

Sélection de l'habitat en fonction de la densité chez le bison des plaines

Received: 27 June 2025 | Revised: 5 March 2026 | Accepted: 7 April 2026

DOI: 10.1002/jwmg.70215

RESEARCH ARTICLE

THE JOURNAL OF
**WILDLIFE
MANAGEMENT**



THE
WILDLIFE
SOCIETY

Density-dependent habitat selection in plains bison

Michelle L. Sawatzky¹  | Branden T. Neufeld¹ |
Stefano Liccioli² | Philip D. McLoughlin¹ 

Résumé

La sélection de l'habitat est un processus dynamique influencé par la densité de population ; pourtant, peu d'études ont évalué les effets de la densité sur la **sélection de l'habitat** chez les grands herbivores au sein de systèmes clos. Nous avons utilisé des données GPS à long terme provenant de colliers équipés d'un système de positionnement global (GPS) portés par 22 femelles adultes de bisons des plaines (*Bison bison bison*) dans un enclos clôturé du parc national des Prairies, au Canada, afin d'évaluer la sélection de l'habitat en fonction de la densité au cours de saisons biologiquement pertinentes et à deux échelles spatiales. L'étude a tiré parti d'une occasion unique créée par une période de croissance naturelle de la population suivie de réductions biennales de celle-ci pour explorer comment les bisons adaptent leur utilisation de l'habitat dans des conditions de densité variables. Les fonctions de sélection des ressources et les modèles de différence de sélection latente ont montré que les bisons sélectionnaient des zones à indice de végétation par différence normalisée (NDVI) élevé et évitaient les routes lorsque la densité était faible. À mesure que la densité augmentait, les schémas de sélection se généralisaient ou s'inversaient, en particulier pendant les saisons de mise bas et post-mise bas, lorsque les besoins nutritionnels étaient les plus importants. Les bisons évitaient systématiquement les routes, ce qui suggère qu'ils perçoivent l'activité humaine comme une forme de risque. **Cependant**, ce comportement d'évitement diminuait pendant la période du rut, probablement en raison de changements dans la composition du troupeau et les priorités comportementales. La variation saisonnière de l'intensité et de la direction de la sélection met en évidence la complexité de l'utilisation de l'espace en fonction de la densité. Nos résultats soulignent que le fait d'ignorer la densité dans les modèles spatiaux peut conduire à des décisions de gestion biaisées. **Il est particulièrement important de comprendre comment l'utilisation de l'espace évolue en fonction de la densité de population pour les populations entièrement clôturées qui ne peuvent pas se disperser naturellement et où la compétition intraspécifique est susceptible d'être exacerbée.** Dans de tels systèmes, il est essentiel d'intégrer les comportements dépendants de la densité dans la surveillance des espèces ou des habitats afin d'anticiper les conséquences écologiques et d'orienter la gestion à long terme.

MOTS-CLÉS : *Bison bison bison*, dépendance à la densité, compétition intraspécifique, sélection des ressources, utilisation de l'espace

INTRODUCTION

La compréhension des schémas spatiaux et temporels d'utilisation de l'habitat par les animaux est fondamentale en écologie (Krebs 2001). On ne s'attend pas à ce que les animaux utilisent les habitats proportionnellement à leur disponibilité ; ils ont plutôt tendance à choisir des habitats qui améliorent leurs chances de survie et de reproduction (Fretwell et Lucas 1969). La sélection de l'habitat est un processus hiérarchique, la sélection à des échelles spatiales plus larges étant généralement déterminée par des facteurs limitants plus importants pour la croissance de la population, tels que la disponibilité de la nourriture ou le risque de prédation. En revanche, les décisions à plus petite échelle reflètent souvent des réponses comportementales immédiates aux conditions locales (Rettie et Messier 2000). De même, la variation temporelle de la sélection peut se produire à plusieurs échelles, allant des cycles quotidiens aux changements saisonniers et interannuels (McLoughlin et al. 2011, Northrup et al. 2012, Raynor et al. 2017b, Mao et al. 2018, Richter et al. 2020). On s'attend à ce que la sélection de l'habitat soit façonnée par des contraintes écologiques telles que la compétition (McLoughlin et al. 2010).

En conséquence, la sélection des ressources varie souvent en fonction de la densité de population (Rosenzweig 1981, 1991 ; Morris 1987), car une concurrence accrue pour les ressources réduit la valeur sélective des individus (Fretwell et Lucas 1969, Rosenzweig 1981, Morris 2003). La théorie de la sélection de l'habitat en fonction de la densité suggère que les modèles de sélection des ressources devraient donner des résultats différents selon la proximité d'une population par rapport à la capacité de charge (Matthiopoulos et al. 2015). Par exemple, à faible densité de population, les individus peuvent se trouver exclusivement dans des habitats de haute qualité où les gains de fitness sont maximisés (McLoughlin et al. 2010). Cependant, à mesure que la densité augmente et que la compétition s'intensifie, les individus peuvent commencer à occuper des habitats de moindre qualité ou plus risqués, les zones préférées devenant saturées. Cela peut entraîner une généralisation de la sélection de l'habitat, où les animaux réduisent leur sélectivité et élargissent leur utilisation de l'espace en réponse à une compétition intraspécifique accrue (van Best et al. 2014, Matthiopoulos et al. 2015). Selon le modèle de distribution sans contrainte (IFD) (Fretwell et Lucas 1969), sous des hypothèses strictes de libre circulation, de connaissance parfaite de la disponibilité des ressources et d'absence d'interférence entre les individus, les animaux devraient se répartir de telle sorte que les gains de fitness soient égalisés entre les habitats.

Le bison des plaines (*Bison bison bison*) comptait entre 15 et 100 millions d'individus dans les Grandes Plaines nord-Américaines avant la colonisation Européenne (Dary 1989, Shaw 1995). À la fin du XIX^{ème} siècle, la chasse excessive, la sécheresse, les maladies et la concurrence avec le bétail introduit avaient réduit leur population à moins de 1 000 individus (Gates et al. 2010). Les efforts de conservation ont depuis permis un rétablissement des effectifs, avec plus de 500 000 individus actuellement en Amérique du Nord (Freese et al. 2007, Sanderson et al. 2008). Néanmoins, l'espèce est souvent considérée comme écologiquement éteinte sur une grande partie de son ancienne aire de répartition (Freese et al. 2007, Sanderson et al. 2008). On dénombre environ 20 000 bisons dans des troupeaux de conservation gérés dans l'intérêt public (Aune et al. 2017), mais la plupart de ces troupeaux

sont petits et confinés, et ne bénéficient souvent pas des facteurs limitants naturels qui ont historiquement façonné leurs rôles écologiques (Gates et al. 2010).

La répartition des zones de pâturage chez le bison est principalement influencée par la biomasse fourragère herbacée (Wallace et al. 1995, Van Vuren 2001, Doan 2019). Les bisons font preuve d'une flexibilité alimentaire selon les saisons et les régions géographiques (Bergmann et al. 2015, Hecker et al. 2020, Craine 2021), consommant principalement des **graminées** avec des quantités moindres de plantes herbacées et de feuillage (Plumb et Dodd 1993 ; Steuter et al. 1995 ; Hecker et al. 2020). En tant qu'animaux cherchant à minimiser le temps passé à se nourrir, les bisons choisissent des habitats qui maximisent l'apport énergétique digestible instantané (Babin et al. 2011), montrant une forte préférence pour les zones présentant une biomasse et une productivité fourragères intermédiaires à élevées, tout en évitant les régions où le fourrage herbacé est limité (Van Vuren 2001, Schoenecker et al. 2015, Ritson 2019).

Dans les zones où vivent des prédateurs, les bisons équilibrent leur choix de fourrage et le risque de prédation. Par exemple, dans le parc national Prince Albert, au Canada, l'évitement des loups influence fortement le choix d'habitat des bisons (Fortin et al. 2009), la sélection de fourrages à haute teneur énergétique diminuant à mesure que le risque de prédation augmente (Fortin et Fortin 2009). Dans les zones dépourvues de prédateurs ou où la chasse est interdite, le comportement anti-prédateur peut s'estomper (Lahti et al. 2009). **Néanmoins**, les espèces proies peuvent manifester des réactions de type anti-prédateur face à des perturbations humaines non létales, en particulier si elles ont été historiquement chassées par les humains (Frid et Dill 2002). Le bison, qui a évolué aux côtés de grands prédateurs et des humains, présente des réactions mitigées face à la présence humaine (Fortin et Andruskiw 2003, Babin et al. 2011, Ranglack et Du Toit 2015, Kaze et al. 2016, Foca et Boyce 2022).

Peu d'études ont directement examiné l'effet de la densité de population sur la sélection de l'habitat chez le bison des plaines. **Dans le parc national de Yellowstone et le parc national de Prince Albert, on a constaté que les troupeaux de bisons en liberté augmentaient leur aire de répartition et commençaient à se disperser sur les terres adjacentes aux parcs en réponse à une densité de population accrue** (Plumb et al. 2009, Merkle et al. 2015). **Contrairement** aux troupeaux de Yellowstone et de Prince Albert, la plupart des bisons des plaines gérés à des fins de conservation sont entièrement confinés et ne peuvent donc pas se disperser en réponse à une augmentation de la densité de population. Étant donné l'intérêt croissant pour la réintroduction des bisons et l'augmentation de la taille des troupeaux de conservation (Johnson et al. 1994, Boyd 2003), il est important, pour la gestion de la santé des populations de bisons, de comprendre comment la sélection de l'habitat chez les bisons vivant dans des populations entièrement clôturées peut évoluer en réponse aux changements de densité de population.

Nous avons étudié comment l'augmentation de la densité influence la sélection de l'habitat des bisons à plusieurs échelles spatio-temporelles. Après leur réintroduction dans le parc national des Prairies (GNP), au Canada, le troupeau de bisons a pu croître naturellement avec une intervention de gestion minimale. **Une fois que le troupeau a atteint la capacité de charge estimée de la zone, il a fait l'objet d'une série de prélèvements bisannuels de 2013 à 2020.**

Cette période de croissance démographique suivie de **prélèvements** a permis de tester la sélection de l'habitat en fonction de la densité chez le bison des plaines. En nous appuyant sur les travaux de Doan et al. (2024), qui ont montré que les bisons privilégiaient les sites à forte productivité, loin de la circulation et des perturbations humaines, nous avons cherché à vérifier si ce comportement restait valable aussi bien à forte qu'à faible densité. À faible densité, nous nous attendions à ce que les bisons privilégient les zones riches en fourrage et évitent les zones perçues comme risquées, malgré l'absence de prédation ou de chasse dans le GNP. À mesure que la densité augmentait, nous avons émis l'hypothèse que la compétition intraspécifique entraînerait une sélection accrue d'habitats de moindre qualité (c'est-à-dire une sélection moindre des zones à forte productivité végétale et une sélection accrue des zones proches de l'activité humaine). Nous nous attendions en outre à ce que les différences saisonnières en matière de besoins nutritionnels, de comportement et de taille des groupes modulent les schémas de sélection. **Plus précisément**, nous avons prédit une plus forte tendance à éviter les routes pendant la période de mise bas et après celle-ci, lorsque les groupes de vaches et de veaux sont peu enclins à prendre des risques et que l'activité humaine est intense. En revanche, pendant la période du rut – lorsque les mâles rejoignent des groupes plus importants – nous nous attendions à une tendance moins marquée à éviter les routes, ce qui correspond au fait que les groupes plus importants occupent des habitats plus risqués (Fortin et al. 2009).

Aire d'étude

Nous avons mené notre étude au sein de l'enclos à bisons (49.167672, -107.542875) du parc national des Grand-Canyons (GNP) entre 2009 et 2020 (Figure 1). L'enclos à bisons est une zone de 181 km² entourée d'une clôture standard à bisons à cinq fils d'une hauteur de 1,8 m. Les fils supérieurs et inférieurs de la clôture sont lisses afin de permettre le passage d'autres ongulés brouteurs par-dessus et par-dessous, tout en empêchant les bisons de s'aventurer sur les terres privées adjacentes. Le parc national des Prairies se trouve dans la partie nord des prairies mixtes du sud-ouest de la Saskatchewan, au Canada. Le paysage à l'intérieur de l'unité de confinement des bisons était composé de prairies d'altitude dominées par des stipes (*Stipa* spp., *Hesperostipa* spp.), des agrostides (*Pascopyrum smithii*, *Elymus* spp.) et des boutelous gracieuses (*Bouteloua gracilis*), des prairies de vallée dominées par des plaines d'armoise (*Artemisia cana*) et de greasewood (*Sarcobatus vermiculatus*), des colonies de chiens de prairie avec une végétation rase et beaucoup de sol nu, ainsi que des communautés d'arbustes riverains (saule [*Salix* spp.], *Shepherdia argentea*) le long de la rivière Frenchman. Plusieurs herbivores étaient présents dans la zone de confinement des bisons, notamment des bisons, des cerfs muets (*Odocoileus hemionus*), des cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus*), des orignaux (*Alces alces*), des antilopes d'Amérique (*Antilocapra americana*) et des chiens de prairie à queue noire (*Cynomys ludovicianus*). Les principaux prédateurs des bisons, les loups gris (*Canis lupus*) et les grizzlis (*Ursus arctos*), avaient disparu de la région et la chasse n'était pas autorisée. Le parc national des Grasslands était géré dans un souci d'intégrité écologique et de loisirs de plein air. L'altitude au sein de la zone de confinement des bisons varie entre 762 m et 924 m. Au cours de l'étude, le GNP présentait un climat continental caractérisé par des étés courts et chauds et des hivers longs et froids. Les précipitations annuelles moyennes dans le GNP de 2009 à 2020 étaient de 336 mm, la plupart des précipitations tombant sous forme de pluie entre avril et septembre. La température mensuelle moyenne variait de 29,6°C en juillet à -11,2°C en décembre.

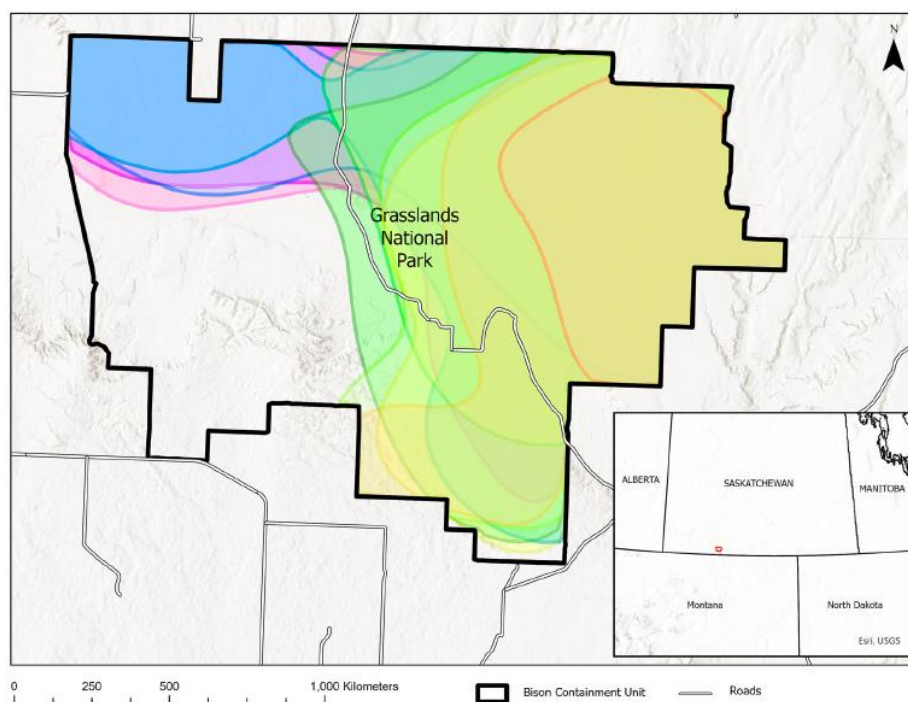


FIGURE 1. Emplacement du parc national Grasslands, dans le sud-ouest de la Saskatchewan (Canada), et de la zone de confinement où des bisons ont été équipés de colliers émetteurs entre 2009 et 2020. Les polygones colorés représentent les domaines de répartition (estimation de densité par noyau autocorrélée à 95%) de 10 bisons femelles adultes entre 2009 et 2013, utilisés dans l'analyse de la fonction de sélection des ressources

Les bisons ont été réintroduits dans le GNP en 2005 et ont pu se reproduire naturellement jusqu'en 2013. Depuis lors, la population a été régulée par des prélèvements bisannuels afin de maintenir les effectifs dans les limites de la capacité de charge estimée (397 à 511 individus ; [Figure 2](#)). Les opérations de prélèvement ont eu lieu entre novembre et mi-décembre des années impaires. Lors de ces opérations, le personnel du parc a rassemblé tous les individus dans l'enclos des bisons à l'aide de véhicules tout-terrain et en les attirant avec de la nourriture d'appât. Il arrivait parfois que des mâles solitaires ou de petits groupes de célibataires parviennent à échapper au rassemblement. Les bisons étaient parqués dans un enclos de détention, et les individus à retirer de la population étaient sélectionnés selon les lignes directrices de Gates et al. (2010) afin de maintenir une variation génétique ainsi qu'une structure par sexe et par âge similaire à celle des populations de bisons sauvages. Cette période de croissance naturelle suivie de réductions réglementées de la population a permis de tester la sélection de l'habitat en fonction de la densité.

METHODES

Localisations et domaines vitaux des bisons

Entre 2009 et 2020, 22 bisons femelles adultes ont été équipées de colliers GPS par le personnel du GNP. La durée de port des colliers a varié entre 13 et 1 029 jours, et les intervalles d'échantillonnage de localisation allaient de 1 à 6 heures. Nous avons exclu les localisations transmises temporairement au-delà de l'enclos des bisons (évasions, localisations erronées). Afin de garantir l'exactitude des données, nous avons filtré les cas de dysfonctionnement ou de détachement des colliers, ainsi que les valeurs aberrantes en matière de vitesse et de distance entre les localisations successives (package R `ctmm` ; Fleming et Calabrese 2022). **De plus**, nous avons exclu les relocalisations présentant une dilution de précision supérieure à 10 (Adams et al. 2013). Cela a donné lieu à 119 240 localisations provenant de 22 individus et à une moyenne de 5 bisons équipés d'un collier par an.

Nous avons défini séparément les domaines de répartition de chaque bison à l'aide de l'estimation de densité par noyau autocorrélé à 95% (AKDE ; package R *cmm* ; Fleming et Calabrese 2017). Nous avons estimé les domaines de répartition en utilisant toutes les données de colliers disponibles pour chaque bison. Nous avons inclus la clôture de l'enclos des bisons comme limite stricte afin de garantir que les domaines de répartition ne s'étendent pas dans des zones inaccessibles aux bisons.

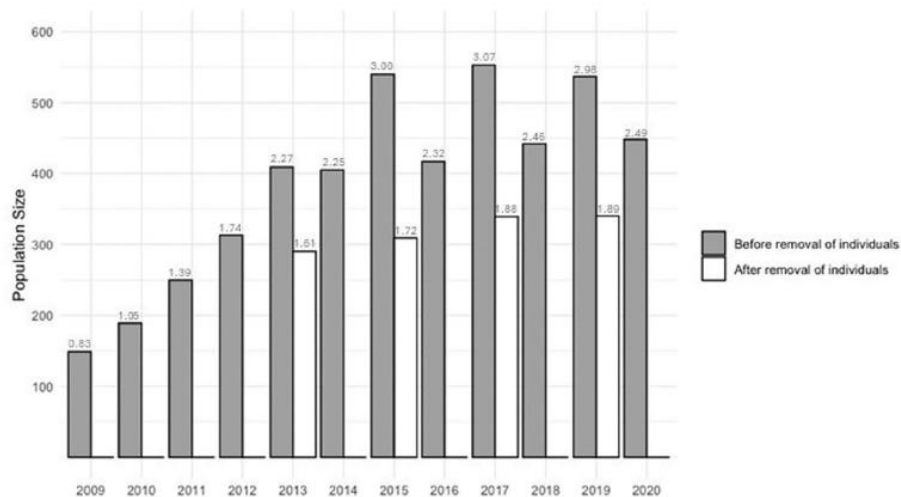


FIGURE 2. Effectif du troupeau de bisons du parc national des Prairies, en Saskatchewan (Canada). Les barres gris foncé indiquent le nombre d'individus avant l'opération de prélèvement, tandis que les barres gris clair indiquent le nombre d'individus après cette opération, pour les années au cours desquelles la population a été réduite. Les niveaux de densité de population (individus/km²) sont indiqués au-dessus de chaque barre

Saisons

Afin d'identifier les saisons biologiquement pertinentes qui reflètent la variabilité spatio-temporelle dans la sélection des ressources par les bisons, nous avons modélisé le taux de déplacement quotidien logarithmiquement transformé des bisons en fonction du jour de l'année à l'aide de modèles mixtes additifs généralisés (GAMM ; package R *mgcv* ; Wood 2017). Seuls les individus disposant d'au moins une année complète de données de colliers et d'un minimum de 6 relocalisations par jour ont été inclus dans l'analyse de délimitation des saisons afin de garantir que les individus aient un poids égal dans l'analyse (van Best et al. 2013). Pour les individus disposant de plus d'une année complète de localisations, nous avons considéré chaque année séparément afin d'augmenter la taille de l'échantillon, ce qui a donné lieu à 19 années-individus. Nous avons calculé les vitesses de déplacement pour chaque année-individu en mètres parcourus par heure, en moyenne sur des journées de 24 heures (m/h/jour ; package R *adehabitatLT* ; Calenge 2019). En calculant la moyenne de la vitesse de déplacement sur des journées de 24 heures, nous avons cherché à réduire les biais potentiels dus aux variations de déplacement causées par des perturbations à court terme telles que les rencontres avec des humains (van Beest et al. 2013). Nous avons modélisé le taux de déplacement quotidien (m/h/jour) transformé en logarithme comme variable de réponse et le jour de l'année comme fonction de lissage. Nous avons utilisé une spline de régression cubique cyclique, la courbe optimale étant estimée par la méthode du maximum de vraisemblance restreint (Wood 2006). Nous avons inclus l'année-individu comme interception et pente aléatoires afin de tenir compte des mesures répétées chez les mêmes individus. Pour prendre en compte toute dépendance temporelle entre les emplacements,

nous avons inclus une structure de corrélation quadratique rationnelle (corRatio). Nous avons tracé les prédictions du GAMM et délimité manuellement les limites saisonnières en nous basant sur les pics et les creux de la courbe.

Il n'a pas été possible d'identifier une saison de mise bas distincte pour les bisons à l'aide de la méthode décrite ci-dessus, car aucune diminution du taux de déplacement n'a été observée à cette période. Comparés à d'autres espèces d'ongulés pour lesquelles cette méthode a été employée (le cerf wapiti [*Cervus canadensis*] et le cerf de Virginie [*Odocoileus virginianus*] ; van Beest et al. 2013), les bisonneaux sont très précoces. Les bisonneaux sont capables de se tenir debout et de téter presque immédiatement après la naissance et commencent à suivre leur mère ou le troupeau peu après (Rutberg 1984, Lott et Galland 1985, Gates et al. 2010). **Par conséquent**, nous avons affiné davantage la saison de mise bas à l'aide des données de gestation recueillies lors de l'opération de retrait des bisons de 2019. À l'aide d'une échographie, un vétérinaire spécialisé dans la faune sauvage a examiné 166 femelles afin de déterminer leur état de gestation et le stade de celle-ci (en nombre de semaines). À partir de ces informations et de la durée moyenne de gestation (40 semaines), nous avons estimé les dates de mise-bas pour les 122 femelles devant mettre bas en 2020. Nous avons ensuite défini la saison de mise bas comme la période englobant 95% des dates de mise bas estimées. L'identification des saisons a été davantage limitée par la disponibilité des données de l'indice de végétation par différence normalisée (NDVI), qui ne sont disponibles que pendant la saison de croissance. Le fait de limiter l'analyse à la période comprise entre le 1^{er} avril et le 31 octobre a également permis de s'assurer que le rassemblement et l'appâtage des bisons, qui ont eu lieu de novembre à mi-décembre des années impaires à partir de 2013, ne faussent pas les résultats.

L'analyse des données sur les vitesses de déplacement et la gestation a permis de définir 5 saisons biologiquement pertinentes (Figure 3) sur la base des vitesses de déplacement quotidiennes prévues des bisons femelles adultes : le printemps du 1^{er} au 30 avril, la période de mise bas du 1^{er} mai au 2 juillet, la période post-mise bas du 3 juillet au 3 août, la période du rut du 4 au 31 août et l'automne du 1^{er} septembre au 31 octobre.

Facteurs et prédicteurs

Des recensements de population ont été effectués chaque année par le personnel du GNP en combinant des recensements de population pendant les années de retrait (2013, 2015, 2017, 2019) et des comptages de veaux à la fin de la saison de mise bas (estimations de la population de retour) pendant les années sans retrait (2009, 2010, 2011, 2012, 2014, 2016, 2018, 2020). Nous avons calculé la densité de population comme étant le nombre de bisons individuels à l'intérieur de l'enclos de 181 km² (individus/km² ; Figure 2).

Nous avons utilisé l'indice NDVI issu des images Landsat 7 et 8 à une résolution de 30 × 30 m comme indicateur de la productivité végétale ; le NDVI est une mesure dérivée par satellite de la végétation photosynthétiquement active et s'est avéré corrélé à la biomasse verte (Zhang et Guo 2008, Grant et al. 2013) et à la biomasse totale (Hebblewhite et Merrill 2008, Grant et al. 2013) dans la région de prairie mixte. Pour chaque mois de la période d'étude, nous avons obtenu au moins une image couvrant l'ensemble de la zone d'étude et relativement exempte de nuages. Afin d'éliminer tout pixel potentiellement peu fiable susceptible de biaiser l'analyse, nous avons créé un masque de nuages à l'aide de la bande d'évaluation de la

qualité et avons appliqué ces masques aux couches NDVI correspondantes. Pour les mois où il y avait d'importantes lacunes dans les couches NDVI en raison de la couverture nuageuse ou de problèmes de capteur, nous avons utilisé plusieurs images. Nous avons calculé les couches NDVI moyennes saisonnières en faisant la moyenne des valeurs de chaque pixel sur l'ensemble des couches NDVI pour une saison donnée de chaque année. Le NDVI étant une mesure de la végétation photosynthétiquement active, il n'est pas significatif pour les saisons où la végétation est recouverte de neige. **Par conséquent**, les couches NDVI saisonnières n'ont pu être créées que pour la période d'avril à octobre. Afin de tenir compte des variations saisonnières et annuelles de la disponibilité de la végétation, nous avons calculé le NDVI moyen pour chaque saison biologiquement pertinente entre avril et octobre, pour chaque année séparément.

Le parc a accueilli entre 5 100 et 18 300 visiteurs par an. L'activité humaine est principalement associée aux routes principales traversant et contournant l'enclos des bisons. Bien que la circulation routière et piétonne varie selon les saisons et ait évolué au fil des ans, les données sur le moment et le volume du trafic n'étaient pas disponibles pour l'ensemble de la période d'étude. Nous avons donc utilisé une mesure statique de la distance par rapport aux routes comme indicateur du risque perçu, que nous soupçonnions d'influencer la sélection des ressources par les bisons.

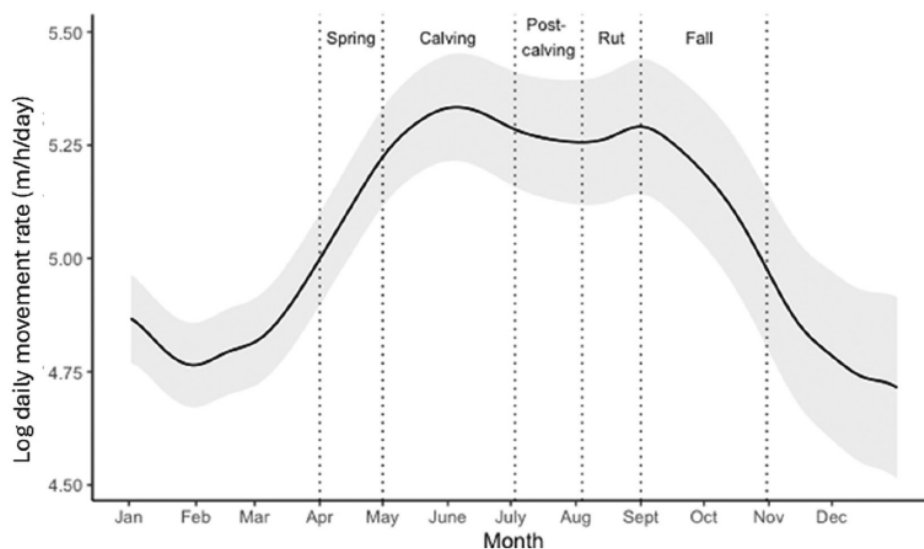


FIGURE 3. Résultats de l'analyse par modèle mixte additif généralisé présentant la vitesse de déplacement quotidienne (m/h/jour), exprimée en logarithmes, des bisons femelles adultes dans le parc national des Prairies, en Saskatchewan (Canada), sur une période d'un an. La ligne continue représente la vitesse de déplacement quotidienne moyenne prévue, et les bandes grises de part et d'autre de la ligne correspondent aux intervalles de confiance (2 fois l'erreur-type). Les lignes verticales en pointillés indiquent les points d'inflexion qui délimitent les saisons

Fonctions de sélection des ressources

Pour chaque saison, nous avons modélisé les fonctions de sélection des ressources (RSF) à l'aide de modèles linéaires généralisés à effets mixtes (GLMM ; package R `gimmTMB` ; Brooks et al. 2017) afin de comparer les covariables environnementales aux emplacements utilisés (coordonnées GPS) et à un échantillon aléatoire d'emplacements disponibles (Manly et al. 2002) à deux échelles spatiales (deuxième et troisième ordres de sélection ; Johnson 1980). Nous avons utilisé l'analyse de sensibilité décrite dans Fieberg et al. (2021) pour déterminer que les estimations des coefficients des RSF se stabilisaient à un rapport de 10:1

entre les emplacements disponibles et les emplacements utilisés. Nous avons généré des emplacements disponibles séparément pour chaque niveau de densité de population afin de garantir qu'il y ait 10 fois plus d'emplacements disponibles présentant la même densité de population que les emplacements utilisés à cette densité. À l'échelle du domaine vital (sélection de deuxième ordre), nous avons généré des points aléatoires à l'intérieur de l'enclos des bisons comme étant disponibles pour les individus, tandis qu'à l'échelle intra-domaine vital (troisième ordre), nous avons généré des points aléatoires pour estimer la disponibilité des ressources au sein du domaine vital AKDE à 95% de chaque bison. Nous avons attribué un poids de 5 000 aux emplacements disponibles et de 1 aux emplacements utilisés (c'est-à-dire GPS), conformément à Warton et Shepherd (2010) et Fieberg et al. (2021).

Pour examiner la dépendance à la densité dans nos modèles RSF, nous avons partitionné les données des années 2009 à 2013 (36 872 emplacements provenant de 10 individus) lorsque la population augmentait naturellement sans intervention de gestion (0,83 à 2,27 individus/km²). Avant l'ajustement du modèle, nous avons vérifié la colinéarité des variables prédictives à l'aide des facteurs d'inflation de variance (VIF). Tous les VIF étaient < 3 (Zuur et al. 2010) ; nous avons donc pu inclure toutes les combinaisons de variables prédictives dans les mêmes modèles. Afin d'éviter les problèmes de convergence, nous avons mis à l'échelle et centré les variables continues.

Pour chaque saison et à chaque échelle, nous avons ajusté 5 **modèles** candidats. Ces modèles comprenaient différentes combinaisons de la distance à la route, de l'indice NDVI et des interactions entre la distance à la route, l'indice DVI et la densité de population. **Lorsque la densité varie dans le temps, son intégration dans les modèles de sélection spatiale (RS) devient complexe, car les modèles de sélection spatiale (RSF) sont des modèles spatiaux et les variables non spatiales ne peuvent être incluses que sous forme de termes d'interaction** (Northrup et al. 2022). Nous n'avons pas inclus d'autres variables environnementales potentiellement influentes (par exemple, la pente, la distance par rapport à l'eau) car l'objectif de l'analyse était d'examiner l'effet de l'évolution de la densité de population sur la sélection en fonction de la productivité de la végétation et de l'évitement des perturbations humaines. Une autre étude menée dans le GNP a montré que la disponibilité du fourrage et la distance par rapport aux routes étaient les facteurs déterminants de la sélection de l'habitat des bisons (Doan et al. 2024). L'étude de Doan et al. (2024) a utilisé des données de localisation des bisons de 2012 à 2018 et n'a pas tenu compte des variations de la densité de population. Afin de prendre en compte les différences de sélection entre les individus et le plan d'échantillonnage déséquilibré, nous avons inclus une interception aléatoire et des pentes aléatoires pour chaque individu (Gillies et al. 2006). Pour éviter le rétrécissement des intersections individuelles vers la moyenne, nous avons attribué une variance fixe élevée de 10 à l'intersection (Muff et al. 2020).

Nous avons comparé les modèles à l'aide du critère d'information d'Akaike corrigé pour les petits échantillons (AIC_c ; Burnham et Anderson 2002) et sélectionné le modèle présentant l'AIC le plus faible. Lorsque le modèle présentant l'AIC le plus faible était inférieur de moins de 2 unités AIC au deuxième meilleur modèle, nous avons sélectionné le modèle comportant le moins de variables afin d'éviter d'inclure des paramètres non informatifs. Nous avons vérifié que le modèle sélectionné pour chaque saison respectait les hypothèses des modèles de régression logistique (package R DHARMA ; Hartig 2022). Nous n'avons pas pris en

compte les effets non linéaires, car les diagnostics du modèle n'indiquaient aucune relation non linéaire. Pour évaluer la capacité prédictive des modèles sélectionnés, nous avons effectué une validation croisée en 5 plis groupée par densité de population (Boyce et al. 2002, Roberts et al. 2017). Nous avons calculé la corrélation de rang de Spearman (R) entre le score RSF divisé en 10 classes et la fréquence ajustée à la superficie (Boyce et al. 2002). Les valeurs de R_s représentent la capacité des modèles à prédire la sélection de la population à une densité de population différente de celle à laquelle les données d'apprentissage ont été collectées. Les valeurs de R_s vont de -1 à 1 ; un modèle doté d'une bonne capacité prédictive donnera un R proche de 1.

Fonctions de différence de sélection latente

Pour comparer la sélection de l'habitat du troupeau de bisons au cours des années précédant et suivant les événements de prélèvement (ci-après dénommées respectivement années à forte et à faible densité), nous avons utilisé la régression logistique pour estimer les coefficients des fonctions de différence de sélection latente (LSD). Afin de tenir compte des différences saisonnières dans la sélection, nous avons modélisé séparément les LSD pour chaque saison biologiquement pertinente. Le modèle LSD est un type de RSF modifié qui permet une comparaison directe entre deux groupes d'intérêt. Plutôt que de comparer les emplacements utilisés à ceux supposés disponibles comme dans un RSF, les emplacements utilisés par un groupe (codés 1) sont comparés à ceux d'un autre (codés 0). Les coefficients de sélection obtenus sont interprétés comme la probabilité de sélection par un groupe par rapport à un second groupe, par opposition à la sélection d'une unité de ressource comme c'est le cas dans les RSF (Czertwytynski 2008, Latham et al. 2011). Dans ce cas, nous avons comparé la sélection par le même groupe de bisons en fonction du NDVI et de la distance par rapport à la route lors des années de forte densité de population (codées 0) à celle des années de faible densité (codées 1). En modélisant la sélection lors des années de faible densité par rapport à celles de forte densité, nous espérons déterminer si les schémas de sélection observés pendant la période de croissance démographique s'inversaient lorsque la densité diminuait.

Pour l'analyse LSD, nous avons sous-échantillonné les données des années 2014 à 2020. Au cours de cette période, les effectifs du troupeau pendant les années de forte densité (c'est-à-dire 2015, 2017, 2019) et de faible densité (c'est-à-dire 2014, 2016, 2018, 2020) étaient relativement stables et ne se chevauchaient pas (Figure 2). Nous avons exclu les données de 2013 car la taille de la population au cours de cette année à forte densité (409 individus) était similaire à celle de l'année suivante à faible densité (405 individus). Il en a résulté un ensemble de données comprenant 82 368 localisations provenant de 14 individus. Afin de nous assurer que la densité de population au sein de la zone de confinement des bisons entre les années à forte et à faible densité était statistiquement différente, nous avons comparé les densités de population médianes à l'aide d'un test de Mann-Whitney. Pour nous assurer que la disponibilité de l'habitat entre les années à forte et à faible densité était similaire, nous avons comparé visuellement les polygones convexes minimaux à 100% entourant les emplacements des échantillons à forte et à faible densité pour chaque saison. Nous avons ajusté des modèles LSD pour chaque saison en utilisant l'année de forte ou de faible densité comme variable de réponse et la distance à la route ainsi que le NDVI comme variables explicatives. Afin d'éviter les problèmes de convergence, nous avons mis à l'échelle et centré les variables continues. Nous avons vérifié la multicollinéarité des variables à l'aide des indices de variance (VI). Les

indices de variance pour les deux variables étaient < 3 (Zuur et al. 2010) ; par conséquent, il n'y avait aucun problème à inclure les variables dans les mêmes modèles.

Nous avons confirmé que les modèles pour chaque saison répondaient aux hypothèses de la régression logistique à l'aide du package DHARMA de Hartig (2022) dans R. Nous n'avons pas pris en compte les effets non linéaires, car les diagnostics du modèle n'indiquaient aucune relation non linéaire. Afin d'évaluer la capacité des modèles à distinguer correctement les sites des années à forte et à faible densité, nous avons examiné la courbe caractéristique de fonctionnement relative (ROC) et calculé l'aire sous la courbe (AUC).

RESULTATS

Fonctions de sélection des ressources

Chaque modèle saisonnier reposait sur 6 à 8 bisons individuels et 3 026 à 5 760 emplacements. À l'échelle du domaine vital, le modèle complet s'est révélé le plus performant pour les saisons du printemps, de la mise bas et de l'automne ; le modèle le plus performant pour la saison post-mise bas n'incluait pas l'interaction entre le NDVI et la densité de population, et le modèle sélectionné pour la période du rut ne tenait compte que de la distance par rapport aux routes et du NDVI (Tableau S1). À l'échelle intra-domaine vital, le modèle complet était le modèle le plus performant pour l'automne ; les modèles sélectionnés pour le printemps, la saison de mise bas et la saison post-mise bas n'incluaient pas l'interaction entre le NDVI et la densité de population, et le modèle le plus performant pour la période du rut n'incluait pas l'interaction entre la distance par rapport à la route et la densité (Tableau S2).

La sélection de l'habitat au sein du troupeau de bisons du GNP dépendait de la densité à chacune des deux échelles spatiales examinées. Les schémas de sélection de la distance par rapport aux routes à mesure que la densité de population augmentait étaient assez cohérents à toutes les échelles spatiales et pour toutes les saisons. Les bisons ont privilégié les zones plus éloignées des routes lorsque la densité de population était faible et ont réduit leur sélection de ces zones à mesure que la densité augmentait, et ce, pour toutes les saisons à l'exception de la période du rut (Figures S1, S2). L'effet de la densité sur la sélection de la distance par rapport aux routes était moins prononcé pendant la saison de mise bas à l'échelle du domaine vital qu'aux autres échelles spatio-temporelles. Pendant la saison de mise bas, la sélection de domaines vitaux éloignés des routes a légèrement diminué avec l'augmentation de la densité de population, mais est restée élevée par rapport aux autres saisons. Par exemple, la probabilité de sélection à l'échelle du domaine vital pour des zones situées à 8 000 m de la route la plus proche est passée de $>0,9$ pour une densité de population de 0,83 individu/km² à $>0,6$ pour une densité de population de 1,74 individu/km² pendant la saison de mise bas. Au printemps, en revanche, la probabilité de sélection à l'échelle du domaine vital pour les zones situées à 8 000 m de la route la plus proche a diminué, passant de $>0,9$ pour une densité de population de 0,83 individu/km² à $>0,4$ pour une densité de population de 1,74 individu/km².

À l'échelle du domaine vital, la sélection en fonction de l'indice NDVI dépendait de la densité en toutes saisons, à l'exception de la période post-mise bas et de la période du rut (Figure S1). La direction de l'interaction entre le NDVI et la densité variait selon la saison. Les bisons ne sélectionnaient pas de domaines vitaux présentant des valeurs de NDVI élevées lorsque

la densité de population était faible (la probabilité de sélection pour les zones avec un NDVI $> 0,5$ était $< 0,1$ à une densité de population de $0,83$ individu/km²) et la sélection des zones à NDVI élevé augmentait à mesure que la densité augmentait au printemps (la probabilité de sélection de zones avec un NDVI $> 0,5$ était $> 0,9$ pour une densité de population de $1,74$ individu/km²). **En revanche**, pendant la saison de mise bas et l'automne, les bisons ont privilégié des territoires présentant des valeurs de NDVI élevées lorsque la densité de population était faible et ont réduit leur sélection de zones à NDVI élevé à mesure que la densité augmentait (Figure S1). Par exemple, la probabilité de sélection de zones présentant un NDVI de $0,8$ était $> 0,7$ à une densité de population de $0,83$ individu/km² et diminuait à $< 0,5$ à une densité de population de $1,74$ individu/km².

À l'échelle intra-aire de répartition, la sélection en fonction du NDVI n'était dépendante de la densité que pendant la saison du rut et l'automne (Figure S2). Quant à l'échelle de l'aire de répartition, le sens de l'interaction entre le NDVI et la densité de population variait selon la saison. À l'automne, les bisons sélectionnaient des habitats au sein de leur domaine vital présentant des valeurs NDVI élevées lorsque la densité de population était faible (la probabilité de sélection de zones avec un NDVI $> 0,6$ était $> 0,8$ à une densité de population de $0,83$ individu/km²) et diminuait à mesure que la densité augmentait (la probabilité de sélection de zones avec un NDVI $> 0,6$ était $> 0,45$ à une densité de population de $2,27$ individus/km²). Pendant la période du rut, la tendance s'est inversée, et la sélection de zones à NDVI élevé était faible lorsque la densité de population était faible (la probabilité de sélection de zones avec un NDVI $> 0,7$ était $< 0,1$ à une densité de population de $0,83$ individu/km²) et augmentait à mesure que la densité augmentait (la probabilité de sélection de zones avec un NDVI $> 0,7$ était $> 0,9$ à une densité de population de $2,27$ individus/km²). La capacité prédictive des modèles RSF pour toutes les échelles spatio-temporelles était faible, avec des corrélations de rang de Spearman allant de $-0,616$ à $0,599$ (Tableau 1).

Fonctions de différence de sélection latentes

De 2014 à 2020, la densité de population a été réduite de 30 à 40% tous les deux ans. La densité de population différait entre les années de forte densité avant les événements de retrait et les années de densité relativement faible après ces événements (Mann-Whitney, $U = 836\ 456\ 324$, $M_{\text{densité élevée}} = 3$, $M_{\text{densité actuelle}} = 4$, $P < 0,001$). La densité de population moyenne au cours des années précédant et suivant les événements d'élimination était respectivement de $2,6$ individus/km² et $2,0$ individus/km².

La sélection en fonction de la distance par rapport à la route et de l'indice NDVI différait selon les années de forte et de faible densité, mais, comme pour les RSFs, les résultats variaient selon la saison. Au printemps, pendant la saison de mise bas et après celle-ci, la diminution de la densité de population a entraîné une sélection accrue des zones plus éloignées des routes (Tableau 2 ; Figure 4). L'augmentation de la sélection en fonction de la distance par rapport à la route était beaucoup plus prononcée pendant la saison post-mise bas (Figure 4 ; Tableau 2). **À l'automne, la diminution de la densité de population a entraîné une diminution de la sélection en fonction de la distance par rapport aux routes.** Nous n'avons pas trouvé de preuve que la sélection en fonction de la distance par rapport aux routes différait entre les années de forte et de faible densité pour la saison du rut (Tableau 2). **La baisse de la densité de population a entraîné une sélection accrue des zones à NDVI élevé uniquement pendant les saisons de mise-bas et post-mise bas** (Tableau 2 ; Figure 4).

Au printemps, pendant la saison du rut et à l'automne, la baisse de la densité de population a entraîné une diminution de la sélection des zones à NDVI élevé. À l'exception de la saison d'automne, les résultats de l'analyse LSD concordaient avec ceux des RSFs du domaine vital et intra-domaine vital.

TABLEAU 1. Corrélation de Spearman entre les 10 classes de la fonction de sélection des ressources et les fréquences ajustées en fonction de la superficie, obtenues dans le cadre d'une validation croisée en 5 groupes avec blocage individuel, pour les modèles de sélection d'habitat en fonction de la densité chez le bison dans le parc national des Prairies, en Saskatchewan (Canada), entre 2009 et 2013. Les colonnes F1, F2, F3, F4 et F5 représentent la capacité prédictive de chaque pli, et la moyenne correspond à la corrélation de rangs de Spearman moyenne des plis

Scale	Season	F1	F2	F3	F4	F5	Mean
Home range	Spring	0.939	0.146	0.049	NA	-0.673	0.192
	Calving	0.200	0.479	0.176	0.997	-0.939	0.182
	Post-calving	0.382	-0.770	-0.711	-0.985	-0.997	-0.616
	Rut	0.969	0.976	0.976	-0.608	0.673	0.597
	Fall	0.891	0.952	0.967	-0.333	-0.370	0.421
Within home range	Spring	0.224	-0.036	0.321		-0.139	0.092
	Calving	-0.370	0.018	-0.042	-0.952	-0.915	-0.452
	Post-calving	0.176	-0.394	-0.758	-0.875	-0.997	-0.570
	Rut	1.00	0.964	0.994	-0.636	0.675	0.599
	Fall	0.988	0.988	0.855	-0.721	0.541	0.530

TABLEAU 2. Résumé des coefficients bêta, des erreurs-types et des valeurs P pour les fonctions de différence de sélection latente comparant la sélection des ressources par la population de bisons au cours des années de faible densité, suite à la réduction de la taille de la population, à celle de la même population au cours des années de forte densité dans le parc national des Prairies, en Saskatchewan (Canada), entre 2014 et 2020. Nous présentons le nombre de bisons uniques utilisés dans le modèle (N) et le nombre de sites (n). Les estimations du modèle sont interprétées comme suit : pour chaque unité d'augmentation de la distance par rapport à la route ou de l'indice de végétation par différence normalisée (NDVI), le risque relatif de sélection pendant les années de faible densité par rapport aux années de forte densité augmente ou diminue d'un pourcentage de $\exp(\text{estimation}) \times 100$

Season	$n_{\text{low density}}$	$n_{\text{high density}}$	$N_{\text{low density}}$	$N_{\text{high density}}$	Variable	Estimate	SE	P
Spring	5,094	1,794	14	5	Road	0.059	0.025	0.02
					NDVI	-0.441	0.027	<0.001
Calving	4,734	8,045	14	5	Road	0.202	0.019	<0.001
					NDVI	0.514	0.021	<0.001
Post-calving	4,575	1,481	13	4	Road	0.968	0.034	<0.001
					NDVI	0.381	0.033	<0.001
Rut	4,125	1,338	13	4	Road	-0.005	0.029	0.852
					NDVI	-0.585	0.031	<0.001
Fall	8,175	2,922	13	4	Road	-0.082	0.021	<0.001
					NDVI	-0.669	0.022	<0.001

La capacité des modèles LSD à distinguer correctement les sites des années à forte densité de ceux des années à faible densité était bonne pour la saison post-mise-bas, mais les valeurs de l'AUC étaient légèrement inférieures au seuil de « bonne » pour toutes les autres saisons. L'AUC mesure la capacité d'un modèle à distinguer correctement les cas, en l'occurrence les sites des années à forte densité par rapport à ceux des années à faible densité. Une $AUC \geq 0,7$ indique une bonne précision du modèle et une $AUC < 0,7$ indique une faible précision. Le modèle de la période post-mise bas présentait l'AUC la plus élevée (0,78), suivi des modèles de l'automne, du rut et de la mise bas, avec des valeurs AUC de 0,69, 0,68 et 0,68, respectivement. Le modèle du printemps présentait l'AUC la plus faible (0,61).

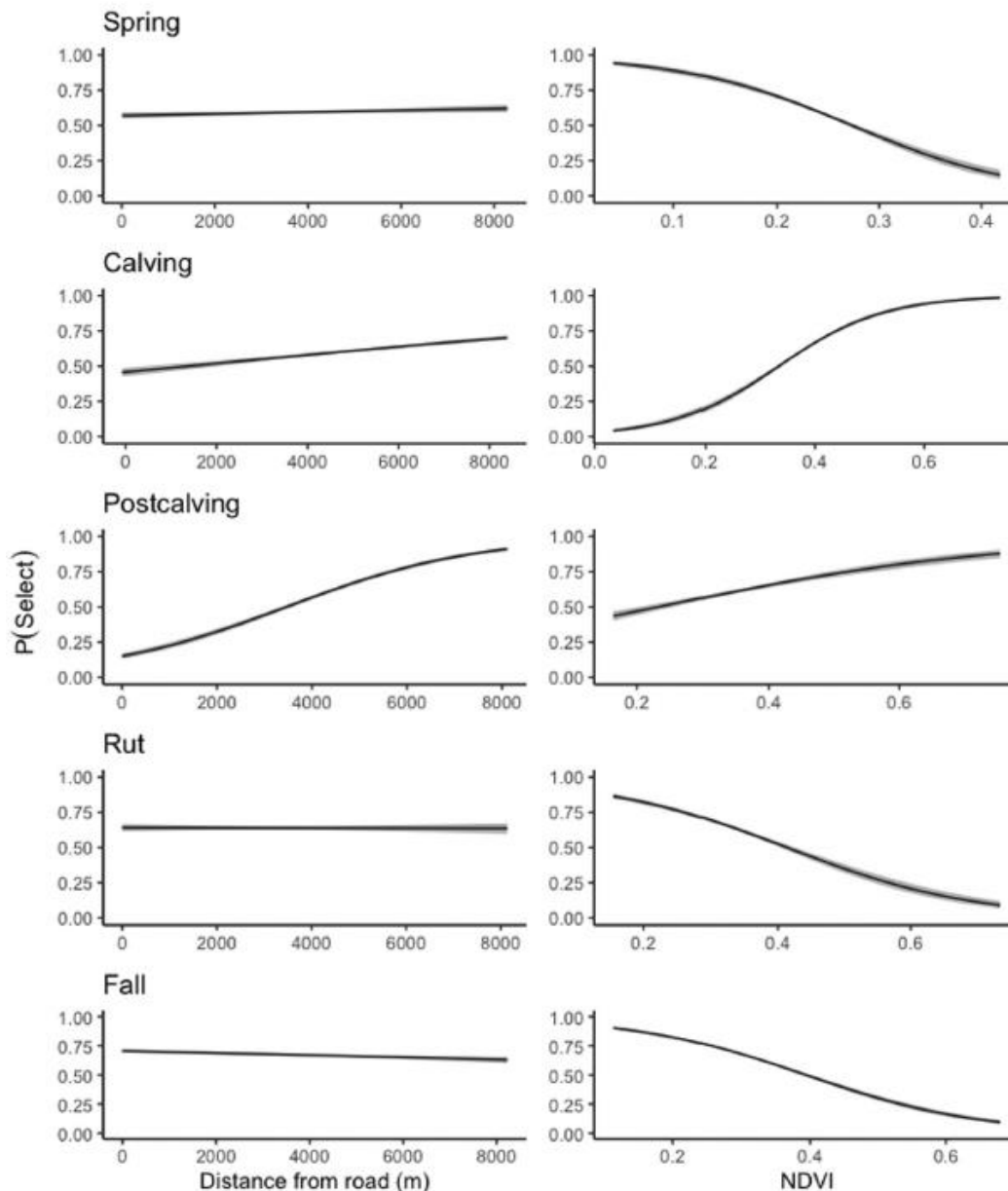


FIGURE 4. Graphiques représentant la probabilité prévue de sélection ($P(\text{Select})$) d'une unité de ressource par les bisons dans le parc national des Prairies, en Saskatchewan (Canada), au cours des années de faible densité suivant les réductions de la taille de la population, comparée à celle des années de forte densité précédant ces réductions, entre 2014 et 2020, pour chaque saison, en fonction de la distance par rapport aux routes et de l'indice de végétation par différence normalisée (NDVI)

DISCUSSION

Nos résultats corroborent l'hypothèse selon laquelle la sélection de l'habitat par les bisons femelles adultes dépend de la densité. Si l'on s'attend à ce que les effets liés à la densité sur la sélection de l'habitat soient évidents dans toute population subissant des variations de taille (McLoughlin et al. 2010, Avgar et al. 2020), notre étude est la première à démontrer que tant la direction que l'ampleur de ces changements peuvent varier selon les saisons. Conformément à nos prévisions selon lesquelles les bisons éviteraient les zones présentant un risque perçu plus élevé lorsque la densité de population était faible et utiliseraient davantage les zones plus proches d'un risque perçu à mesure que la densité augmentait, la dépendance à la densité dans la sélection de la distance par rapport aux routes était évidente en toutes saisons et aux deux échelles spatiales examinées.

Nos analyses se sont appuyées sur des données de télémétrie GPS collectées de manière opportuniste sur environ deux décennies, au cours desquelles des colliers ont été déployés à des fins sans rapport avec la présente étude. **En conséquence**, le nombre d'individus contribuant aux modèles est limité. Bien que la taille des échantillons par modèle ait été modeste, cette approche a permis d'examiner la sélection de l'habitat à travers une variation substantielle de la densité de population. Les ensembles de données de télémétrie à long terme couvrant des périodes de densité variable sont rares, et les études à court terme avec des échantillons plus importants ne peuvent généralement pas aborder la sélection de l'habitat en fonction de la densité de cette manière. **En raison du nombre limité d'individus suivis utilisés dans cette étude, les résultats doivent être interprétés avec prudence.**

Bien que les bisons ne soient pas chassés dans le GNP, les humains et les véhicules peuvent néanmoins être perçus comme un risque potentiel par les bisons. Des études menées sur les bisons au parc national d'Elk Island (EINP) et dans les prairies de Nachusa n'ont pas montré que les bisons évitaient les zones d'activité humaine (Brockman et al. 2022, Foca et Boyce 2022). Ritson (2019) et Sallee et al. (2023) ont noté que les troupeaux de bisons en liberté, tels que ceux des Henry Mountains et des Book Cliffs, préfèrent des domaines vitaux situés plus loin des routes et ont tendance à éviter les éléments anthropiques. Gill et al. (2001) suggèrent que les animaux ne modifient pas nécessairement leur utilisation de l'habitat en réponse à un risque perçu si les avantages d'un déplacement vers un habitat de moindre qualité ne l'emportent pas sur le coût de rester dans l'habitat perturbé. Il est possible que les troupeaux de bisons de l'EINP et des Nachusa Grasslands ne soient pas en mesure d'éviter les zones d'activité humaine tout en satisfaisant leurs besoins nutritionnels, car les prairies ouvertes sont limitées et la taille des enclos est réduite. **En effet**, les ongulés vivant dans des zones où ils sont davantage exposés à des rencontres avec les humains ont tendance à avoir des réactions de fuite réduites par rapport à ceux qui interagissent rarement avec les humains (Stankowich 2008). **Les bisons du GNP semblent capables de satisfaire leurs besoins nutritionnels tout en évitant les zones d'activité humaine, ce qui suggère qu'ils sont restés méfiants envers les humains.**

Les ongulés des zones ouvertes peuvent être plus affectés par les loisirs humains que ceux des zones où la végétation les protège de ces activités (Taylor et Knight 2003). **De plus**, on a constaté que les animaux réagissent différemment aux risques prévisibles dans l'espace et le temps par rapport aux risques imprévisibles. Lorsque la prévisibilité spatio-temporelle des risques perçus est élevée, les animaux peuvent intégrer cette information dans le choix de leur habitat à l'échelle du paysage en sélectionnant des domaines vitaux plus éloignés du risque (Kittle et al. 2008). Lorsqu'un risque est **imprévisible** dans l'espace ou dans le temps et ne peut être efficacement évité, il n'est pas possible de l'intégrer dans les décisions d'utilisation de l'espace (Kittle et al. 2008, Dupke et al. 2017). Dans le GNP, la plupart des activités humaines sont concentrées sur ou à proximité des routes principales du parc, et l'activité humaine dans le parc suit un cycle annuel prévisible. Ce cycle se caractérise par une augmentation du trafic routier et de la fréquentation humaine au printemps, un pic en juillet et août, une diminution à l'automne, et une fréquentation presque exclusivement limitée au personnel du parc et aux éleveurs locaux en hiver.

Les bisons n'ont pas évité les routes pendant la saison du rut, même si celle-ci coïncide avec le pic de fréquentation du parc (Parcs Canada 2015) et, par conséquent, avec la circulation

au sein de l'enclos des bisons. Pendant le rut, les mâles qui passent la majeure partie de l'année seuls ou en groupes de célibataires rejoignent le troupeau mixte. Les ongulés mâles sont moins méfiants face aux perturbations humaines que les femelles, en particulier pendant la saison de reproduction (Stankowich 2008). Le comportement de rut demande beaucoup de temps et d'énergie, laissant moins d'énergie pour d'autres comportements tels que la recherche de nourriture et l'évitement des prédateurs (Lima et Dill 1990). Ce résultat est cohérent avec des études menées sur d'autres ongulés qui ont mis en évidence une sensibilité réduite aux perturbations humaines pendant le rut (Reimers et al. 2006, Ciuti et al. 2008). Le troupeau de vaches et de veaux privilégiait les zones à plus forte productivité végétale, telle que mesurée par l'indice NDVI, lorsque la densité de population était faible, et privilégiait davantage les zones à plus faible productivité à mesure que la densité augmentait (Figures S1, S2). De même, la préférence pour les zones à plus forte productivité végétale augmentait lorsque le troupeau subissait des réductions biennales de sa taille (Figure 4 ; Tableau 2). Ce schéma correspond à nos prévisions selon lesquelles les bisons privilégieraient des habitats de haute qualité lorsque la densité de population est faible, et que cette sélection se généraliserait avec l'augmentation de la densité. Cependant, ce schéma ne s'est vérifié que pendant les saisons de mise bas et post-mise bas. La mise bas et la lactation constituent la période de l'année la plus exigeante sur le plan nutritionnel pour les femelles ongulées (Ofstedal 1985, Clutton-Brock et al. 1989). En raison des besoins nutritionnels accrus pendant cette période, les femelles ont tendance à privilégier des habitats présentant une abondance et une qualité élevées de fourrage (Barten et al. 2001, Poole et al. 2007, Rearden et al. 2011, Heffelfinger et al. 2020).

Les résultats pour le printemps et la saison du rut ne concordaient pas avec l'hypothèse selon laquelle les bisons choisiraient des zones à forte productivité végétale, telle que mesurée par l'indice NDVI, lorsque la densité de population était faible, et que ce choix diminuerait à mesure que la densité augmenterait. Au contraire, nous avons observé une tendance inverse au cours de ces saisons. De même, au printemps et pendant la saison du rut, les bisons ont moins privilégié les zones à forte productivité lorsque la densité de population était réduite. Cela suggère que les bisons ne choisissent pas les zones en fonction de la productivité végétale au cours de toutes les saisons étudiées. Les bisons pourraient alterner entre des zones de fourrage abondant et des zones de fourrage moins abondant mais de meilleure qualité pour répondre à leurs besoins énergétiques tout au long de l'année. Il a été observé que les bisons, en particulier les femelles allaitantes, alternent entre des sites d'alimentation à forte biomasse fourragère de moindre qualité et des sites à faible biomasse de meilleure qualité tout au long de la saison de croissance (Raynor et al. 2016, 2017a ; Shamon et al. 2022). Le pâturage dans des zones à forte biomasse fourragère entraîne une satiété plus rapide, ce qui laisse plus de temps pour d'autres activités telles que la vigilance, la reproduction ou les interactions sociales (Spalinger et Hobbs 1992, Gross et al. 1993). Les bisons femelles peuvent se nourrir dans des zones à forte quantité et faible qualité lorsque la satiété rapide est importante, par exemple pour nourrir leurs petits, puis passer à un fourrage de meilleure qualité pour reconstituer leurs réserves d'énergie épuisées. De plus, Raynor et al. (2015) ont suggéré que les bisons pourraient compenser la faible qualité du fourrage en consommant davantage de nourriture pendant les périodes de l'année où la qualité du fourrage est naturellement faible, comme au début du printemps ou à la fin de l'été. Il a été constaté qu'une combinaison de stratégies de recherche de nourriture, dans laquelle les herbivores utilisent à la fois des prairies abondantes mais de mauvaise qualité et des prairies

rare mais de bonne qualité, entraîne une consommation et une croissance plus importantes que l'utilisation exclusive de l'une ou l'autre stratégie (Prins et Beekman 1989, Owen-Smith 2002). La plupart des études ont examiné la sélection saisonnière de l'habitat par les bisons en divisant l'année sur la base de dates calendaires arbitraires ou de la phénologie des plantes (c'est-à-dire les saisons de croissance par opposition aux saisons de dormance). L'examen de la sélection à ces échelles temporelles plus grossières peut passer à côté de cas de basculement entre la sélection d'habitats à fourrage abondant mais de faible qualité et celle d'habitats à fourrage rare mais de haute qualité.

L'indice de végétation par différence normalisée (NDVI) est une mesure de la verdure et est souvent utilisé comme indicateur de la productivité végétale dans les études sur la sélection de l'habitat ; il ne s'agit pas d'une mesure exacte de la biomasse fourragère ni de la qualité du fourrage. En effet, il a été constaté que le NDVI obtenu par télédétection est plus étroitement corrélé à l'abondance du fourrage qu'à sa qualité, telle que mesurée par la teneur en azote ou en protéines brutes, dans certains types de prairies (Thoma et al. 2002, Garrouste et al. 2016). Bien que le NDVI se soit révélé être un facteur important influençant la sélection de l'habitat (Merkle et al. 2016, Heffelfinger et al. 2020, Hughey et al. 2021), l'état corporel (Hurley et al. 2014) et la probabilité de reproduction réussie (Hurley et al. 2014, Heffelfinger et al. 2020) chez les ongulés, des mesures plus détaillées de l'abondance et de la qualité du fourrage pourraient être nécessaires pour distinguer l'effet de la densité sur la sélection de l'habitat de nourrissage chez le bison.

Les tendances observées pendant la période de fluctuations de la taille de la population étaient cohérentes avec celles observées pendant la période de croissance naturelle de la population. Ce résultat est conforme aux études menées sur d'autres populations d'ongulés pendant des périodes de déclin démographique (van Best et al. 2014, Merrill et al. 2020). Contrairement à nos résultats, il a été constaté que les bisons du parc national de Prince Albert élargissaient leur domaine vital pour inclure des habitats à plus faible productivité, mais qu'ils ne réduisaient pas leur utilisation de ces habitats lorsque la densité de population diminuait par la suite, ce qui suggère que la fidélité au site était un facteur plus important dans la sélection de l'habitat que la maximisation de l'énergie pendant les périodes de déclin de la population (Merkle et al. 2015). La fidélité au site peut profiter aux ongulés en augmentant l'efficacité des déplacements, en réduisant le risque de prédation et en permettant une exploitation plus efficace des sources de nourriture (Morrison et al. 2021). Les avantages de la fidélité au site peuvent être contrebalancés par ceux liés à la sélection d'habitats de meilleure qualité lorsque la densité de population diminue dans le GNP. Dans le GNP, les déplacements ne sont pas entravés par des forêts ou un terrain accidenté, et le risque de prédation est faible, voire inexistant. Il est également possible que la fidélité au site et la sélection de la productivité végétale ne s'excluent pas mutuellement dans ce système.

Une libération de la dépendance à la densité était évidente lorsque 30 à 40% de la population était retirée. Le taux exponentiel moyen d'augmentation, $r = \ln(\lambda)$, pour le troupeau de bisons du GNP entre la réintroduction en 2005 et 2013, lorsque les manipulations de la taille de la population ont commencé, était de 0,22. Pendant la période de fluctuations de la taille de la population, la valeur moyenne de r était de 0,28. Ainsi, le taux annuel de croissance du troupeau de bisons du GNP de 2014 à 2020 a dépassé le taux de croissance le plus élevé

observé pour une population de bisons en conditions naturelles, qui était de 0,21 (Gates et al. 2010). Le fait que le taux annuel moyen de croissance du troupeau du GNP soit élevé malgré le retrait d'une grande partie de la population tous les deux ans, suggère que la population n'était pas encore proche de la capacité de charge écologique de l'enclos. Cette interprétation est étayée par Doan et al. (2024), qui ont utilisé des données sur la biomasse végétale et l'utilisation de l'espace par les bisons pour recommander une capacité de charge actualisée d'environ 770 individus pour le GNP. Les modèles de répartition spatiale devraient donner des résultats différents selon que la population est proche ou non de la capacité de charge (Matthiopoulos et al. 2015). La différence de sélection entre les années de forte densité avant le prélèvement d'individus et celles de faible densité après les réductions de population serait probablement plus importante si la population avait atteint sa capacité de charge.

Au sein du troupeau de bisons du GNP, la sélection en fonction de la disponibilité du fourrage et l'évitement des risques perçus ont été influencés par la densité de population, bien que pas toujours de manière prévisible. Les bisons ont généralement privilégié les zones plus éloignées des routes lorsque la densité était faible, et ont davantage fréquenté les zones proches des routes lorsque la densité était plus élevée. L'intensité et la direction de l'interaction entre la sélection en fonction de la productivité végétale et la densité de population variaient selon les saisons et les échelles spatiales. Bien que l'indice NDVI soit un indicateur utile de la productivité végétale, il ne reflète pas nécessairement pleinement la qualité du fourrage. Il est particulièrement crucial de tenir compte des effets liés à la densité pour les populations entièrement clôturées comme celle du GNP, où les bisons ne peuvent ni migrer ni se disperser en réponse aux pressions écologiques. Dans de tels systèmes, il est essentiel de comprendre comment l'utilisation de l'espace évolue en fonction de la densité pour anticiper les impacts écologiques et éclairer la gestion adaptative.

Le troupeau de bisons du GNP est actuellement maintenu à environ 400 à 500 individus, mais l'augmentation de la taille du troupeau représenterait une contribution significative à la conservation des bisons au Canada. Des recherches récentes soutiennent cette orientation sur la base de l'estimation de la capacité de charge des bisons ajustée en fonction de la RSF (Doan et al. 2024). Si le parc choisit d'augmenter la population au sein de la zone de confinement actuelle des bisons, il sera utile de réévaluer régulièrement les schémas de sélection de l'habitat afin d'évaluer comment l'augmentation de la densité influence l'utilisation de l'espace. Des densités plus élevées peuvent accroître le risque de conflits entre les humains et les bisons, car les animaux sont contraints d'utiliser des zones où la présence humaine est plus importante. Afin de soutenir la gestion actuelle et future, nous recommandons de collecter des données saisonnières plus détaillées sur l'abondance et la qualité du fourrage tout en continuant à surveiller les déplacements des bisons.

IMPLICATIONS POUR LA GESTION

Nos résultats soulignent l'importance d'intégrer la densité de population dans les modèles de sélection de l'habitat lors de la gestion de populations confinées ou semi-confinées telles que le troupeau de bisons du GNP. Les modèles de sélection des ressources qui ignorent les processus dépendants de la densité peuvent donner une image faussée des choix contextuels et, par conséquent, ne pas anticiper les changements dans l'utilisation de l'espace à mesure que les populations croissent ou sont manipulées. En particulier, les changements dans la

sélection en fonction de la disponibilité du fourrage et de l'évitement des risques perçus (par exemple, la proximité des routes) variaient à la fois selon les saisons et en fonction de la densité de population, ce qui suggère que les décisions de gestion fondées sur des modèles RSF statiques pourraient négliger des dynamiques temporelles clés. À mesure que la densité des bisons augmente, l'utilisation de l'espace peut s'étendre vers des zones plus proches de l'activité humaine, augmentant le risque d'interactions entre les humains et les bisons, en particulier pendant les mois d'été où la fréquentation atteint son pic. Cela est particulièrement pertinent dans les systèmes entièrement clôturés comme le GNP, où la dispersion n'est pas une option et où les animaux doivent se redistribuer dans une zone fixe. Les gestionnaires devraient donc prévoir une surveillance proactive de la manière dont les espèces réagissent aux changements de densité, en particulier à la suite de réductions de population ou d'une croissance anticipée. Les augmentations futures de la population, bien que souhaitables dans le contexte de la conservation des bisons, devraient s'accompagner de réévaluations du comportement spatial et des conditions de pâturage à l'aide de données saisonnières à haute résolution, y compris des mesures directes de la qualité et de la disponibilité du fourrage. Ces efforts soutiendront la **gestion adaptative** et contribueront à garantir le maintien de l'intégrité écologique et du bien-être animal, même en cas de fluctuations des pressions démographiques.

REFERENCES

- Adams, A. L., K. J. M. Dickinson, B. C. Robertson, and Y. van Heezik. 2013. An evaluation of the accuracy and performance of lightweight GPS collars in a suburban environment. *PLoS ONE* 8:e68496.
- Aune, K., D. Jorgensen, and C. C. Gates. 2017. *Bison bison*. The IUCN Red List of Threatened Species 2017: e.T2815A45156541.
- Avgar, T., G. S. Betini, and J. M. Fryxell. 2020. Habitat selection patterns are density dependent under the ideal free distribution. *Journal of Animal Ecology* 89:2777–2787.
- Babin, J., D. Fortin, J. F. Wilmshurst, and M.-E. Fortin. 2011. Energy gains predict the distribution of plains bison across populations and ecosystems. *Ecology* 92:240–252.
- Barten, N. L., R. T. Bowyer, and K. J. Jenkins. 2001. Habitat use by female caribou: tradeoffs associated with parturition. *Journal of Wildlife Management* 65:77–92.
- Bergmann, G. T., J. M. Craine, M. S. Robeson, and N. Fierer. 2015. Seasonal shifts in diet and gut microbiota of the American bison (*Bison bison*). *PLoS ONE* 10:e0142409.
- Boyce, M. S., P. R. Vernier, S. E. Nielsen, and F. K. A. Schmiegelow. 2002. Evaluating resource selection functions. *Ecological Modelling* 157:281–300.
- Boyd, D. P. 2003. Conservation of North American bison: status and recommendations. Thesis, University of Calgary, Calgary, Alberta, Canada.
- Brockman, J. C., C. K. Nielsen, and J. W. Walk. 2022. Influences of land cover, fire, and human activity on bison habitat selection in restored grasslands. *Rangeland Ecology and Management* 84:45–53.
- Brooks, M. E., B. M. Bolker, K. Kristensen, M. Maechler, A. Magnusson, M. McGillicuddy, H. Skaug, A. Nielsen, C. Berg, K. van Benthem, et al. 2017. glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. *The R Journal* 9:378–400.
- Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer, New York, New York, USA.
- Calenge, C. 2019. adehabitatLT: analysis of animal movements. <https://CRAN.R-project.org/package=adehabitatLT>
- Ciuti, S., A. Pipia, F. Ghiandai, S. Grignolio, and M. Apollonio. 2008. The key role of lamb presence in affecting flight response in Sardinian mouflon (*Ovis orientalis musimon*). *Behavioural Processes* 77:408–412.
- Clutton-Brock, T. H., S. D. Albon, and F. E. Guinness. 1989. Fitness costs of gestation and lactation in wild mammals. *Letters to Nature* 337:260–262.
- Craine, J. M. 2021. Seasonal patterns of bison diet across climate gradients in North America. *Scientific Reports* 11:6829.
- Czertwytynski, S. M. 2008. Effects of hunting on the demographics, movement, and habitat selection of American black bears (*Ursus americanus*). Dissertation, University of Alberta, Edmonton, Alberta, Canada.
- Dary, D. 1989. The buffalo book: the full saga of the American animal, revised edition. Ohio University Press, Athens, USA.
- Doan, T. 2019. Application of remote sensing and GIS in modelling bison carrying capacity in mixed-grass prairie. Thesis, University of Saskatchewan, Saskatoon, Saskatchewan, Canada.
- Doan, T., S. Liccioli, M. Sliwinski, C. Samson, B. Biligetu, M. Sawatzky, and X. Guo. 2024. Resource selection function-adjusted carrying capacity informs bison conservation management in the imperiled mixed grassland ecosystem. *Rangeland Ecology & Management* 93:1–14.
- Dupke, C., C. Bonenfant, B. Reineking, R. Hable, T. Zeppenfeld, M. Ewald, and M. Heurich. 2017. Habitat selection by a large herbivore at multiple spatial and temporal scales is primarily governed by food resources. *Ecography* 40: 1014–1027.
- Fieberg, J., J. Signer, B. Smith, and T. Avgar. 2021. A 'How to' guide for interpreting parameters in habitat-selection analyses. *Journal of Animal Ecology* 90:1027–1043.
- Fleming, C. H., and J. M. Calabrese. 2017. A new kernel density estimator for accurate home-range and species-range area estimation. *Methods in Ecology and Evolution* 8:571–579.

- Fleming, C. H., and J. M. Calabrese. 2022. ctmm: continuous-time movement modeling. <<https://github.com/ctmm-initiative/ctmm>>.
- Foca, J. M., and M. S. Boyce. 2022. Bison and elk spatiotemporal interactions in Elk Island National Park. *Frontiers in Conservation Science* 3:1–12.
- Fortin, D., and M. Andruskiw. 2003. Behavioral response of free-ranging bison to human disturbance. *Wildlife Society Bulletin* 31:804–813.
- Fortin, D., and M.-E. Fortin. 2009. Group-size-dependent association between food profitability, predation risk and distribution of free-ranging bison. *Animal Behaviour* 78:887–892.
- Fortin, D., M.-E. Fortin, H. L. Beyer, T. Duchesne, S. Courant, and K. Dancose. 2009. Group-size-mediated habitat selection and group fusion-fission dynamics of bison under predation risk. *Ecology* 90:2480–2490.
- Freese, C. H., K. E. Aune, D. P. Boyd, J. N. Derr, S. C. Forrest, C. C. Gates, P. J. P. Gogan, S. M. Grassel, N. D. Halbert, K. Kunkel, et al. 2007. Second chance for the plains bison. *Biological Conservation* 136:175–184.
- Fretwell, S. D., and H. L. Lucas Jr. 1969. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica* 19:16–36.
- Frid, A., and L. Dill. 2002. Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conservation Ecology* 6:11.
- Garroutte, E. L., A. J. Hansen, and R. L. Lawrence. 2016. Using NDVI and EVI to map spatiotemporal variation in the biomass and quality of forage for migratory elk in the Greater Yellowstone Ecosystem. *Remote Sensing* 8:404.
- Gates, C. C., C. H. Freese, P. J. P. Gogan, and M. Kotzman. 2010. American bison: status survey and conservation guidelines 2010. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, Gland, Switzerland.
- Gill, J. A., K. Norris, and W. J. Sutherland. 2001. Why behavioural responses may not reflect the population consequences of human disturbance. *Biological Conservation* 97:265–268.
- Gillies, C. S., M. Hebblewhite, S. E. Nielsen, M. A. Krawchuk, C. L. Aldridge, J. L. Frair, D. J. Saher, C. E. Stevens, and C. L. Jerde. 2006. Application of random effects to the study of resource selection by animals. *Journal of Animal Ecology* 75:887–898.
- Grant, K. M., D. L. Johnson, D. V. Hildebrand, and D. R. Peddle. 2013. Quantifying biomass production on rangeland in southern Alberta using SPOT imagery. *Canadian Journal of Remote Sensing* 38:695–708.
- Gross, J. E., L. A. Shipley, N. T. Hobbs, D. E. Spalinger, B. A. Wunder. 1993. Functional Response of herbivores in food-concentrated patches: tests of a mechanistic model. *Ecology* 74:778–791.
- Hartig, F. 2022. DHARMA: residual diagnostics for hierarchical (multi-level/mixed) regression models. R package version 0.4.5. <<https://cran.r-project.org/package=DHARMA>>.
- Hebblewhite, M., and E. Merrill. 2008. Modelling wildlife-human relationships for social species with mixed-effects resource selection models. *Journal of Applied Ecology* 45:834–844.
- Hecker, L. J., S. C. P. Coogan, S. E. Nielsen, and M. A. Edwards. 2020. Latitudinal and seasonal plasticity in American bison *Bison bison* diets. *Mammal Review* 51:193–206.
- Heffelfinger, L. J., K. M. Stewart, K. T. Shoemaker, N. W. Darby, and V. C. Bleich. 2020. Balancing current and future reproductive investment: variation in resource selection during stages of reproduction in a long-lived herbivore. *Frontiers in Ecology and Evolution* 8:1–17.
- Hughey, L. F., K. T. Shoemaker, K. M. Stewart, D. J. McCauley, and J. H. Cushman. 2021. Effects of human-altered landscapes on a reintroduced ungulate: patterns of habitat selection at the rangeland-wildland interface. *Biological Conservation* 257:109086.
- Hurley, M. A., M. Hebblewhite, J. M. Gaillard, S. Dray, K. A. Taylor, W. K. Smith, P. Zager, and C. Bonenfant. 2014. Functional analysis of normalized difference vegetation index curves reveals overwinter mule deer survival is driven by both spring and autumn phenology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 369:20130196.
- Johnson, D. H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* 61:65–71.
- Johnson, D. H., S. D. Haseltine, and L. M. Cowardin. 1994. Wildlife habitat management on the northern prairie landscape. *Landscape and Urban Planning* 28:5–21.
- Kaze, J., J. C. Whiting, E. D. Freeman, S. B. Bates, and R. T. Larsen. 2016. Birth-site selection and timing of births in American bison: effects of habitat and proximity to anthropogenic features. *Wildlife Research* 43:418–428.
- Kittle, A. M., J. M. Fryxell, G. E. Desy, and J. Hamr. 2008. The scale-dependent impact of wolf predation risk on resource selection by three sympatric ungulates. *Oecologia* 157:163–175.
- Krebs, C. J. 2001. *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*. Pearson, London, United Kingdom.
- Lahti, D. C., N. A. Johnson, B. C. Ajie, S. P. Otto, A. P. Hendry, D. T. Blumstein, R. G. Coss, K. Donohue, and S. A. Foster. 2009. Relaxed selection in the wild. *Trends in Ecology and Evolution* 24:487–496.
- Latham, A. D. M., M. C. Latham, and M. S. Boyce. 2011. Habitat selection and spatial relationships of black bears (*Ursus americanus*) with woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) in northeastern Alberta. *Canadian Journal of Zoology* 89:267–276.

- Lima, S. L., and L. M. Dill. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 68:619–640.
- Lott, D. F., and J. C. Galland. 1985. Parturition in American bison: precocity and systematic variation in cow isolation. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 69:66–71.
- Manly, B. F. J., L. L. McDonald, D. L. Thomas, T. L. McDonald, and W. P. Erickson. 2002. Resource selection by animals: statistical analysis and design for field studies. Second Edition. Kluwer, Boston, Massachusetts, USA.
- Mao, J. S., M. S. Boyce, D. W. Smith, F. J. Singer, J. D. Vales, J. M. Vore, and E. H. Merrill. 2018. Habitat selection by elk before and after wolf reintroduction in Yellowstone National Park. *Journal of Wildlife Management* 69:1691–1707.
- Matthiopoulos, J., J. Fieberg, G. Aarts, H. L. Beyer, J. M. Morales, and D. T. Haydon. 2015. Establishing the link between habitat selection and animal population dynamics. *Ecological Monographs* 85:413–436.
- McLoughlin, P. D., D. W. Morris, D. Fortin, E. Vander Wal, and A. L. Contasti. 2010. Considering ecological dynamics in resource selection functions. *Journal of Animal Ecology* 79:4–12.
- McLoughlin, P. D., E. Vander Wal, S. J. Lowe, B. R. Patterson, and D. L. Murray. 2011. Seasonal shifts in habitat selection of a large herbivore and the influence of human activity. *Basic and Applied Ecology* 12:654–663.
- Merkle, J. A., S. G. Cherry, D. Fortin, and B. P. Kotler. 2015. Bison distribution under conflicting foraging strategies: site fidelity vs. energy maximization. *Ecology* 96:1793–1801.
- Merkle, J. A., K. L. Monteith, E. O. Aikens, M. M. Hayes, K. R. Hersey, A. D. Middleton, B. A. Oates, H. Sawyer, B. M. Scurlock, and M. J. Kauffman. 2016. Large herbivores surf waves of green-up during spring. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 283:1–8.
- Merrill, E., J. Killeen, J. Pettit, M. Trottier, H. Martin, J. Berg, H. Bohm, S. Eggeman, and M. Hebblewhite. 2020. Density-dependent foraging behaviors on sympatric winter ranges in a partially migratory elk population. *Frontiers in Ecology and Evolution* 8:269.
- Morris, D. W. 1987. Tests of density-dependent habitat selection in a patchy environment. *Ecological Monographs* 57:269–281.
- Morris, D. W. 2003. Toward an ecological synthesis: a case for habitat selection. *Oecologia* 136:1–13.
- Morrison, T. A., J. A. Merkle, J. G. C. Hopcraft, E. O. Aikens, J. L. Beck, R. B. Boone, A. B. Courtemanch, S. P. Dwinell, W. S. Fairbanks, B. Griffith, et al. 2021. Drivers of site fidelity in ungulates. *Journal of Animal Ecology* 90:955–966.
- Muff, S., J. Signer, and J. Fieberg. 2020. Accounting for individual-specific variation in habitat-selection studies: efficient estimation of mixed-effects models using Bayesian or frequentist computation. *Journal of Animal Ecology* 89:80–92.
- Northrup, J. M., J. Pitt, T. B. Muhly, G. B. Stenhouse, M. Musiani, and M. S. Boyce. 2012. Vehicle traffic shapes grizzly bear behaviour on a multiple-use landscape. *Journal of Applied Ecology* 49:1159–1167.
- Northrup, J. M., E. Vander Wal, M. Bonar, J. Fieberg, M. P. Laforge, M. Leclerc, C. M. Prokopenko, and B. D. Gerber. 2022. Conceptual and methodological advances in habitat-selection modeling: guidelines for ecology and evolution. *Ecological Applications* 32:1–31.
- Oftedal, O. T. 1985. Pregnancy and Lactation. Pages 215–238 in R. J. Hudson, and R. G. White, editors. *Bioenergetics of wild herbivores*. First Edition. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA.
- Owen-Smith, R. N. 2002. Adaptive herbivore ecology: from resources to populations in variable environments. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- Parks Canada. 2015. Grasslands National Park attendance methodology study. Prepared by Heather Rolfe, Social Science Branch, External Relations and Visitor Experience Directorate, Gatineau, Quebec, Canada.
- Plumb, G. E., and J. L. Dodd. 1993. Foraging ecology of bison and cattle on a mixed prairie: implications for natural area management. *Ecological Applications* 3:631–643.
- Plumb, G. E., P. J. White, M. B. Coughenour, and R. L. Wallen. 2009. Carrying capacity, migration, and dispersal in Yellowstone bison. *Biological Conservation* 142:2377–2387.
- Poole, K. G., R. Serrouya, and K. Stuart-Smith. 2007. Moose calving strategies in interior montane ecosystems. *Journal of Mammalogy* 88:139–150.
- Prins, H. H. T., and J. H. Beekman. 1989. A balanced diet as a goal for grazing: the food of the Manyara buffalo. *African Journal of Ecology* 27:241–259.
- Ranglack, D. H., and J. T. DuToit. 2015. Wild bison as ecological indicators of the effectiveness of management practices to increase forage quality on open rangeland. *Ecological Indicators* 56:145–151.
- Raynor, E. J., H. L. Beyer, J. M. Briggs, and A. Joern. 2017a. Complex variation in habitat selection strategies among individuals driven by extrinsic factors. *Ecology and Evolution* 7:1802–1822.
- Raynor, E. J., A. Joern, and J. M. Briggs. 2015. Bison foraging responds to fire frequency in nutritionally heterogeneous grassland. *Ecology* 96:1586–1597.
- Raynor, E. J., A. Joern, J. B. Nippert, and J. M. Briggs. 2016. Foraging decisions underlying restricted space use: effects of fire and forage maturation on large herbivore nutrient uptake. *Ecology and Evolution* 6:5843–5853.

- Raynor, E. J., A. Joern, A. Skibbe, M. Sowers, J. M. Briggs, A. N. Laws, and D. Goodin. 2017b. Temporal variability in large grazer space use in an experimental landscape. *Ecosphere* 8:e01674.
- Rearden, S. N., R. G. Anthony, B. K. Johnson, and J. L. Rachlow. 2011. Birth-site selection and predation risk of Rocky Mountain elk. *Journal of Mammalogy* 92:1118–1126.
- Reimers, E., F. L. Miller, S. Eftestøl, J. E. Colman, and B. Dahle. 2006. Flight by feral reindeer *Rangifer tarandus tarandus* in response to a directly approaching human on foot or on skis. *Wildlife Biology* 12:403–413.
- Rettie, W. J., and F. Messier. 2000. Hierarchical habitat selection by woodland caribou: its relationship to limiting factors. *Ecography* 23:466–478.
- Richter, L., N. Balkenhol, C. Raab, H. Reinecke, M. Meißner, S. Herzog, J. Isselstein, and J. Signer. 2020. So close and yet so different: the importance of considering temporal dynamics to understand habitat selection. *Basic and Applied Ecology* 43:99–109.
- Ritson, Jr., R. J. 2019. The spatial ecology of bison (*Bison bison*) in multiple conservation herds across the American West. Thesis, University of Nebraska at Kearney, Kearney, USA.
- Roberts, D. R., V. Bahn, S. Ciuti, M. S. Boyce, J. Elith, G. Guillera-Arroita, S. Hauenstein, J. J. Lahoz-Monfort, B. Schröder, W. Thuiller, et al. 2017. Cross-validation strategies for data with temporal, spatial, hierarchical, or phylogenetic structure. *Ecography* 40:913–929.
- Rosenzweig, M. L. 1981. A theory of habitat selection. *Ecology* 62:327–335.
- Rosenzweig, M. L. 1991. Habitat selection and population interactions: the search for mechanism. *American Naturalist* 137: S5–S28.
- Rutberg, A. T. 1984. Birth synchrony in American bison (*Bison bison*): response to predation or season? *Journal of Mammalogy* 65:418–423.
- Sallee, D. W., B. R. McMillan, K. R. Hersey, S. L. Petersen, and R. T. Larsen. 2023. Influence of interspecific competition on mule deer birthing and rearing site selection. *Journal of Wildlife Management* 87:1–17.
- Sanderson, E. W., K. H. Redford, B. Weber, K. Aune, D. Baldes, J. Berger, D. Carter, C. Curtin, J. Derr, S. Dobrott, et al. 2008. The ecological future of the North American bison: conceiving long-term, large-scale conservation of wildlife. *Conservation Biology* 22:252–266.
- Schoenecker, K. A., S. E. Nielsen, L. C. Zeigenfuss, and C. A. Pague. 2015. Selection of vegetation types and density of bison in an arid ecosystem. *Journal of Wildlife Management* 79:1117–1128.
- Shamon, H., O. G. Cosby, C. L. Andersen, H. Augare, J. BearCub Stiffarm, C. E. Bresnan, B. L. Brock, E. Carlson, J. L. Deichmann, A. Epps, et al. 2022. The potential of bison restoration as an ecological approach to future tribal food sovereignty on the northern Great Plains. *Frontiers in Ecology and Evolution* 10:1–15.
- Shaw, J. H. 1995. How many bison originally populated the western rangelands? *Rangelands* 17:148–150.
- Spalinger, D. E., and N. T. Hobbs. 1992. Mechanisms of foraging in mammalian herbivores: new models of functional response. *American Naturalist* 140:325–348.
- Stankowich, T. 2008. Ungulate flight responses to human disturbance: a review and meta-analysis. *Biological Conservation* 141:2159–2173.
- Steuter, A. A., E. M. Steinauer, G. L. Hill, P. A. Bowers, and L. L. Tieszen. 1995. Distribution and diet of bison and pocket gophers in a sandhills prairie. *Ecological Applications* 5:756–766.
- Taylor, A. R., and R. L. Knight. 2003. Wildlife responses to recreation and associated visitor perceptions. *Ecological Applications* 13:951–963.
- Thoma, D. P., D. W. Bailey, D. S. Long, G. A. Nielsen, P. Mari, M. C. Breneman, C. Montagne, D. P. Thoma, D. W. Bailey, D. S. Long, et al. 2002. Short-term monitoring of rangeland forage conditions with AVHRR imagery. *Journal of Range Management* 55:383–389.
- van Beest, F. M., P. D. McLoughlin, E. Vander Wal, and R. K. Brook. 2014. Density-dependent habitat selection and partitioning between two sympatric ungulates. *Oecologia* 175:1155–1165.
- van Beest, F. M., E. Vander Wal, A. V. Stronen, and R. K. Brook. 2013. Factors driving variation in movement rate and seasonality of sympatric ungulates. *Journal of Mammalogy* 94:691–701.
- Van Vuren, D. H. 2001. Spatial relations of American bison *Bison bison* and domestic cattle in a montane environment. *Animal Biodiversity and Conservation* 24:117–124.
- Wallace, L. L., M. G. Turner, W. H. Romme, R. V. O'Neill, and Y. Wu. 1995. Scale of heterogeneity of forage production and winter foraging by elk and bison. *Landscape Ecology* 10:75–83.
- Warton, D. I., and L. C. Shepherd. 2010. Poisson point process models solve the "pseudo-absence problem" for presence-only data in ecology. *Annals of Applied Statistics* 4:1383–1402.
- Wood, S. N. 2006. Generalized additive models: an introduction with R. Second edition. Chapman and Hall/CRC Press, Boca Raton, Florida, USA.
- Wood, S. N. 2017. mgcv: mixed GAM computation vehicle with automatic smoothness estimation. Version 1.9-3. <https://CRAN.R-project.org/package=mgcv>.

- Zhang, C., and X. Guo. 2008. Monitoring northern mixed prairie health using broadband satellite imagery. *International Journal of Remote Sensing* 29:2257–2271.
- Zuur, A. F., E. N. Ieno, and C. S. Elphick. 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution* 1:3–14.

Associate Editor: W. David Walter.

SUPPORTING INFORMATION

Additional supporting material may be found in the online version of this article at the publisher's website.

How to cite this article: Sawatzky, M. L., B. T. Neufeld, S. Liccioli, and P. D. McLoughlin. 2026. Density-dependent habitat selection in plains bison. *Journal of Wildlife Management* e70215.
<https://doi.org/10.1002/jwmg.70215>