Migration partielle dans les populations croissantes de cerfs élaphes aux latitudes nordiques : un rôle pour la dépendance à la densité ?

Oikos 120: 1817–1825, 2011
doi: 10.1111/j.1600-0706.2010.19439.x
© 2011 The Authors. Oikos © 2011 Nordic Society Oikos
Subject Editor: Tim Benton. Accepted 21 December 2010

Partial migration in expanding red deer populations at northern latitudes – a role for density dependence?

Atle Mysterud, Leif Egil Loe, Barbara Zimmermann, Richard Bischof, Vebjørn Veiberg and Erling Meisingset

A. Mysterud (atle.mysterud@bio.uio.no), L. E. Loe and R. Bischof, Centre for Ecological and Evolutionary Synthesis, Dept of Biology, Univ. of Oslo, PO Box 1066 Blindern, NO-0316 Oslo, Norway. LEL and RB also at: The Dept of Ecology and Natural Resource Management, Norwegian Univ. of Life Sciences, PO Box 5003, NO-1432 Aas, Norway. – B. Zimmermann, Faculty of Applied Ecology and Agricultural Sciences, Campus Evenstad, Hedmark Univ. College, NO-2480 Koppang, Norway. – V. Veiberg, Norwegian Inst. for Nature Research, PO Box 5685 Sluppen, NO-7485 Trondheim, Norway. – E. Meisingset, Norwegian Inst. for Agricultural and Environmental Research, Tingvoll gard, NO-6630 Tingvoll, Norway.

Résumé

La **migration partielle** est courante chez les ongulés vivant dans des environnements très saisonniers. Généralement, aux latitudes élevées, cela implique un déplacement entre les zones estivales de haute altitude utilisées pendant la reproduction et les zones de plaine moins enneigées utilisées pendant l'hiver. **L'épaisseur de la neige** est considérée comme la principale cause de la migration vers les basses altitudes, mais les raisons pour lesquelles les cerfs migrent vers les hautes altitudes au printemps sont moins claires. **L'hypothèse** de la maturation du fourrage explique la migration vers les hauteurs par la phénologie des plantes. Nous présentons ici une **hypothèse alternative** et non exclusive, selon laquelle les cerfs migrent vers les hauteurs en été pour échapper à la concurrence due à la forte densité dans les zones hivernales (hypothèse de l'évitement de la concurrence). Nous suggérons également que les **barrières sociales** peuvent jouer un rôle lorsque la densité de population est élevée. Sur la base d'une étude unique portant sur 141 cerfs élaphes équipés d'un GPS provenant de sept régions couvrant la principale aire de répartition en Norvège, nous avons constaté que la proportion de migrants dans les populations variait de 38% à 100%. La migration était plus fréquente dans les zones à la topographie variée, c'est-à-dire dans les zones donnant accès à des altitudes élevées. **En outre**, nous avons trouvé des preuves que la migration dépendait négativement de la densité et que la migration automnale était retardée lorsque la densité était élevée. Nous suggérons qu'une combinaison de l'évitement de la concurrence dans les zones hivernales à forte densité, des barrières sociales pendant l'été, en plus des hypothèses de maturation du fourrage et d'évitement du risque de prédation, est nécessaire pour expliquer les schémas de migration des ongulés nordiques.

INTRODUCTION

La migration des grands mammifères herbivores évoque des images de troupeaux immenses parcourant de longues distances (Fryxell et Sinclair 1988, Fryxell et al. 1988). Les plus spectaculaires sont sans doute les gnous *Connochaetes taurinus* du Serengeti en Afrique (McNaughton 1976), mais les antilopes saïga *Saiga tatarica* en Asie (Berger et al. 2008), les caribous *Rangifer tarandus* (Fancy et al. 1989), les cerfs mulets *Odocoileus hemionus* (Nicholson et al. 1997, Sawyer et al. 2009) et cerfs wapitis *Cervus elaphus* en Amérique du Nord (Boyce 1989) sont d'autres exemples de ce phénomène fascinant. Ces **cycles** de migration à grande échelle ont récemment fait l'objet d'une grande attention en raison de la perte d'habitat et de la rupture des couloirs de migration (Bolger et al. 2008, Berger et al. 2008). Le pâturage des grands herbivores a un impact majeur sur les écosystèmes. Il est donc important de bien comprendre la migration afin de pouvoir prédire leur rôle fonctionnel dans l'écosystème.

L'attention s'est principalement portée sur ces mouvements à longue distance des grands herbivores vivant en troupeaux. On a moins prêté attention au fait que tous les individus ne migrent pas dans de nombreuses espèces ou populations migratrices. Même chez les gnous du Serengeti, certains individus restent stationnaires (Maddock 1979). La **migration partielle**, où seule une partie de la population migre tandis que l'autre reste dans la même zone toute l'année, est une caractéristique très courante de nombreuses populations d'espèces plus solitaires dans les zones forestières des latitudes élevées.

La **migration partielle** a par exemple été observée chez toutes les espèces de cerfs indigènes des forêts Scandinaves, tant chez les petits brouteurs, comme le chevreuil *Capreolus capreolus* (Mysterud 1999), que chez les grands brouteurs, comme l'élan *Alces alces* (Ball et al. 2001), ainsi que chez les espèces à alimentation mixte, comme le cerf élaphe *Cervus elaphus* (Albon et Langvatn 1992). Bien que cela ait été signalé dans de nombreuses populations individuelles, peu d'études ont quantifié les **variations** de la migration partielle entre les populations d'une espèce donnée. De telles études sont nécessaires pour démêler les causes de ces variations afin d'approcher les mécanismes susceptibles de provoquer la migration partielle.

Dans la littérature sur les grands herbivores, il est bien documenté que la profondeur de la neige en haute altitude oblige les animaux à migrer vers des altitudes plus basses à l'automne (Brazda 1953, LeResche 1974, Mysterud 1999). Une question actuellement plus intéressante est de savoir pourquoi les migrants retournent dans les zones de haute altitude pendant l'été. **L'hypothèse** la plus couramment utilisée est celle de la **maturation** du fourrage (Fryxell et Sinclair 1988, Albon et Langvatn 1992, Hebblewhite et al. 2008). Cette hypothèse repose principalement sur le fait qu'aux premiers stades phénologiques, les plantes ont une meilleure qualité fourragère qu'aux stades plus avancés. Les animaux migrateurs tirent profit de la fonte des neiges et du **verdissement progressif** des pentes pour se nourrir de plantes de meilleure qualité.

Les modèles théoriques de migration partielle soulignent le rôle central de la dépendance à la densité et de la compétition (Kokko et Lundberg 2001). Il a été avancé que la compréhension des cycles migratoires des grands mammifères herbivores pouvait être améliorée en les considérant dans le cadre d'une limitation saisonnière de la population (Bolger et al. 2008). **À ce jour**, aucune étude n'a testé la dépendance à la densité dans la

migration des grands herbivores, ni développé une telle hypothèse de manière approfondie sur le plan conceptuel. La migration vers des zones d'été en haute altitude peut servir de stratégie pour éviter la compétition intraspécifique due à la forte densité dans les zones hivernales. Nelson (1995) a documenté que le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*), connu pour se rassembler en très forte densité dans des « cerferies » pendant l'hiver, semblait limiter le temps passé dans les zones hivernales. Il entamait sa migration vers les zones hivernales en cas de vague de froid, mais retournait dans les zones estivales si la profondeur de la neige restait faible ou si elle fondait à nouveau après la vague de froid. La densité peut également affecter les conditions dans les zones estivales potentielles. L'hypothèse de la **barrière sociale** a déjà été abordée principalement pour la dispersion des petits mammifères et des oiseaux (Matthysen 2005). Cette **hypothèse** souligne que les individus ne sont pas libres d'utiliser toutes les zones en raison de la présence d'autres animaux. À notre connaissance, cette hypothèse n'a jamais été abordée pour la migration des grands mammifères. De nombreuses études font état d'une forte organisation sociale chez les grands mammifères, en particulier pendant la saison de reproduction (Comer et al. 2005), et à forte densité, il peut être difficile de trouver des zones d'été sans barrières sociales.

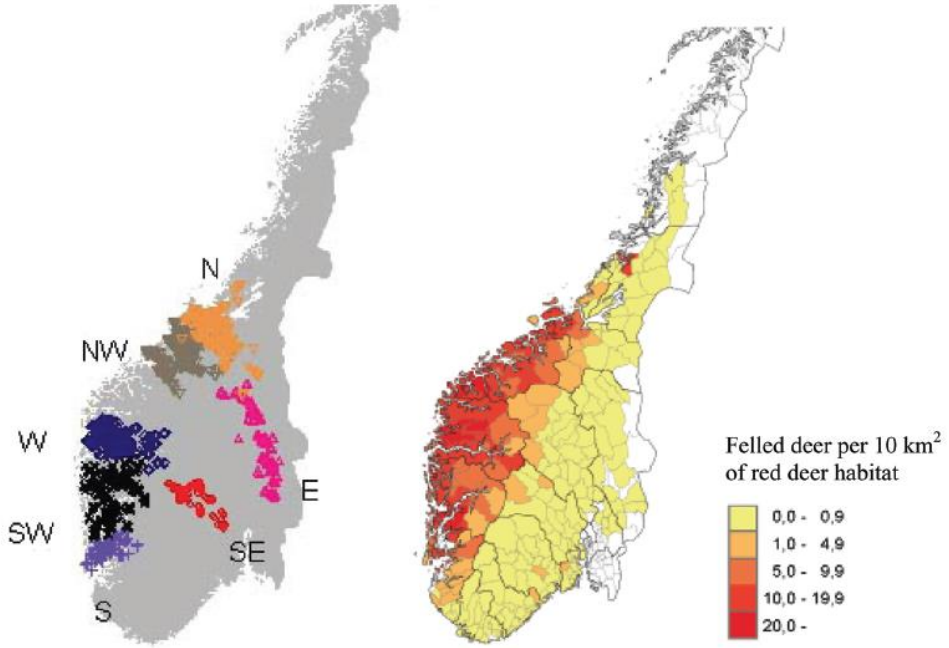


Figure 1. Carte indiquant l'emplacement des sept zones d'étude dans le sud de la Norvège (à gauche). L'emplacement et les limites de chaque zone sont indiqués par des points GPS provenant de biches marquées. Le symbole et la couleur sont uniques pour chaque région. L'autre carte (à droite) indique le nombre de cerfs élaphes abattus par 10 km² d'habitat du cerf élaphe en 2009 au niveau municipal

Dans cette étude, nous présentons la première analyse d'un vaste ensemble de données portant sur 141 biches marquées par GPS provenant de sept régions de Norvège (Fig. 1). Au début des années 1900, la population de cerfs élaphes Norvégiens était confinée à cinq ou six sous-populations génétiquement distinctes le long de la côte sud-ouest (Haanes et al. 2010). Au cours des dernières décennies, le cerf élaphe a considérablement étendu son aire de répartition et est désormais présent dans la majeure partie du sud et du centre de la Norvège, couvrant une grande variété de topographies et de densités de population (Fig. 1). Nous avons cherché à tester les hypothèses suivantes (Tableau 1) :

H_1. L'hypothèse de la maturation du fourrage (Fryxell et Sinclair 1988, Hebblewhite et al. 2008). Nous prévoyons une augmentation de la proportion de migrants dans les zones présentant une grande variation d'altitude, ci-après dénommée « diversité topographique ».

H_2. L'hypothèse de l'évitement de la compétition (Nelson 1995, cette étude). Nous prévoyons une augmentation de la proportion de migrants avec l'augmentation de la densité de population dans l'aire d'hivernage.

H_3. L'hypothèse de la barrière sociale (Matthysen 2005, cette étude). S'il existe des contraintes sociales ou des barrières empêchant l'établissement dans les zones à forte densité pendant la saison estivale, nous prévoyons une diminution de la proportion de migrants à mesure que la densité de population augmente.

H_4. L'hypothèse d'évitement du risque de prédation (Bergerud et al. 1990, Barten et al. 2001). Si la migration vise à réduire la prédation sur les petits vulnérables, nous prévoyons une migration même à faible densité et sans relation claire dépendante de la densité.

Tableau 1. Aperçu des hypothèses principales testées pour expliquer la migration partielle chez les grands herbivores. Les cellules vides indiquent qu'il n'y a pas d'attentes claires concernant les relations spécifiées pour l'hypothèse donnée. Il convient de noter que toutes les hypothèses reposent sur l'hypothèse sous-jacente selon laquelle la neige force la migration vers les basses altitudes à l'automne, et que toutes les hypothèses prédisent une migration vers les hautes altitudes pendant l'été. Les prédictions en gras sont étayées

Migration trait	Proportion	Distance	Timing	Duration
H_1. The forage maturation hypothesis	**Migration also at low density**	Longer distances if more gentle slopes and high topographical variation	Spring: Linked to speed of green-up	Spring: long duration linked to speed of green-up; longer duration if more gentle slopes and high topographical variation
H_2. The competition avoidance hypothesis (winter)	More migration at high density	Longer distances at high density	Early spring migration at high density; **delayed fall migration at high density**; long distance migrators leave earlier	**Short duration**
H_3. The social fence hypothesis (summer)	**Less migration at high density**	**Shorter distances at high density**	Early spring migration at high density	**Short duration**
H_4. The predation risk avoidance hypothesis	**Migration also at low density**			**Short duration**

MATERIEL et METHODES

Zone d'étude

Les zones d'étude se trouvent dans les comtés de Rogaland (appelé région S), Hordaland (région SW), Sogn og Fjordane (région W), Møre og Roms-dal (région NW) et Sør-Trøndelag (région N), qui couvrent la majeure partie de la côte ouest du sud de la Norvège, ainsi que dans des localités situées à l'intérieur des terres dans les comtés de Buskerud (région SE) et Hedmark (région E) (Fig. 1). La végétation et le climat de ces régions reflètent un gradient typique entre la côte et l'intérieur des terres. **En général**, la température et les précipitations diminuent du sud vers le nord et de la côte vers l'intérieur des terres, tandis que l'épaisseur de la neige augmente.

La végétation de la côte ouest se situe principalement dans la zone boréale. Les exceptions à cette tendance générale sont une petite zone autour du Hardangerfjorden dans le Hordaland, qui se trouve dans la zone nemorale, et certaines zones non loin du Trondheimsforden, qui se trouvent dans la zone boréale sud. Les régions intérieures se trouvent toutes deux dans la zone boréale méridionale. De Rogaland à More et Romsdal, les forêts sont dominées par des feuillus et des pins sylvestres (*Pinus sylvestris*), mais il y a eu de nombreuses plantations d'épicéas de Norvège (*Picea abies*). Les zones de Sør-Trøndelag jusqu'à Trondheimsforden

sont dominées par des bouleaux (*Betuld* sp.) et des pins, tandis que les forêts d'épicéas dominent certaines zones au nord de cette région. Le type d'habitat typique des régions intérieures est la forêt de conifères, avec l'épicéa commun et le pin comme espèces dominantes.

Le chevreuil *Capreolus capreolus* est sympatrique au cerf élaphe dans la plupart des régions, à l'exception de la majeure partie du Sogn og Fjordane. L'élan *Alces alces* est abondant dans le Sør-Trøndelag, le Buskerud et le Hedmark, mais moins dans les autres régions. Les grands prédateurs sont absents le long de la côte ouest, mais le lynx *Lynx lynx* est commun dans le Buskerud et le Hedmark et le loup *Canis lupus* est présent dans le Hedmark.

Données sur le cerf élaphe

Des femelles cerfs élaphes (≥ âgées d'au moins un an) ont été capturées et marquées à l'aide de colliers GPS entre 2002 et 2009 dans 64 municipalités de sept régions de Norvège (Fig. 1). Les animaux ont été immobilisés à l'aide de fléchettes dans des sites d'alimentation hivernale établis ou sur des terres cultivées le long des routes. Toutes les procédures de marquage ont été approuvées par l'Autorité norvégienne de recherche animale.

Le plan d'échantillonnage le plus courant consistait à marquer les cerfs au milieu ou à la fin de l'hiver (janvier-avril). Sur la base des programmes de positionnement prévus, avec une position par heure (les premiers colliers ayant une position toutes les 1,5 ou 2 heures), la capacité de la batterie de l'unité GPS permettait le plus souvent un échantillonnage de position pendant un peu plus d'un an. Les colliers ont été récupérés à la fin de l'automne par dépôt ou dans le cadre de la chasse automnale régulière, ce qui a permis d'utiliser les mêmes colliers sur de nouveaux individus l'hiver suivant. L'intervalle d'échantillonnage le plus courant pour les individus était donc du milieu de l'hiver à l'automne, ou jusqu'à l'épuisement des batteries. Dans la pratique, cela a permis d'obtenir environ un an de données par individu. Nous n'avons inclus que les individus ayant une période d'échantillonnage suffisamment longue pour permettre une identification fiable des schémas d'utilisation de l'espace.

Cela a réduit la taille de l'échantillon de 240 femelles marquées à 141 animaux pour lesquels le modèle annuel d'utilisation de l'aire de répartition saisonnière était soit migratoire, soit stationnaire (Tableau 1). Ces animaux provenaient de 49 municipalités d'une taille moyenne de 740 km^2 (écart-type = 635).

Covariables

Comme indice de la densité de population, nous avons utilisé le nombre d'animaux chassés par zone d'habitat du cerf élaphe, tel qu'approuvé par les autorités de gestion de chaque municipalité. L'analyse confirme qu'il existe une corrélation étroite entre la taille du gibier chassé et d'autres indices de la taille de la population, tels que le nombre de cerfs observés par jour de chasse et la taille de la population estimée à l'aide d'une analyse de cohorte (Mysterud et al. 2007). Voir également la discussion concernant la comparaison entre la densité de population spatiale et temporelle.

À partir de travaux antérieurs établissant un lien entre la masse corporelle du cerf élaphe et la topographie (Mysterud et al. 2001a), nous avons calculé la diversité topographique, sous

forme de diversité de Shannon-Wiener pour les altitudes 0-100 m, 100-200 m, 200-300 m, 300-400 m, 400-500 m, 500-600 m et 600-700 m (les zones situées exactement à 0 m et > 700 m ont été exclues) et la proportion d'habitat en haute altitude (segment 250-700 m). À partir de travaux démographiques antérieurs, nous avons également récupéré des données sur la distance par rapport à la côte et la latitude. Nous avons également inclus une variable indiquant si les données provenaient de municipalités insulaires ou continentales. Toutes ces données ont été calculées à l'échelle de la municipalité, comme nous l'avons fait pour les données démographiques dans une série d'articles (Mysterud et al. 2001*a*, Langvatn et al. 2004). Les municipalités représentent des zones assez vastes. En moyenne, une grande diversité topographique reflète de bonnes possibilités de sélectionner des zones d'altitude élevée à une distance raisonnable, tandis qu'une faible valeur indique que ces zones sont assez éloignées et probablement hors de la distance normale de migration. Enfin, nous avons inclus « l'année » comme variable factorielle (2002-2009).

Analyses statistiques

Définition des migrants et de la distance de migration …
Test des hypothèses de migration partielle …

Tableau 2. Aperçu de la taille des échantillons de biches marquées par GPS en Norvège. Deux biches sédentaires de la région sud-ouest ont effectué une excursion automnale

Region	S	SW	W	NW	N	SE	E	Sum
Number marked	20	45	48	56	25	21	25	240
Number with full annual cycle	14	21	34	32	15	13	12	141
Number migrating	10	6	17	16	7	10	9	75
Stationary	3	10	7	7	6	1		34
Irregular space use	1	5	10	9	2	2	3	32
Prop. migrating	0.77	0.38	0.71	0.70	0.54	0.91	1.00	

RESULTATS

La proportion d'individus migrateurs variait considérablement d'une région à l'autre, allant de 0,38 dans la région SW à 1,00 dans la région E (Tableau 2, Figure 2). La proportion de migrateurs s'expliquait principalement par un effet positif de la variation topographique et un effet **négatif** de la densité de population (Tableau 3). Cela concordait avec les hypothèses relatives à la maturation du fourrage et à la barrière sociale (Tableau 1). Ni la latitude, ni la distance par rapport à la côte, ni la proportion d'habitats en haute altitude, ni le fait que la municipalité soit une île ou non, ni l'année (en tant que facteur) n'ont été intégrés dans le meilleur modèle (Annexe 1, Tableau A2 du matériel supplémentaire). Le tracé GAM a montré que l'effet de la variation topographique atteignait un pic à une valeur d'environ 1,5, puis était légèrement inférieur jusqu'aux valeurs maximales de 1,934. En utilisant ces informations pour le GLMM, nous avons constaté qu'un terme de second ordre pour la diversité topographique donnait un meilleur modèle (AIC = 117,9 contre 120,0), mais cela n'a pas eu d'impact notable sur l'effet négatif de la densité (estimation = -1,089, SE = 0,475, z = -2,293, p = 0,022).

Les **migrateurs** avaient généralement une aire de répartition hivernale à une altitude inférieure à celle de leur aire de répartition estivale (Figure 3). L'altitude de l'aire de répartition hivernale était plus basse lorsque la densité de population était élevée (Tableau 4). Cela **contredisait** la prédiction d'une utilisation accrue des altitudes plus élevées lorsque la densité

était élevée, selon l'hypothèse d'évitement de la concurrence (Tableau 1). La distance de migration **diminuait** nettement avec l'augmentation de la densité de population, mais la diversité topographique n'avait aucun effet (Tableau 4). La migration automnale était plus **tardive** lorsque la densité était élevée (Tableau 4), comme le prévoyait l'hypothèse d'évitement de la concurrence (Tableau 1). **Cependant**, le moment de la migration automnale n'était pas lié à la distance de migration (modèle avec uniquement la densité : AIC = -110,8 ; modèle ajoutant la distance de migration : AIC = -86,8) lorsque ce terme était ajouté à un modèle incluant la densité de population comme autre variable prédictive. Ni la densité ni la diversité topographique n'ont eu d'effet sur la durée de la migration printanière ou automnale, ni sur le moment de la migration printanière (Tableau 4).

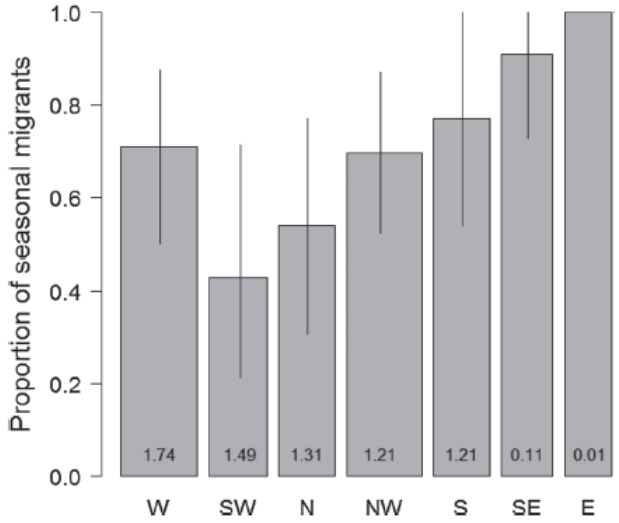


Figure 2. Diagramme à barres montrant la proportion de biches de cerf élaphe migrant de façon saisonnière dans chaque région de Norvège, en tenant compte uniquement des individus présentant une stratégie migratoire ou sédentaire claire. La largeur de chaque barre est proportionnelle à la racine carrée de la taille de l'échantillon (nombre de cerfs) par zone. Les barres d'erreur correspondent aux limites de confiance bootstrap à 95%. La densité moyenne de cerfs (abattus par km²) au cours des années d'observation est indiquée sous forme de texte dans chaque barre

Tableau 3. Estimations des paramètres et statistiques de test issues du modèle le plus parcimonieux (Tableau A1), un modèle de régression logistique à effets mixtes avec « municipalité » comme termes aléatoires, prédisant la probabilité de migration des cerfs élaphes en Norvège. Limite inférieure/supérieure limite inférieure/supérieure du seuil de confiance à 95%. Les seuils de confiance donnant un intervalle de confiance à 95% ne chevauchant pas 0 sont indiqués en gras

	Estimate	SE	Lower limit	Upper limit
Intercept	−0.989	1.174	−3.337	1.359
Density	−1.246	0.449	**−2.145**	**−0.347**
Topographic diversity	2.082	0.720	**0.642**	**3.522**

DISCUSSION

La migration partielle est considérée comme particulièrement utile pour comprendre les mécanismes à l'origine de l'évolution de la migration. Nous avons constaté d'importantes variations géographiques dans la migration partielle des **biches** en Norvège. La proportion de migrantes variait de 38% dans la région sud-ouest à 100% dans la région est (Fig. 2). Notre étude est la première à fournir des preuves empiriques d'une dépendance (négative) à la densité dans la probabilité de migration chez les cerfs, ce qui constitue la principale conclusion de notre étude. La base **mécanistique** de cette dépendance à la densité est moins claire. La proportion réduite de migrants à forte densité a **conforté** l'hypothèse de la barrière

sociale, tandis que la migration automnale tardive à forte densité a conforté l'hypothèse de l'évitement de la compétition.

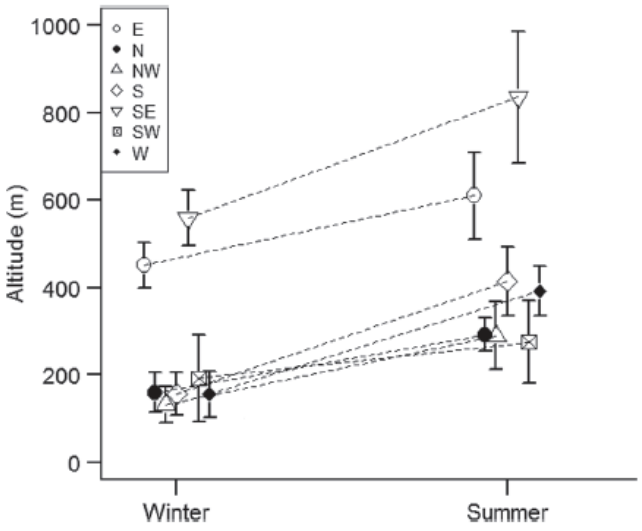


Figure 3. Modèle de migration saisonnière le long des gradients altitudinaux pour 7 régions de Norvège. Les estimations ponctuelles correspondent à la moyenne des femelles individuelles conformes à la stratégie de migration saisonnière. Les barres d'erreur correspondent à des limites de confiance à 95%

Migration printanière : phénologie végétale ou fuite de la compétition à forte densité ?

La migration est plus fréquente aux latitudes nordiques et à haute altitude, et une explication évidente est liée à une variation spatiale plus forte des contraintes saisonnières. Le principal facteur à l'origine de la migration vers les basses altitudes à l'automne est la neige. Il est bien documenté que la migration des grands herbivores peut être influencée par les cycles de précipitations liés au développement des plantes en Afrique (McNaughton 1976) et par les cycles de fonte des neiges qui affectent la maturation des plantes aux latitudes nordiques (Albon et Langvatn 1992, Hebblewhite et al. 2008). L'hypothèse de la maturation du fourrage est l'hypothèse la plus aboutie pour expliquer la migration vers les hauteurs au printemps (Fryxell et Sinclair 1988, Albon et Langvatn 1992). Elle a récemment fait l'objet de tests approfondis chez les wapitis en Amérique du Nord (Hebblewhite et al. 2008), et une étude désormais classique l'a démontrée chez les cerfs élaphes équipés de colliers VHF dans la région N en Norvège (Albon et Langvatn 1992). Il n'est donc pas surprenant que la diversité topographique, qui reflète probablement la variation de la phénologie végétale (Pettorelli et al. 2005), ait eu un effet positif sur la probabilité de migration. **Cependant**, l'argument selon lequel les animaux suivent la vague printanière de la phénologie végétale s'applique principalement aux graminées. La plupart des broutages se situent au-dessus de la couverture neigeuse et leur phénologie n'est probablement pas étroitement liée à la fonte des neiges, bien qu'il n'existe pas de documentation suffisante à ce sujet. Si tel était le cas, nous ne nous attendrions pas à une migration altitudinale aussi forte chez les brouteurs. **Cependant**, il est bien documenté que les brouteurs tels que les chevreuils (Mysterud 1999), les cerfs à queue blanche (Nelson 1995) et les élans (Ball et al. 2001) suivent la même migration altitudinale principale. Nous ne suggérons pas que l'hypothèse de la maturation du fourrage soit fausse, elle est certainement bien étayée et s'applique probablement dans notre cas (Albon et Langvatn 1992, Mysterud et al. 2001a). **Cependant**, le même schéma principal de migration altitudinale peut être le résultat d'un évitement de la concurrence due à la forte densité dans

l'aire d'hivernage. Pour le cerf élaphe en Norvège, les deux processus fonctionneraient dans le même sens général.

Tableau 4. Estimations des paramètres et statistiques de test des modèles à effets mixtes avec « municipalité » comme termes aléatoires, prédisant la distance, la durée et le moment de la migration des cerfs élaphes en Norvège. Toutes les variables de réponse ont été transformées en logarithmes. Limite inférieure/supérieure limite inférieure/supérieure du seuil de confiance à 95%. Les limites de confiance donnant un intervalle de confiance à 95% ne chevauchant pas 0 sont indiquées en gras

	Estimate	SE	Lower limit	Upper limit
A. Distance				
Intercept	10.504	0.705	9.094	11.915
Density	– 0.416	0.170	**– 0.756**	**– 0.075**
Topographic diversity	– 0.143	0.451	– 1.045	0.758
B. Duration - spring				
Intercept	13.257	1.526	10.206	16.308
Density	– 0.096	0.368	– 0.832	0.640
Topographic diversity	– 1.564	0.975	– 3.513	0.385
C. Duration - fall				
Intercept	10.531	1.391	7.749	13.314
Density	– 0.245	0.339	– 0.924	0.433
Topographic diversity	– 0.016	0.896	– 1.809	1.776
D. Timing - spring				
Intercept	4.692	0.228	4.236	5.147
Density	– 0.045	0.054	– 0.152	0.062
Topographic diversity	0.138	0.143	– 0.148	0.425
E. Timing - fall				
Intercept	5.404	0.132	5.140	5.669
Density	– 0.064	0.031	**– 0.126**	**– 0.002**
Topographic diversity	0.129	0.083	– 0.037	0.295
F. Altitude winter range				
Intercept	5.614	0.846	3.921	7.306
Density	– 0.455	0.190	**– 0.836**	**– 0.075**
Topographic diversity	– 0.019	0.529	–1.077	1.039

L'hypothèse de l'évitement de la concurrence

Nous soulignons que l'hypothèse de l'évitement de la concurrence donne lieu à des prédictions novatrices concernant les détails du modèle de migration, tandis que la migration altitudinale principale peut s'inscrire dans toutes les hypothèses (Tableau 1). Certaines tendances prévues sont cohérentes avec ce qui a déjà été rapporté dans la littérature. La meilleure preuve provient du cerf de Virginie, où les cerfs migrateurs semblaient passer un temps minimal dans les zones hivernales, probablement en raison de la forte concurrence dans ces zones (Nelson 1995). Nous prévoyons que les migrateurs de longue distance arriveront plus tôt dans les zones hivernales, en raison d'un risque plus élevé d'être pris dans la neige, mais nous n'avons trouvé **aucune** preuve à l'appui de cette hypothèse. Dans le cas du chevreuil, certains migrants ont attendu que la profondeur de la neige les oblige à rejoindre leur zone d'hivernage (Mysterud 1999). La **vitesse** de migration est également un facteur important. Le cerf élaphe (Albon et Langvatn 1992) et l'élan (Dalke et al. 1965) se sont déplacés progressivement vers leur zone d'été, comme le prévoit l'hypothèse de la maturation du fourrage. L'hypothèse de l'évitement de la compétition prédit une fuite rapide dès que les conditions le permettent. Cela conduit également à des prédictions claires en ce qui concerne les effets climatiques pendant l'automne et l'hiver (Tableau 1). Si les animaux tentent de limiter au minimum le temps passé dans leur aire d'hivernage, le schéma de migration pourrait refléter des réponses opportunistes à des périodes de faible enneigement pendant l'hiver, ce qui pourrait entraîner plusieurs migrations du même individu (Nelson 1995). On pourrait également s'attendre à une migration facultative, qui a été observée chez le cerf mulet (Nicholson et al. 1997).

Comme indiqué ci-dessus, la prédiction pour le modèle interspécifique est que les brouteurs peuvent également migrer en altitude et que la qualité des zones d'été en haute altitude n'est pas nécessairement supérieure à celle des zones en basse altitude utilisées pour l'hivernage. Chez le chevreuil (Mysterud 1999) et le cerf à queue noire *Odocoilius hemionus columbianus* (Loft et al. 1984), qui sont des brouteurs (ou des mangeurs concentrés), les territoires estivaux étaient considérablement plus vastes en altitude, ce qui suggère que les zones de haute altitude offraient une qualité de fourrage inférieure, mais nous ne pouvons exclure la possibilité d'un fourrage simplement plus dispersé. **De même**, pour l'élan, il a été démontré que les faons des femelles restant dans les zones d'hivernage à basse altitude avaient une meilleure croissance que les migrants (Sether et Heim 1993). Ces schémas sont conformes à ce que l'on pourrait attendre de l'hypothèse d'évitement de la concurrence.

Une prédiction de l'hypothèse d'évitement de la concurrence est que les cerfs en hiver peuvent rester à une altitude légèrement plus élevée à forte densité. Si tel est le cas, nous pourrions obtenir une inversion des prévisions, c'est-à-dire une proportion plus faible de migrants et des distances de migration plus courtes à forte densité (Tableau 1). Nous n'avons trouvé aucune preuve que les cerfs hivernent à des altitudes plus élevées à forte densité. Soit l'hypothèse est erronée, soit, dans notre cas, cela peut être dû à l'utilisation intensive de pâturages agricoles et, dans une certaine mesure, à des sites d'alimentation hivernale qui se trouvent principalement à basse altitude (Godvik et al. 2009). Le coût de l'hivernage à haute altitude peut donc être élevé. **En revanche**, nous avons constaté que l'altitude de l'aire d'hivernage diminuait avec la densité. Nous ne pouvons pas expliquer entièrement ce phénomène, mais il peut être lié au fait que nous comparons la variation de la densité spatiale. Les zones où la densité de population est la plus faible sont les régions intérieures, qui ont en moyenne une altitude plus élevée (Figure 3).

Des barrières sociales dans l'aire de répartition estivale ?

Les espèces de cerfs font généralement preuve d'une grande fidélité à leur aire de répartition estivale et hivernale (Tierson et al. 1985, Sweanor et Sandegren 1989, Van Deelen et al. 1998, Igota et al. 2004). Les femelles plus **âgées** ont généralement des aires de répartition estivales **plus exclusives** que les animaux plus jeunes (Aycrigg et Porter 1997). Au moment où les petits se séparent de leur mère, les animaux plus âgés de la population se trouvent probablement déjà dans leur zone d'été. Un cerf qui cherche une zone d'été peut essayer d'éviter les zones où il n'y a pas de membres de sa famille. Chez le cerf de Virginie (Tierson et al. 1985, Aycrigg et Porter 1997) et le chevreuil (Wahlström et Liberg 1995), les femelles s'établissent donc souvent près de leur mère. Chez le cerf de Virginie, tous les faons retournaient à l'âge d'un an dans l'aire de répartition estivale de leur mère, mais parmi les animaux âgés de 2 à 3 ans, seuls 67 à 80% le faisaient (Nelson 1998). **En effet**, 20% des petits de cerfs non migrateurs devenaient migrateurs (Nelson 1998). À partir de l'hypothèse d'évitement de la concurrence, nous avions prédit une proportion croissante de migrants à forte densité, mais nous avons constaté **le contraire**. Il se peut que les cerfs qui tentent de s'établir comme migrants à forte densité aient plus de mal à trouver des zones sans « barrières sociales ». Pour les cerfs élaphes de la région N, 20 ans de données de capture-marquage-recapture ont montré que la proportion de jeunes mâles se dispersant était négativement liée à la densité (Loe et al. 2009). Au cours de la période étudiée, la densité de population a considérablement augmenté tant dans la municipalité où se trouvaient les sites de capture que dans les municipalités voisines. Bien que le nombre de jeunes mâles se **dispersant** ait

diminué à mesure que la densité de population augmentait, la distance à laquelle ils se dispersaient a **augmenté**. Cela s'explique probablement par le fait qu'il fallait parcourir une plus grande distance pour atteindre des zones à faible densité. Ces résultats concernaient les mâles. **En outre**, bien qu'elles soient liées, la dispersion et la migration sont des processus différents. **Néanmoins**, les résultats de cette étude suggèrent d'explorer davantage les **barrières sociales** dans l'établissement de l'utilisation du territoire.

Dépendance spatiale ou temporelle à la densité

Une faiblesse de notre étude est que nous ne comparons que des zones de densité de population variable, sans disposer de bonne mesure de la variation de la qualité de l'habitat, qui est importante pour le niveau de compétition. Le long de la côte ouest (régions S, SO, O, NO et N), nous disposons de bonnes données sur la masse corporelle. Des études antérieures qui utilisaient le nombre de cerfs abattus comme indice de densité ont trouvé des modèles attendus de dépendance à la densité dans d'autres traits du cycle biologique (poids corporel : Mysterud et al. 2001*b* ; rapport des sexes chez les faons : Mysterud et al. 2000 ; reproduction des femelles : Langvatn et al. 2004). Il existait une relation négative constante entre le poids corporel et la densité dans toutes les municipalités (Loe et al. 2009). Bien que les interceptions diffèrent légèrement, cela suggère que dans notre cas, la densité était principalement une mesure de la disponibilité des ressources et qu'une densité élevée ne reflétait pas une qualité élevée de l'habitat. Nous estimons donc probable que la dépendance à la densité dans la proportion de migrants représente un test robuste des hypothèses d'évitement de la concurrence et de barrière sociale.

L'équilibre relatif entre les zones de haute altitude et les zones de basse altitude pour une région donnée peut être important pour déterminer le schéma de migration saisonnière et la dépendance globale à la densité, car il influe sur l'étendue de la limitation saisonnière des ressources. Une proportion différente de zones de haute altitude et de zones de basse altitude aura une incidence sur la dépendance totale à la densité de l'ensemble de la population, car la proportion de zones de basse altitude limitera probablement la taille globale de la population. Dans les zones où la proportion de zones de basse altitude est élevée, une densité de population globale plus élevée peut probablement être maintenue, ce qui se traduit par une dépendance à la densité plus élevée et donc par des cerfs plus petits (comme dans de nombreuses zones côtières). **En revanche**, les zones intérieures où la proportion de zones de haute altitude est plus élevée peuvent globalement soutenir moins d'animaux, mais comme ceux-ci se dispersent pendant l'été, la dépendance à la densité pendant la saison de croissance importante est également réduite pour les animaux sédentaires, ce qui se traduit par des individus plus grands. Ce mécanisme ajoute à l'avantage de suivre le développement phénologique des plantes dans ces zones (Mysterud et al. 2001*a*).

Les différences entre les caractéristiques du paysage des différentes régions rendent également plus incertaine la comparaison des variations spatiales des caractéristiques migratoires telles que l'altitude de l'aire d'hivernage et le moment de la migration. Les deux zones intérieures sont situées à une altitude plus élevée (Figure 3). Cela pourrait expliquer l'augmentation des altitudes utilisées à faible densité, ce qui ne corrobore pas l'hypothèse d'évitement de la concurrence, mais pourrait également fournir une autre explication du résultat corroborant la migration automnale tardive à haute altitude. **En outre**, l'épaisseur de la neige est le principal facteur déterminant l'hivernage à basse altitude, et l'habitat peut jouer

un rôle important dans la répartition de la couverture neigeuse. Il est clair que les habitats forestiers de conifères peuvent offrir des zones où l'épaisseur de la neige est faible, comme c'est le cas à basse altitude, comme le montrent les schémas de migration des cerfs sika, qui migrent en partie vers les habitats forestiers de conifères (Igota et al. 2004). Les régions intérieures possèdent des forêts de conifères beaucoup plus étendues. Pour valider cette hypothèse, il faudrait probablement évaluer la variation temporelle de la densité plutôt que la variation spatiale, comme dans notre cas (Tableau 1). **Cependant**, de telles données ne sont pas disponibles à l'heure actuelle. Il est clair que des études à plus long terme dans une zone donnée permettraient également d'évaluer les prévisions liées à l'interaction entre le climat et la densité (Tableau 1).

Pouvons-nous ignorer les prédateurs lorsqu'ils ne sont pas présents ?

La prédation peut jouer un rôle important dans la migration (Hebblewhite et Merrill 2007). Les nouveau-nés et les faons sont plus exposés à la prédation (Linnell et al. 1995), et la migration peut donc servir de stratégie pour éviter les zones à haut risque de prédation (Edwards 1983, Festa-Bianchet 1988, Hebblewhite et Merrill 2007). L'hypothèse de l'évitement du risque de prédation peut également s'appliquer au comportement d'espacement saisonnier : s'il peut être avantageux pour un grand herbivore de rejoindre des densités locales élevées ou des troupeaux afin de réduire le risque de prédation individuel, il peut être plus avantageux de vivre en solitaire et de manière discrète pendant la saison de mise bas (Bergerud et al. 1990, Barten et al. 2001). La principale migration altitudinale vers le haut au printemps peut donc également être prédite sur la base de la prédation, et elle peut s'appliquer à la fois aux brouteurs et aux paisseurs. Les prédateurs sont absents dans la plupart de nos zones d'étude (à l'exception de quelques cas documentés dans les régions SE et E), mais de nombreux aspects du comportement des ongulés ont été façonnés par la prédation à un tel point dans le passé (Byers 1997, Bowyer 2004) que cela ne peut être ignoré. Des observations directes suggèrent que les cerfs mâles en Norvège (région « N ») broutent plus fréquemment dans la zone alpine à la fin de l'été que les femelles (Bonenfant et al. 2004), ce qui peut refléter le choix des zones forestières comme stratégie anti-prédateurs des femelles avec leurs petits, au détriment d'un fourrage de meilleure qualité dans la zone alpine à la fin de l'été.

Conclusion

Nous soulignons que plusieurs hypothèses peuvent prédire le même schéma principal de migration altitudinale et que des prévisions plus détaillées sont nécessaires. Nous avons trouvé des preuves solides de la dépendance à la densité dans la migration. La proportion décroissante de migrants à forte densité ne corrobore pas l'hypothèse de l'évitement de la compétition, mais suggère un rôle des **barrières sociales**. La compréhension de ces processus peut avoir des implications importantes pour la dynamique des populations et, par conséquent, pour la gestion et la conservation des grands herbivores.

References

Albon, S. D. and Langvatn, R. 1992. Plant phenology and the benefits of migration in a temperate ungulate. – Oikos 65: 502–513.

Aycrigg, J. L. and Porter, W. F. 1997. Sociospatial dynamics of white-tailed deer in the central Adirondacks mountains, New York. – J. Mammal 78: 468–482.

Ball, J. P. et al. 2001. Partial migration by large ungulates: characteristics of seasonal moose *Alces alces* ranges in northern Sweden. – Wildlife Biol. 7: 39–47.

Barten, N. L. et al. 2001. Habitat use by female caribou: tradeoffs associated with parturition. – J. Wildlife Manage. 65: 77–92.

Bates, D. and Maechler, M. 2009. lm4: linear mixed-effects models using S4 classes. – R package ver. 0.999375-32. <http://CRAN.R-project.org/package = lme4>.

Berger, J. et al. 2008. Protecting migration corridors: challenges and optimism for Mongolian saiga. – Plos Biol. 6: 1365–1367.

Bergerud, A. T. et al. 1990. Spring migration and dispersion of wooland caribou at calving. – Anim. Behav. 39: 360–368.

Bolger, D. T. et al. 2008. The need for integrative approaches to understand and conserve migratory ungulates. – Ecol. Lett. 11: 63–77.

Bonenfant, C. et al. 2004. Multiple causes of sexual segregation in European red deer: enlightenments from varying breeding phenology at high and low latitude. – Proc. R. Soc. B 271: 883–892.

Bowyer, R. T. 2004. Sexual segregation in ruminants: definitions, hypotheses, and implications for conservation and management. – J. Mammal 85: 1039–1052.

Boyce, M. S. 1989. The Jackson elk herd. Intensive wildlife management in North America. – Cambridge Univ. Press.

Brazda, A. R. 1953. Elk migration patterns, and some of the factors affecting movements in the Gallatin river drainage, Montana. – J. Wildlife Manage. 17: 9–23.

Bunnefeld, N. et al. 2011. A model-driven approach to quantify migration patterns: individual, regional and yearly differences. – J. Anim. Ecol. 80: 466–476.

Byers, J. A. 1997. American pronghorn. Social adaptations and the ghost of predators past. – Univ. of Chicago Press.

Calenge, C. 2006. The package "adehabitat" for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. – Ecol. Model. 197: 516–519.

Comer, C. E. et al. 2005. Fine-scale genetic structure and social organization in female white-tailed deer. – J. Wildlife Manage. 69: 332–344.

Dalke, P. D. et al. 1965. Seasonal movements of elk in the selway river drainage, Idaho. – J. Wildlife Manage. 17: 333–338.

Edwards, J. 1983. Diet shifts in moose due to predator avoidance. – Oecologia 60: 185–189.

Fancy, S. G. et al. 1989. Seasonal movements of caribou in Arctic Alaska as determined by satellite. – Can. J. Zool. 67: 644–650.

Festa-Bianchet, M. 1988. Seasonal range selection in bighorn sheep: conflicts between forage quality, forage quantity, and predator avoidance. – Oecologia 75: 580–586.

Fryxell, J. M. and Sinclair, A. R. E. 1988. Causes and consequences of migration by large herbivores. – Trends Ecol. Evol. 3: 237–241.

Fryxell, J. M. et al. 1988. Why are migratory ungulates so abundant? – Am. Nat. 131: 781–798.

Fryxell, J. M. et al. 2008. Multiple movement modes of large herbivores at multiple spatiotemporal scales. – Proc. Natl Acad. Sci. USA 105: 19114–19119.
Godvik, I. M. R. et al. 2009. Temporal scales, tradeoffs and functional responses in habitat selection of red deer. – Ecology 90: 699–710.
Haanes, H. et al. 2010. Genetic structure in an expanding cervid population after population reduction. – Conserv. Genet. 11: 11–20.
Hebblewhite, M. and Merrill, E. H. 2007. Multiscale wolf predation risk for elk: does migration reduce risk? – Oecologia 152: 377–387.
Hebblewhite, M. et al. 2008. A multi-scale test of the forage maturation hypothesis in a partially migratory ungulate population. – Ecol. Monogr. 78: 141–166.
Igota, H. et al. 2004. Seasonal migration patterns of female sika deer in eastern Hokkaido, Japan. – Ecol. Res. 19: 169–178.
Kokko, H. and Lundberg, P. 2001. Dispersal, migration, and offspring retention in saturated habitats. – Am. Nat. 157: 188–202.
Langvatn, R. et al. 2004. Timing and synchrony of ovulation in red deer constrained by short northern summers. – Am. Nat. 163: 763–772.
LeResche, R. E. 1974. Moose migrations in North America. – Nat. Can. 101: 393–415.
Linnell, J. D. C. et al. 1995. Who killed Bambi? The role of predation in the neonatal mortality of temperate ungulates. – Wildlife Biol. 1: 209–223.
Loe, L. E. et al. 2009. Negative density-dependent emigration of males in an increasing red deer population. – Proc. R. Soc. B 276: 2581–2587.
Loft, E. R. et al. 1984. Seasonal movements and summer habitats of female black-tailed deer. – J. Wildlife Manage. 48: 1317–1325.
Maddock, L. 1979. The "migration" and grazing succession. – In: Sinclair, A. R. E. and Norton-Griffiths, M. (eds), Serengeti. Dynamics of an ecosystem. Univ. of Chicago Press, pp. 104–129.
Matthysen, E. 2005. Density-dependent dispersal in birds and mammals. – Ecography 28: 403–416.
McNaughton, S. J. 1976. Serengeti migratory wildebeest: facilitation of energy flow by grazing. – Science 191: 92–94.
Mysterud, A. 1999. Seasonal migration pattern and home range of roe deer (*Capreolus capreolus*) in an altitudinal gradient in southern Norway. – J. Zool. 247: 479–486.
Mysterud, A. et al. 2000. Relationships between sex ratio, climate and density in red deer: the importance of spatial scale. – J. Anim. Ecol. 69: 959–974.

Supplementary material (available online as Appendix O19439 at www.oikosoffice.lu.se/appendix). Appendix 1

Mysterud, A. et al. 2001a. Plant phenology, migration and geographic variation in body weight of a large herbivore: the effect of a variable topography. – J. Anim. Ecol. 70: 915–923.
Mysterud, A. et al. 2001b. The effects of age, sex and density on body weight of Norwegian red deer: evidence of density-dependent senescence. – Proc. R. Soc. B 268: 911–919.
Mysterud, A. et al. 2007. Monitoring population size of red deer: an evaluation of two types of census data from Norway. – Wildlife Biol. 13: 285–298.
Nelson, M. E. 1995. Winter range arrival and departure of white-tailed deer in northeastern Minnesota. – Can. J. Zool. 73: 1069–1076.
Nelson, M. E. 1998. Development of migratory behavior in northern white-tailed deer. – Can. J. Zool. 76: 426–432.
Nicholson, M. C. et al. 1997. Habitat selection and survival of mule deer: tradeoffs associated with migration. – J. Mammal 78: 483–504.
Pettorelli, N. et al. 2005. Importance of climatological downscaling and plant phenology for red deer in heterogeneous landscapes. – Proc. R. Soc. B 272: 2357–2364.
Sæther, B.-E. and Heim, M. 1993. Ecological correlates of individual variation in age at maturity in female moose (*Alces alces*): the effects of environmental variability. – J. Anim. Ecol. 62: 482–489.
Sawyer, H. et al. 2009. Identifying and prioitizing ungulate migration routes for landscape-level conservation. – Ecol. Appl. 19: 2016–2025.
Sweanor, P. Y. and Sandegren, F. 1989. Winter-range philopatry of seasonally migratory moose. – J. Appl. Ecol. 26: 25–33.
Tierson, W. C. et al. 1985. Seasonal movements and home ranges of white-tailed deer in the Adirondacks. – J. Wildlife Manage. 49: 760–769.
Turchin, P. 1998. Quantitative analysis of movement. Measuring and modeling population redistribution in animals and plants. – Sinauer.
Van Deelen, T. R. et al. 1998. Migration and seasonal range dynamics of deer using adjacent deeryards in northern Michigan. – J. Wildlife Manage. 62: 205–213.
Wahlström, L. K. and Liberg, O. 1995. Patterns of dispersal and seasonal migration in roe deer (*Capreolus capreolus*). – J. Zool. 235: 455–467.
Wood, S. 2006. Generalized additive models: an introduction with R. – Chapman and Hall.