Eivin Røskaft, Bernt-Erik Sæther, Sonia Saïd, Hugo Santacreu, Niels Martin Schmidt, Daan Smit, Jared A. Stabach, Martin-Hugues St-Laurent, Joëlle Taillon, W. David Walter, Kevin White, Guillaume Péron & Anne Loison ✉ — Show fewer authors

Nature Ecology & Evolution **9**, 142–152 (2025) | Cite this article

Résumé

Prendre soin de leur progéniture nouveau-née entrave l'acquisition de ressources par les femelles mammifères, limitant leur capacité à faire face à la dépense énergétique élevée liée au début de la lactation. Les nouveau-nés sont particulièrement vulnérables et, parmi les grands herbivores, les ongulés ont développé toute une gamme de stratégies anti-prédateurs néonatales, allant de la dissimulation immobile (comme les faons de chevreuil ou les petits impalas) à la mobilité élevée des petits (comme les petits rennes ou les chevreaux de chamois). On ignore comment ces stratégies limitent les déplacements des femelles autour de la mise bas, en particulier dans le contexte actuel de fragmentation croissante des habitats et de phénologie végétale précoce causée par le réchauffement climatique. **Ici**, à l'aide d'une analyse comparative portant sur 54 populations de 23 espèces de grands herbivores appartenant à 5 familles d'ongulés (Bovidae, Cervidae, Equidae, Antilocapridae et Giraffidae), nous montrons que les mères adaptent leurs déplacements à la variation de la productivité et de l'hétérogénéité des ressources en fonction de la stratégie néonatale de leur progéniture. Les mères dont les petits se cachent sont incapables d'exploiter les environnements où la variabilité des ressources se produit à grande échelle, ce qui peut modifier la répartition des ressources par rapport aux mères dont les petits suivent. Nos

résultats révèlent que la tactique néonatale, souvent négligée, joue un rôle clé dans la prédiction de la manière dont les espèces font face aux variations environnementales.

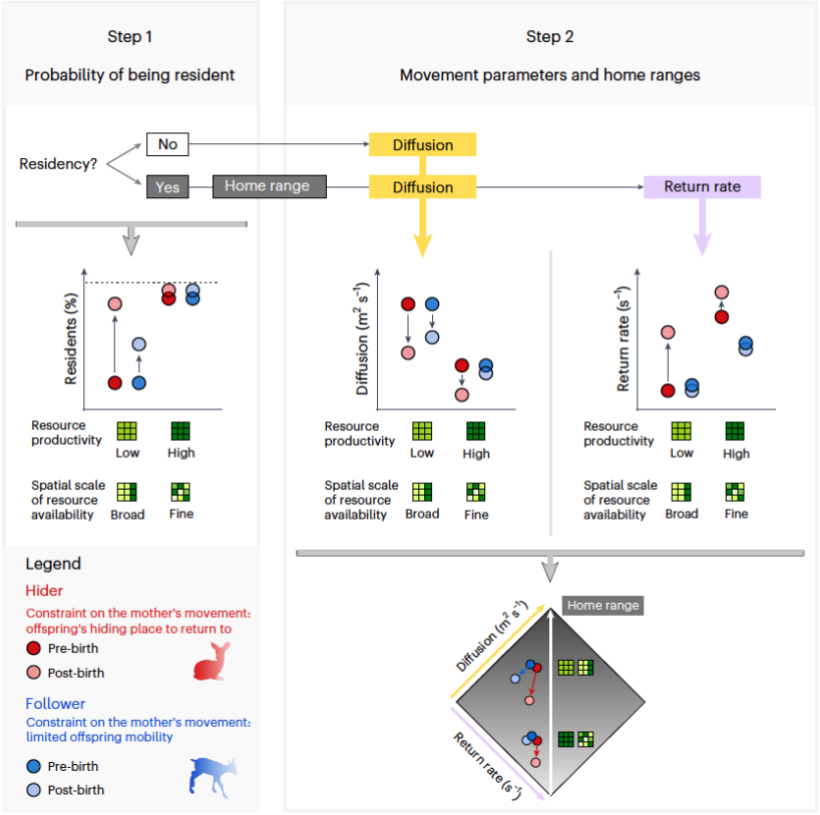


Fig. 1. Cadre conceptuel et étapes analytiques pour étudier l'interaction entre les tactiques néonatales (progeniture cachée ou suiveuse) et le contexte environnemental (productivité des ressources et échelle spatiale de la variation des ressources[8]) sur le niveau de résidence, les mesures de déplacement et le domaine vital résultant des femelles avant et après la mise-bas. L'étape 1 classe les mouvements des femelles selon qu'ils correspondent à un modèle de mouvement de type brownien ou Ornstein-Uhlenbeck (OU) (voir Méthodes et glossaire dans le Tableau 1). Une femelle est définie comme « résidente » si son mouvement est mieux décrit par un modèle (OU). La figure du panneau de l'étape 1 montre comment la proportion de résidents dans une population devrait varier avant et après la naissance chez les espèces dont les petits se cachent ou suivent leur mère, en fonction des gradients de productivité des ressources ou de l'échelle spatiale de la variation des ressources. L'étape 2 correspond aux prévisions concernant la manière dont les deux mesures de mouvement (diffusion en orange et taux de retour en violet) et la taille du domaine vital qui en résulte (en noir) devraient réagir avant et après la naissance aux mêmes variables environnementales en fonction des tactiques néonatales. Il convient de noter que lorsqu'un mouvement est mieux décrit par un modèle brownien (pas de « résidence »), seule la diffusion (et donc ni le taux de retour ni la taille du domaine vital) peut être estimée.

INTRODUCTION

Les femelles mammifères qui fournissent des soins maternels intensifs ont besoin d'avoir accès à des ressources alimentaires de haute qualité ou abondantes afin de répondre à l'augmentation marquée de leurs besoins énergétiques en fin de gestation et en début de lactation ! De nombreuses espèces **synchronisent** les naissances avec l'abondance saisonnière des ressources[3,4]. À cette période, les femelles reproductrices se déplacent souvent pour trouver les meilleures ressources alimentaires. Après la mise bas, les déplacements des mères devraient toutefois être limités par la mobilité réduite de leurs nouveau-nés, même lorsqu'ils sont précoces. En l'absence de protection offerte par un nid ou un terrier, comme c'est le cas chez les grands herbivores, la prédation menace la survie des petits. Les femelles en période de parturition doivent donc trouver un équilibre entre l'acquisition de ressources et la fourniture de ressources (lactation) et la protection de leur progéniture. Les adaptations comportementales évolutives à ce compromis comprennent des **tactiques** antiprédatrices néonatales, qui vont des petits immobiles et cachés (tactique de « dissimulation »[10]) aux petits mobiles qui suivent leur mère (tactique de « suivi »[10]). Le fait

d'avoir une progéniture qui se cache ou qui suit impose des contraintes différentes aux mouvements des mères (Fig. 1). Les lieux de repos des petits immobiles qui se cachent correspondent à des endroits centraux où la mère doit retourner à intervalles réguliers pour s'occuper d'eux[5,9,11]. Quant aux mères de petits qui suivent, elles doivent adapter leur comportement quotidien à la capacité de déplacement de leur progéniture afin de rester en contact avec eux[12,13]. **Étonnamment**, nous ne comprenons pas encore parfaitement comment les tactiques anti-prédateurs des petits interagissent avec les conditions environnementales pour façonner les mouvements à petite et grande échelle des femelles reproductrices dans un paysage dynamique.

Nous souhaitons combler cette lacune en étudiant comment les stratégies néonatales influencent les schémas de déplacement des femelles de grands herbivores autour de la mise bas, à travers différents gradients de productivité des ressources et différentes échelles spatiales de variation des ressources. Nous avons réalisé une analyse comparative sur 54 populations de 23 espèces réparties dans le monde entier, qui présentaient des stratégies néonatales anti-prédateurs contrastées (Fig. 2). À l'aide de **modèles** de mouvement stochastique en temps continu (CTMM)[14,15], nous avons surmonté les obstacles méthodologiques liés à l'hétérogénéité des ensembles de positions GPS et proposons des interprétations écologiques pertinentes de trois propriétés statistiques principales des trajectoires individuelles, à savoir la stationnarité, la diffusion et le taux de retour vers un lieu central (glossaire dans le Tableau 1). Cela nous a amenés à approfondir l'interaction entre les ressources et les stratégies néonatales sur les composantes de résidence et de mouvement. Lorsque la productivité des ressources est élevée et que la variation des ressources se produit à petite échelle, les femelles devraient parvenir à satisfaire leurs besoins énergétiques avant et après la mise-bas dans la même zone, sans avoir aucune raison de la quitter[16]. **Par conséquent**, dans de tels environnements, nous nous attendions à des niveaux élevés de résidence, quelle que soit la stratégie néonatale (Fig. 1, étape 1).

En revanche, lorsque la productivité des ressources est faible et que la variation spatiale des ressources se produit à grande échelle, les stratégies néonatales devraient influencer le niveau de résidence des femelles après la mise bas[17] : les mères dont les petits se cachent et doivent être nourris régulièrement devraient être plus sédentaires que les mères dont les petits les suivent. **De même**, après la mise-bas, nous nous attendions à des différences entre les stratégies néonatales en termes de mesures de déplacement (Fig. 1, étape 2) : seules les mères de petits qui se cachent devraient augmenter leur taux de retour vers les endroits de leur territoire où leurs petits se cachent, tandis que les mères de petits qui suivent pourraient seulement réduire leur diffusion pour faire face aux déplacements limités de leurs petits. Cette influence des **stratégies** néonatales sur les mesures de déplacement après la mise bas devrait être plus marquée lorsque la productivité des ressources est faible et que l'échelle spatiale de la variation des ressources est large, c'est-à-dire dans les environnements qui obligent les femelles à explorer un territoire plus vaste pour pouvoir se nourrir. Dans l'ensemble, les déplacements des femelles **devraient** être davantage limités par la dynamique des ressources dans le temps et à différentes échelles spatiales lorsqu'elles ont des petits qui se cachent plutôt que des petits qui les suivent, ce qui conduit les stratégies néonatales à jouer un rôle clé dans les déplacements des femelles.

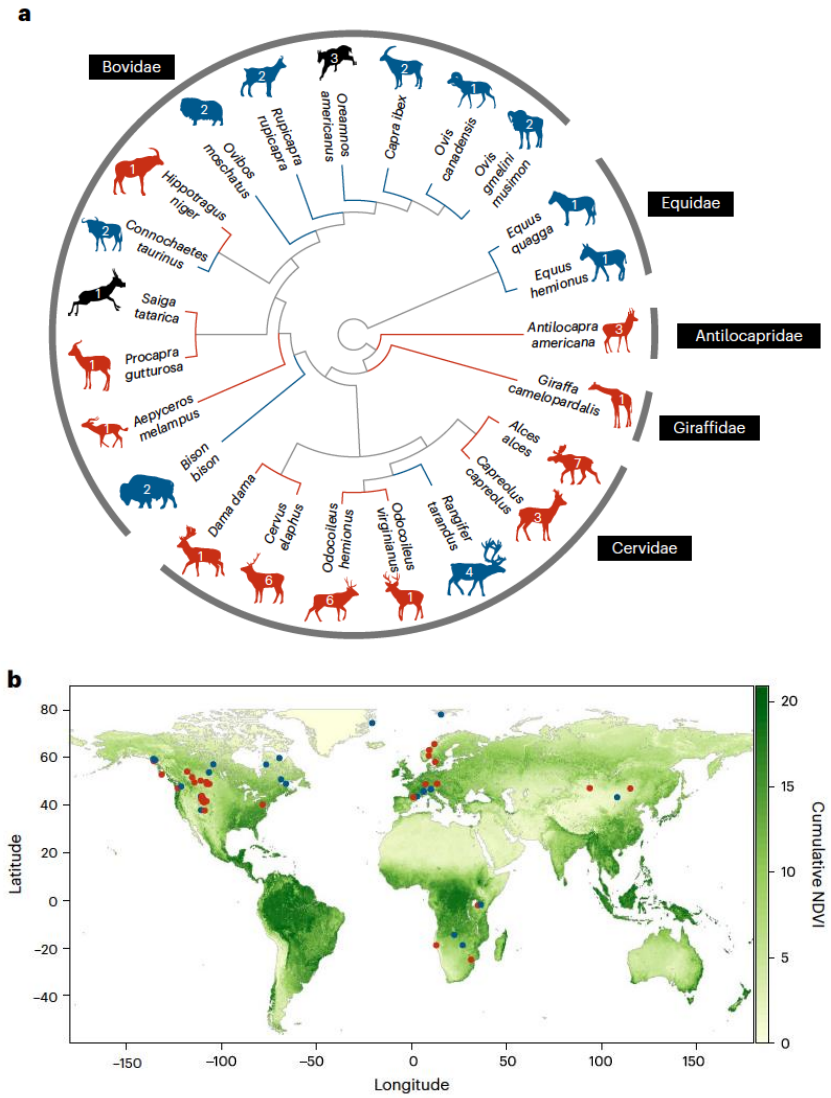


Fig. 2. Aperçu des espèces et des populations. a, Arbre phylogénétique des 23 espèces de grands herbivores incluses dans cette étude (voir la section « Analyse phylogénétique » dans le Tableau supplémentaire 2). Le nombre de populations pour chaque espèce est indiqué sur chaque pictogramme (téléchargé depuis http://www.phylopic.org ou provenant de la collection personnelle des auteurs). Le bleu et le rouge représentent respectivement les stratégies antiprédatrices néonatales de suivi et de dissimulation. **b,** Emplacement moyen de chaque population (Tableau supplémentaire 1) sur une carte composite des valeurs cumulées de l'indice de végétation par différence normalisée (NDVI), extraites de la référence 76 et utilisées uniquement à des fins de présentation. Crédit : **a,** silhouettes adaptées de PhyloPic sous licence Creative Commons.

RESULTATS

Stratégies néonatales et résidence en relation avec la parturition

Les deux stratégies néonatales étaient représentées de manière **égale** parmi les 23 espèces que nous avons étudiées (11 suiveuses et 12 cacheuses ; Fig. 2). Toutes espèces confondues, la plupart des femelles étaient sédentaires (79 ± 11% et 83 ± 11% avant et après la mise-bas, respectivement), mais, comme prévu, les femelles ayant des petits cachés étaient plus souvent sédentaires (81% avant et 88% après la mise bas) que les femelles ayant des petits suiveurs (76% avant et 77% après la mise-bas ; Figure 1 des données supplémentaires).

Tableau 1. Glossaire des paramètres et processus de mouvement d'intérêt, adapté de la référence 74

Parameters and models	Notations and acronyms	Biological meaning
Brownian motion	BM	An endlessly diffusing movement process described simply by the instantaneous diffusion parameter (*D*) and representing non-stationarity.
Ornstein–Uhlenbeck position movement process	OU	A stationary home range-bounded movement process described by two parameters (Ornstein–Uhlenbeck or OU: *D* and τ_p)[15]. Individuals with OU movement patterns are called 'resident' in the main text.
Movement process variance	σ^2 (m^2)	The non-random movement magnitude of the movement process, representing a proxy of home range size.
Instantaneous diffusion	*D* ($m^2 s^{-1}$)	The area covered by an animal per unit of time, with rate representing the area covered when an animal roams away from its position, per time unit. 'Diffusion' in the main text.
Position autocorrelation time[15]	τ_p (s)	Time necessary for an animal to revert back to its expected path after a random deviation. Its inverse represents the frequency of return to a central place and is called 'return rate' in the main text.
Normalized difference vegetation index	NDVI	The mean NDVI is a proxy of vegetation productivity for large herbivores at large spatial scales[75].
Spatial scale of NDVI variation	SS_{NDVI}	Represents 'the distance necessary to travel until NDVI values are uncorrelated'[8].

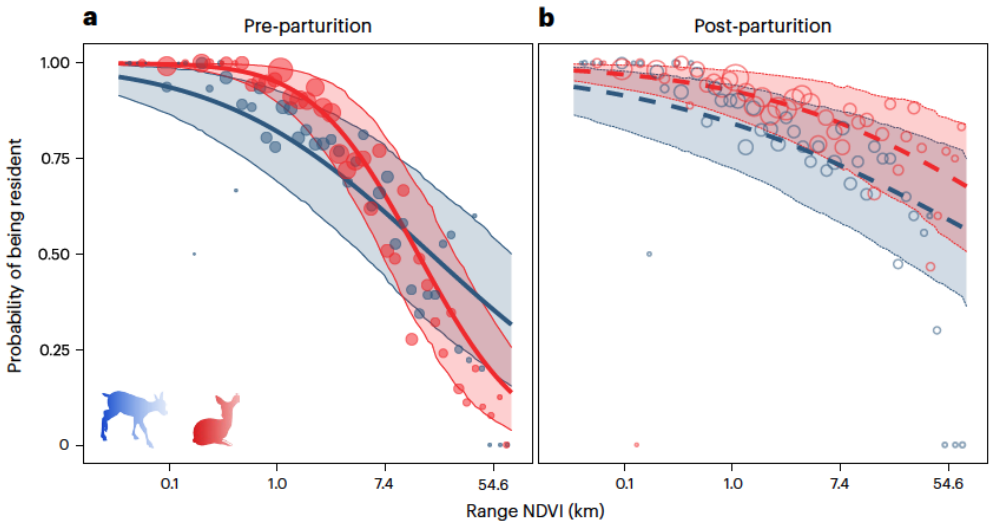


Fig. 3. Changements dans le comportement de déplacement des femelles avant et après la mise-bas en fonction de la stratégie anti-prédateurs de leur progéniture, et quantité moyenne et répartition spatiale des ressources alimentaires. **a**,**b**, Changements dans la propension d'une femelle à rester sédentaire parmi les populations de 23 espèces de grands herbivores pendant la période précédant la mise bas (**a**) et pendant la période suivant la mise bas (**b**), en relation avec l'augmentation de l'échelle spatiale de la variation des ressources (mesurée par SS_{NDVI}) avec une progéniture suiveuse (en bleu) et cachée (en rouge). Les points, les lignes et les hachures représentent respectivement la probabilité moyenne, l'ajustement du modèle et ses intervalles de crédibilité associés à 95%. La taille des points est proportionnelle au nombre de femelles

Contrairement à nos attentes, quelle que soit la tactique néonatale, il n'y avait aucun lien entre la productivité des ressources et la résidence, ni avant ni après la mise bas (Figure 2 des données supplémentaires). **En revanche**, conformément à nos attentes, lorsque l'échelle spatiale de la variation des ressources augmentait, la propension à être résidente diminuait, et ce de manière plus marquée chez les femelles ayant des petits qui se cachaient que chez celles ayant des petits qui suivaient (Figures 3a et 3b). **Cependant**, cette différence entre les

stratégies néonatales ne s'est produite qu'avant la mise bas (pente estimée avec des intervalles de crédibilité à 95% en indice ; cacheurs : $_{-2786}$-2,530$_{-2272}$; suiveuses : $_{-1,540}$-1,276$_{-1,037}$), et a diminué après (cacheuses : -1,40$_{-0,926}$-0,696 ; suiveuses : -1,030$_{-0,771}$-0,524) (Figure 2 des données supplémentaires). Lorsque la variation des ressources variait à une grande échelle spatiale (SS_{NDI} > 56 km), les femelles ayant des petits cachés étaient près de quatre fois plus susceptibles de rester sur place après la mise-bas qu'avant, alors que l'ampleur de ce changement était inférieure à deux chez les suiveuses (Fig. 3a, b). Lorsque la variation des ressources se produisait à cette grande échelle spatiale, une proportion importante de femelles n'étaient pas résidentes après la mise bas, même avec une progéniture cachée (par exemple, jusqu'à 20% des antilopes d'Amérique dans la steppe de sauge du nord et des cerfs mulets dans le désert rouge du Wyoming, aux États-Unis, et dans l'ouest de l'État de Washington, aux États-Unis).

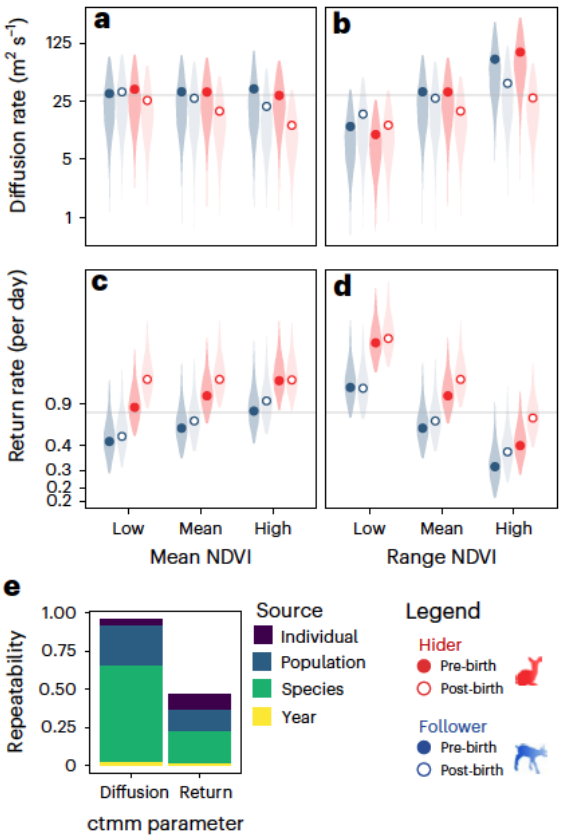


Fig. 4. Changements dans deux composantes du mouvement (diffusion et fréquence des taux de retour) des femelles avant et après la mise-bas en fonction de la stratégie anti-prédatrice de leur progéniture, et de la quantité moyenne et de la distribution spatiale des ressources alimentaires. a-d, Changements dans les valeurs attendues de la diffusion (**a et b**) et des taux de retour (**c et d**) pour les femelles de 23 espèces de grands herbivores en relation avec la productivité moyenne des ressources (**a et c,** mesurée par le NDVI moyen) et l'échelle spatiale de la variation des ressources (**b et d,** mesurée par le SS_{NDVI}) avant (ombrage foncé) et après (ombrage clair) la mise-bas avec des petits qui se cachent (faon de chevreuil rouge) et des petits qui suivent (petit chamois bleu). Les catégories faible, moyenne et élevée représentent les quantiles 10%, moyen et 90% de chaque variable environnementale. **e,** Histogramme montrant la répétabilité des taux de diffusion et de retour, deux composantes des modèles de mouvement stochastique en temps continu (CTMM), en fonction des différents niveaux d'observation (individu, population et espèce) et du temps en années

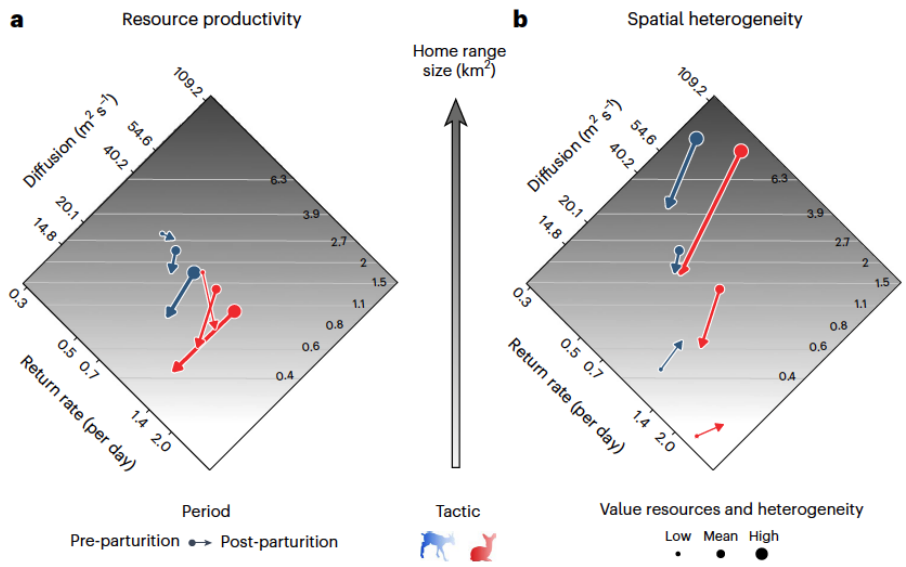


Fig. 5. Contribution de deux composantes du mouvement (diffusion et fréquence des taux de retour) sur le changement de taille du domaine vital des femelles avant et après la mise-bas, en fonction de la stratégie anti-prédatrice de leur progéniture, et de la quantité moyenne et de la distribution spatiale des ressources alimentaires. **a,b,** Valeurs moyennes attendues des taux de diffusion et de retour des femelles adultes dans les populations de 23 espèces de grands herbivores terrestres en relation avec la productivité moyenne des ressources (mesurée comme NDVI moyen) (**a**) et l'échelle spatiale de la variation des ressources (mesurée par SS_{NDVI}) (**b**) avant (début de la flèche) et après (pointe de la flèche) la mise bas avec un petit qui se cache (en rouge avec un symbole de faon) et un petit qui suit (en bleu avec un symbole de chamois). « Faible », « moyen » et « élevé » représentent respectivement les quantiles 10%, 50% et 90% de chaque facteur environnemental (0,18, 0,41 et 0,72 pour le NDVI moyen, et 0,25, 1,33 et 6,5 km pour le SS_{NDVI}). La taille du domaine vital (lignes grises pointillées horizontales) augmente avec l'augmentation de la diffusion et la diminution du taux de retour, les deux composantes des modèles de mouvement stochastique en temps continu (CTMM)

Stratégies néonatales et changement dans les déplacements des femelles

Avant la mise bas, la diffusion était similaire pour les femelles ayant des petits cachés et des petits suiveurs, quelle que soit la productivité des ressources (différence entre les stratégies : $_{-0102}$-0,018, résultat du modèle dans les Figures 3 et 4 des données supplémentaires ; Fig. 4a, b et Fig. 5 des données supplémentaires). Après la mise-bas, comme prévu, la diffusion a diminué davantage chez les femelles ayant des petits qui se cachent que chez celles ayant des petits qui suivent (différence entre les tactiques : $_{-0,517}$-0,426$_{-0,325}$; Fig. 4a, b). Cet impact de la mise-bas sur la diffusion de la mère variait en fonction de la productivité des ressources, mais il n'y avait aucune différence entre les tactiques néonatales (Figures 4a et 4b) dans la façon dont la diffusion diminuait avec l'augmentation de la productivité des ressources ($_{-0277}$-0,194$_{-0106}$; Figures 3 à 5 des données supplémentaires).

Dans l'ensemble, le changement dans la diffusion après la mise-bas était plus faible lorsque la productivité était faible (augmentation de 4% chez les suiveurs, diminution de 26% chez les cacheurs) que lorsque la productivité était élevée (diminution de 38% chez les suiveurs, 56% chez les cacheurs) (Fig. 4a). L'échelle spatiale de la variation des ressources a influencé la diffusion davantage que la productivité des ressources (Figure 5 des données supplémentaires ; résultats du modèle dans les Figures 3 et 4 des données supplémentaires). Avant la mise bas, la diffusion a augmenté plus fortement avec l'échelle spatiale de la variation des ressources pour les femelles avec cacheur ($_{0,938}$,996$_{1,054}$) qu'avec suiveur ($_{0,731}$0,807$_{0,889}$; Fig. 5 des données supplémentaires). **Cependant**, cette relation n'était pas différente entre les stratégies néonatales après la mise bas ($_{0,273}$0,330$_{0,385}$ et $_{0,291}$0,369$_{0,448}$ pour les femelles ayant des petits cachés et des petits suiveurs, respectivement). Lorsque l'échelle spatiale de variation

des ressources était faible, la diffusion a en fait augmenté après la mise-bas, tant chez les cacheuses (de 41%) que chez les suiveuses (de 30%). **En revanche**, lorsque l'échelle spatiale de variation des ressources était intermédiaire ou élevée, la diffusion a diminué après la mise-bas, en particulier chez les cacheuses (Fig. 4b).

Comme prévu, les femelles ayant des descendants cachés avaient un taux de retour systématiquement plus élevé que les femelles ayant des descendants suiveurs (Fig. 4c et Fig. 3 et 4 des données supplémentaires). Le taux de retour augmentait avec la productivité des ressources, indépendamment de la tactique néonatale (différence entre les tactiques : $_{-0,27}0{,}022_{0,060}$) avant la mise-bas, et uniquement chez les femelles ayant des petits suiveurs après la mise bas (Figure 5 des données supplémentaires). **En effet**, après la mise bas, le taux de retour des femelles ayant des petits suiveurs a augmenté de 12%, quelle que soit la productivité des ressources, le taux de retour des femelles ayant des petits suiveurs a nettement augmenté après la mise-bas, avec des valeurs qui sont restées similaires pour toute la gamme de productivité des ressources (pente : $_{-0,089}0{,}005_{0,085}$; Figure 3 des données supplémentaires).

Pour atteindre ce taux de retour élevé après la mise bas, le taux de retour des femelles ayant des petits suiveurs a augmenté de 61% dans un environnement où la productivité des ressources était faible, mais seulement de 1% dans un environnement où la productivité des ressources était élevée (Fig. 4C).

L'échelle spatiale de la variation des ressources a également eu un impact important sur le taux de retour. Le taux de retour a atteint son maximum lorsque l'échelle spatiale de la variation des ressources était faible, en particulier pour les femelles ayant des petits qui se cachent (Fig. 4). Dans l'ensemble, le taux de retour a diminué avec l'augmentation de l'échelle spatiale de la variation des ressources, avec une pente plus raide pour les femelles ayant des petits qui se cachent que pour celles ayant des petits qui suivent (avant la mise-bas : $_{-0791}$-$0{,}724_{-0,659}$ contre $_{-0680}$-$0{,}588_{-0,494}$; après la mise-bas : $_{-0,646}$-$0{,}584_{-0521}$ versus $_{-0,543}$-$0{,}458_{0,358}$, respectivement ; Figures 6 et 7 des données supplémentaires). Il est à noter que l'impact de l'échelle spatiale de la variation des ressources sur le taux de retour s'est atténué après la mise bas, quelle que soit la stratégie néonatale (voir les estimations de pente ci-dessus). **Ainsi**, lorsque l'échelle spatiale de la variation des ressources était élevée, la différence entre les taux de retour des différentes stratégies néonatales s'est atténuée (Fig. 4). **En résumé**, les conséquences de la mise bas sur les taux de retour différaient selon les stratégies néonatales et dépendaient de l'échelle spatiale de la variation des ressources : il a respectivement augmenté de 11%, 31% et 53% pour les valeurs faibles, intermédiaires et élevées de l'échelle spatiale de variation des ressources pour les femelles ayant des petits qui se cachent, et il a diminué de 5% pour les valeurs faibles, puis augmenté de 12% et 31% pour les valeurs intermédiaires et élevées de l'échelle spatiale de variation des ressources, pour les femelles ayant des petits qui suivent (Fig. 4d).

Indépendamment de la tactique néonatale, la productivité des ressources a eu un impact sur la taille des domaines vitaux principalement par son effet sur le taux de retour, tandis que l'échelle spatiale de la variation des ressources a influencé la taille des domaines vitaux à la fois par les taux de diffusion et de retour (Fig. 5). Quelle que soit la variable de ressource considérée (productivité des ressources (Fig. 5a) ou échelle spatiale de variation des

ressources (Fig. 5b)), les femelles ayant une progéniture cachée ont modifié leurs déplacements après la mise bas, ce qui explique les changements marqués dans les domaines vitaux qui en ont résulté (diminution de 54%, 55% et 58% après la mise bas dans les zones à faible, moyenne et forte productivité, et augmentation de 20% et diminution de 55% et 82% dans les zones à faible, moyenne et forte échelle spatiale de variation des ressources, respectivement ; Fig. 5a). La présence d'un petit au talon a également eu un impact sur les femelles ayant des petits suiveurs et, par la suite, sur la taille de leurs domaines vitaux, mais dans une moindre mesure, et principalement lorsque la productivité des ressources était élevée et spatialement variable à grande échelle (diminution de 20%, 36% et 45% après la mise bas dans les zones à faible, moyenne et forte productivité, et augmentation de 49%, puis diminution de 36% et 61% dans les zones à faible, moyenne et forte variation spatiale des ressources, respectivement ; Fig. 5).

DISCUSSION

Les variations du cycle biologique entre les espèces sont fortement structurées par les différences de taille corporelle[19], de parenté phylogénétique[20], de caractéristiques de l'habitat[21] et de mode de vie[22], selon un continuum lent-rapide[23,24]. **Cependant**, la plupart des études ont porté sur des traits qui décrivent directement le cycle de vie, ce qui limite l'attention portée à l'allocation des ressources. Jusqu'à présent, très peu d'études comparatives entre espèces ont examiné les conséquences du cycle de vie sur l'écologie du mouvement des animaux, outre l'allométrie bien établie de la taille du domaine vital[26] et des mouvements à grande échelle tels que la dispersion ou la migration (par exemple, réf. 27). L'une des principales limites à la réalisation d'analyses comparatives des mouvements était la grande variabilité des plans d'échantillonnage utilisés pour collecter les données de localisation, ce qui affecte l'estimation des paramètres de mouvement (voir réf. 28 pour un exemple sur la vitesse).

Le cadre CTMM tient compte de cette limite et décompose la taille du domaine vital en deux composantes de mouvement, à savoir la fréquence de retour à un lieu central (appelée ici taux de retour) et la diffusion[14]. Nous proposons ici une première interprétation comportementale de ces paramètres statistiques et soulignons les réponses contrastées des composantes du mouvement aux facteurs écologiques et évolutifs. Par exemple, la diminution bien documentée de la taille du domaine vital avec l'augmentation de la productivité végétale[18,29] résulte principalement d'une diminution de la diffusion, tandis que le taux de retour reste largement inchangé. **En effet**, la comparaison du taux de retour et de la diffusion entre les populations de 23 espèces de grands herbivores (Fig. 2) vivant dans des écosystèmes très diversifiés révèle l'interaction complexe entre un trait du cycle biologique (ici, les stratégies de soins maternels) et la dynamique de la distribution des ressources alimentaires sur les différentes facettes du comportement spatial des mères pendant la période critique des soins maternels[1].

Les stratégies antiprédatrices néonatales sont des traits essentiels du cycle biologique pour le succès reproductif des femelles de grands herbivores[10]. Nos résultats démontrent que ces stratégies influencent profondément les déplacements et l'utilisation de l'habitat par les femelles autour de la parturition (Fig. 5). Les différences et similitudes entre les espèces que nous rapportons dans notre analyse comparative[30] fournissent des informations sur les pressions sélectives passées exercées sur le comportement de déplacement des femelles en

réponse à la mobilité limitée (suiveuses) et aux contraintes spatiales (cacheuses) imposées par la présence de leurs nouveau-nés. Les femelles dont les petits sont des **cacheurs**, comme les chevreuils, les antilopes d'Amérique ou les girafes, sont plus sédentaires, affichent un taux de retour plus élevé et ont une diffusion plus faible que les femelles dont les petits sont des **suiveurs**, comme les rennes, les chamois ou les bouquetins (Figures 2-4). Ce schéma est constant avant et après la mise bas (Fig. 3), ce qui fait que la nécessité de visites régulières aux petits cachés et immobiles n'explique qu'en partie ce phénomène. On peut supposer que la combinaison d'une forte propension à la sédentarité, d'un taux de retour élevé et d'une faible diffusion des mères ayant des petits qui se cachent a été sélectionnée pour améliorer leur succès reproductif global. **Cependant**, cela pourrait également limiter les déplacements des femelles pendant et en dehors de la saison de reproduction, les amenant à occuper de petits territoires (Figures 1 et 5). Pour compenser la perte potentielle de ressources alimentaires induite par la restriction des zones de déplacement et d'alimentation, les femelles ayant des petits qui se cachent devraient être **plus** sélectives en termes de qualité de l'habitat ou avoir un régime alimentaire plus spécialisé[32] afin d'améliorer leur acquisition d'énergie et d'élever leurs petits qui se cachent avec succès, sans compromettre leur propre survie. Ces contraintes peuvent expliquer le lien étroit entre la qualité de l'habitat et le succès reproductif chez les femelles ayant des petits qui se cachent (voir réf. 33 sur les chevreuils). **En revanche**, les femelles ayant une progéniture qui les suit sont moins limitées dans leurs déplacements par leurs petits et peuvent adopter différentes tactiques pour obtenir suffisamment d'énergie pour élever leur progéniture avec succès, comme surfer sur la vague verte[34,35].

Bien que le taux de retour et la diffusion soient soumis à une sélection différentielle en fonction des tactiques anti-prédateurs adoptées par la progéniture, ces mesures de déplacement présentent une variation substantielle au sein des espèces parmi les grands herbivores (Fig. 4e). Le déplacement est le comportement le plus rapide et le plus efficace pour la plupart des animaux afin de faire face aux variations environnementales et à l'imprévisibilité des ressources alimentaires[36]. En même temps, se déplacer coûte cher en énergie[37,38], et les mères semblent échanger le taux de retour contre la diffusion (Fig. 5) afin d'augmenter la taille de leur domaine vital dans les paysages où la variation des ressources est la plus importante. **En conséquence**, la probabilité d'être sédentaire et les deux composantes du mouvement varient en fonction de la distribution spatiale et temporelle des ressources au moment de la mise bas ; cependant, cela se produit différemment avant et après la mise-bas et selon que les petits sont des suiveurs ou des poursuivants (Fig. 3). Comme la taille d'un domaine vital doit être aussi petite que possible pour éviter les coûts de déplacement[39], elle devrait diminuer avec l'augmentation de la productivité végétale au moment de la mise-bas (Fig. 5), comme cela a déjà été rapporté chez d'autres mammifères (par exemple, réf. 40).

Pourtant, l'importance de l'influence de la répartition spatiale des ressources alimentaires sur les déplacements pendant la période la plus critique pour la condition physique des femelles est restée sous-estimée jusqu'à présent, et le fait qu'elle puisse dépendre de la tactique n'avait pas été envisagé jusqu'à présent. **En conséquence**, le taux de retour a diminué de près de trois fois entre un environnement présentant une variation fine des ressources alimentaires et un environnement où la nourriture est fragmentée en parcelles de végétation plus grandes et éloignées (Fig. 4).

L'intégration d'une tactique influente du cycle de vie, la tactique antiprédatrice néonatale, dans les études sur les déplacements permet de mieux comprendre la distribution spatiale des espèces et leur réponse aux changements futurs dans la variation des ressources dans l'espace et dans le temps[41]. Pour les espèces dont les petits se cachent, la baisse du taux de retour après la mise bas augmente avec l'ampleur de la variation des ressources, tandis que le changement est négligeable pour les espèces dont les petits suivent leurs parents (Figures 4 et 5). **Par conséquent**, élever des petits qui se cachent apparaît comme une contrainte importante pour les déplacements des femelles dans des environnements moins productifs et très fragmentés. Dans certaines situations extrêmes, les femelles ayant une progéniture cachée peuvent entraîner des coûts énergétiques trop élevés pour se déplacer afin de se reproduire, rendant l'environnement impropre à la viabilité à long terme des populations locales. Ce cadre ouvre de nouvelles voies de recherche pour approfondir d'autres traits structurants du cycle biologique sur le mouvement, tels que le régime alimentaire[42], le degré de grégarité[43] ou le niveau de sociabilité[44].

Méthodes

Sites d'étude et données GPS

Nous avons collecté des ensembles de données soit via la base de données et le référentiel de suivi des animaux Movebank disponibles en ligne (https://www.movebank.org), soit en contactant directement les coauteurs et les fournisseurs de données (Tableau supplémentaire 1). Comme nous nous concentrions sur les déplacements avant et après la mise-bas, nous n'avons inclus que les femelles adultes qui se sont reproduites et avons exclu les individus qui n'ont pas été suivis pendant toute la période de reproduction ainsi que les individus connus pour ne pas se reproduire.

La survie des nouveau-nés pendant cette période était inconnue, car seules les mères étaient suivies. Nous avons donc supposé que le statut initial d'une femelle, avec ou sans petit, restait inchangé au fil du temps.

Nous avons exclu les valeurs aberrantes de localisation GPS en utilisant la méthode proposée par Bjorneraas et al.[45]. À l'issue de cette procédure de sélection, notre ensemble de données contenait 3 907 880 localisations GPS (en ne considérant que les deux mois centrés autour de la mise-bas) dans 54 populations de 23 espèces de grands herbivores (11 classées comme suiveuses et 12 comme cachées) réparties dans le monde entier selon des gradients longitudinaux et latitudinaux (Fig. 2), dont 2 386 individus suivis entre 1997 et 2019, représentant ainsi un total de 3 942 individus-années.

….

References

1. Clutton-Brock, T., Albon, S. & Guinness, E. F. Fitness costs of gestation and lactation in wild mammals. *Nature* **337**, 260–262 (1989).
2. Lindström, J. Early development and fitness in birds and mammals. *Trends Ecol. Evol.* **14**, 343–348 (1999).
3. Rutberg, A. T. Adaptive hypotheses of birth synchrony in ruminants: an interspecific test. *Am. Nat.* **130**, 692–710 (1987).
4. English, A. K. Reassessing the determinants of breeding synchrony in ungulates. *PLoS ONE* **7**, e41444 (2012).
5. Oftedal, O. T., Boness, D. J. & Tedman, R. A. The behavior, physiology, and anatomy of lactation in the pinnipedia. *Curr. Mammal.* **1**, 175–245 (1987).
6. Fauchald, P. Foraging in a hierarchical patch system. *Am. Nat.* **153**, 603–613 (1999).
7. Mueller, T. & Fagan, W. F. Search and navigation in dynamic environments—from individual behaviors to population distributions. *Oikos* **117**, 654–664 (2008).
8. Teitelbaum, C. S. How far to go? Determinants of migration distance in land mammals. *Ecol. Lett.* **18**, 545–552 (2015).
9. Panzacchi, M. Trade-offs between maternal foraging and fawn predation risk in an income breeder. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **64**, 1267–1278 (2010).
10. Lent, P. C. in *The Behaviour of Ungulates and Its Relation to Management* (eds Geist, V. & Walther, F.) 14–55 (1974).
11. Van Moorter, B. Maternal and individual effects in selection of bed sites and their consequences for fawn survival at different spatial scales. *Oecologia* **159**, 669–678 (2009).
12. Green, W. C. The development of independence in bison: pre-weaning spatial relations between mothers and calves. *Anim. Behav.* **43**, 759–773 (1992).
13. Estes, R. D. & Estes, R. K. The birth and survival of wildebeest calves. *Z. Tierpsychol.* **50**, 45–95 (1979).
14. Calabrese, J. M., Fleming, C. H. & Gurarie, E. ctmm: an R package for analyzing animal relocation data as a continuous-time stochastic process. *Methods Ecol. Evol.* **7**, 1124–1132 (2016).
15. Fleming, C. H. From fine-scale foraging to home ranges: a semivariance approach to identifying movement modes across spatiotemporal scales. *Am. Nat.* **183**, E154–E167 (2014).
16. Bunnefeld, N. A model-driven approach to quantify migration patterns: individual, regional and yearly differences. *J. Anim. Ecol.* **80**, 466–476 (2011).
17. Fisher, D., Blomberg, S. & Owens, I. Convergent maternal care strategies in ungulates and macropods. *Evolution* **56**, 167–176 (2002).
18. Seigle-Ferrand, J. A systematic review of within-population variation in the size of home range across ungulates: what do we know after 50 years of telemetry studies? *Front. Ecol. Evol.* **8**, 555429 (2021).
19. McMahon, T. A. & Bonner, J. T. *On Size and Life* (W. H. Freeman & Co, 1983).
20. Read, A. & Harvey, P. H. Life history differences among the eutherian radiations. *J. Zool.* **219**, 329–353 (1989).
21. Gaillard, J. M. et al. An analysis of demographic tactics in birds and mammals. *Oikos* **56**, 59–76 (1989).
22. Healy, K. Ecology and mode-of-life explain lifespan variation in birds and mammals. *Proc. R. Soc. B* **281**, 20140298 (2014).
23. Stearns, S. C. Trade-offs in life-history evolution. *Funct. Ecol.* **3**, 259–268 (1989).
24. Gaillard, J. M. et al. in *The Encyclopedia of Evolutionary Biology* (ed. Kliman, R.) 312–323 (Elsevier, 2016).
25. Calder, W. A. *Size, Function, and Life History* (Courier Corporation, 1984).
26. Kelt, D. A. & Van Vuren, D. H. The ecology and macroecology of mammalian home range area. *Am. Nat.* **157**, 637–645 (2001).
27. Stevens, V. M. A comparative analysis of dispersal syndromes in terrestrial and semi-terrestrial animals. *Ecol. Lett.* **17**, 1039–1052 (2014).
28. Rowcliffe, M. J. Bias in estimating animal travel distance: the effect of sampling frequency. *Methods Ecol. Evol.* **3**, 653–662 (2012).
29. Fretwell, S. D. & Lucas Jr, H. L. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds I. Theoretical development. *Acta Biotheor.* **19**, 16–36 (1970).
30. Felsenstein, J. Phylogenies and the comparative method. *Am. Nat.* **125**, 1–15 (1985).
31. Tufto, J., Andersen, R. & Linnell, J. Habitat use and ecological correlates of home range size in a small cervid: the roe deer. *J. Anim. Ecol.* **65**, 715–724 (1996).
32. Hofmann, R. R. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia* **78**, 443–457 (1989).
33. McLoughlin, P. Lifetime reproductive success and composition of the home range in a large herbivore. *Ecology* **88**, 3192–3201 (2007).
34. Van der Graaf, A. Surfing on a green wave-how plant growth drives spring migration in the Barnacle Goose Branta leucopsis. *Ardea* **94**, 567 (2006).
35. Geremia, C. Migrating bison engineer the green wave. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **116**, 25707–25713 (2019).
36. Nathan, R. An emerging movement ecology paradigm. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **105**, 19050–19051 (2008).
37. Shepard, E. L. Energy landscapes shape animal movement ecology. *Am. Nat.* **182**, 298–312 (2013).
38. Grémillet, D. Energetic fitness: field metabolic rates assessed via 3D accelerometry complement conventional fitness metrics. *Funct. Ecol.* **32**, 1203–1213 (2018).
39. Harestad, A. S. & Bunnel, F. Home range and body weight—a reevaluation. *Ecology* **60**, 389–402 (1979).
40. Lovari, S., Sforzi, A. & Mori, E. Habitat richness affects home range size in a monogamous large rodent. *Behav. Process.* **99**, 42–46 (2013).
41. Higgins, S. I., Conradi, T. & Muhoko, E. Shifts in vegetation activity of terrestrial ecosystems attributable to climate trends. *Nat. Geosci.* **16**, 147–153 (2023).
42. Venter, J. A., Vermeulen, M. M. & Brooke, C. F. in *The Ecology of Browsing and Grazing II* (eds Gordon, I. J. & Prince, H. H. T.) 127–153 (Springer, 2019).
43. McDonald, D. W. The ecology of carnivore social behaviour. *Nature* **301**, 379–384 (1983).

44. Jetz, W. The scaling of animal space use. *Science* **306**, 266–268 (2004).
45. Bjørneraas, K. Screening global positioning system location data for errors using animal movement characteristics. *J. Wildlife Manag.* **74**, 1361–1366 (2010).
46. Sadleir, R. *The Ecology of Reproduction in Wild and Domestic Mammals* (Springer Dordrecht, 1969).
47. Sinclair, A., Mduma, S. A. & Arcese, P. What determines phenology and synchrony of ungulate breeding in Serengeti? *Ecology* **81**, 2100–2111 (2000).
48. Fleming, C. H., Subaşi, Y. & Calabrese, J. M. Maximum-entropy description of animal movement. *Phys. Rev. E* **91**, 032107 (2015).
49. Blackwell, P. Random diffusion models for animal movement. *Ecol. Model.* **100**, 87–102 (1997).
50. Dunn, J. E. & Gipson, P. S. Analysis of radio telemetry data in studies of home range. *Biometrics* **33**, 85–101 (1977).
51. Fryxell, J. M. Multiple movement modes by large herbivores at multiple spatiotemporal scales. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **105**, 19114–19119 (2008).
52. Börger, L. & Fryxell, J. Quantifying individual differences in dispersal using net squared displacement. *Dispers. Ecol. Evol.* **30**, 222–230 (2012).
53. R Core Team. *R: A Language and Environment for Statistical Computing* (R Foundation for Statistical Computing, 2023); https://www.R-project.org/
54. Shiffler, R. E. Maximum *Z* scores and outliers. *Am. Stat.* **42**, 79–80 (1988).
55. Mueller, T. How landscape dynamics link individual-to population-level movement patterns: a multispecies comparison of ungulate relocation data. *Glob. Ecol. Biogeogr.* **20**, 683–694 (2011).
56. Santin-Janin, H. Assessing the performance of NDVI as a proxy for plant biomass using non-linear models: a case study on the Kerguelen archipelago. *Polar Biol.* **32**, 861–871 (2009).
57. Boschetti, M., Bocchi, S. & Brivio, P. A. Assessment of pasture production in the Italian Alps using spectrometric and remote sensing information. *Agricult. Ecosyst. Environ.* **118**, 267–272 (2007).
58. Borowik, T. Normalized difference vegetation index (NDVI) as a predictor of forage availability for ungulates in forest and field habitats. *Eur. J. Wildlife Res.* **59**, 675–682 (2013).
59. Calenge, C. The package "adehabitat" for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecol. Model.* **197**, 516–519 (2006).
60. Ribeiro Jr, P. J. The geoR package. *R News* **1**, 14–18 (2007).
61. Van Moorter, B. Understanding scales of movement: animals ride waves and ripples of environmental change. *J. Anim. Ecol.* **82**, 770–780 (2013).
62. Ofstad, E. G. Home ranges, habitat and body mass: simple correlates of home range size in ungulates. *Proc. R. Soc. B* **283**, 20161234 (2016).
63. Hadfield, J. D. MCMC methods for multi-response generalized linear mixed models: the MCMCglmm R package. *J. Stat. Softw.* **33**, 1–22 (2010).
64. Clark, K. GenBank. *Nucleic Acids Res.* **44**, D67–D72 (2016).
65. Gelman, A. & Rubin, D. B. Inference from iterative simulation using multiple sequences. *Stat. Sci.* **7**, 457–472 (1992).
66. Plummer, M. CODA: convergence diagnosis and output analysis for MCMC. *R News* **6**, 7–11 (2006).
67. Fritz, H et al. in *Large Herbivore Ecology, Ecosystem Dynamics and Conservation* vol. 11, p. 19 (Cambridge Univ. Press, 2006).
68. Lynch, M. Methods for the analysis of comparative data in evolutionary biology. *Evolution* **45**, 1065–1080 (1991).
69. Pagel, M. Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature* **401**, 877–884 (1999).
70. Nakagawa, S. & Santos, E. S. Methodological issues and advances in biological meta-analysis. *Evol. Ecol.* **26**, 1253–1274 (2012).
71. Réale, D. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biol. Rev.* **82**, 291–318 (2007).
72. Nakagawa, S. & Schielzeth, H. Repeatability for Gaussian and non-Gaussian data: a practical guide for biologists. *Biol. Rev.* **85**, 935–956 (2010).
73. Louis, T. A. & Zeger, S. L. Effective communication of standard errors and confidence intervals. *Biostatistics* **10**, 1–2 (2009).
74. Péron, G. Periodic continuous-time movement models uncover behavioral changes of wild canids along anthropization gradients. *Ecol. Monogr.* **87**, 442–456 (2017).
75. Pettorelli, N. Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. *Trends Ecol. Evol.* **20**, 503–510 (2005).
76. Radeloff, V. The dynamic habitat indices (DHIs) from MODIS and global biodiversity. *Remote Sens. Environ.* **222**, 204–214 (2019).