

Un suivi GPS simultané pendant l'été révèle que la sélection de l'habitat chez le bouquetin des Alpes mâle est façonnée par la concurrence des ressources et des interférences avec les troupeaux de moutons

Simultaneous GPS monitoring during summer reveals habitat selection in male Alpine ibex is shaped by resource and interference competition with sheep herds

Master 2 Internship Report

Léa Margaillan

Supervisors :

Mathieu Garel, Pascal Marchand, François Couilloud, Carole Toïgo



École Pratique
des Hautes Études



Résumé

Les effets de l'activité pastorale combinés au changement climatique sur les écosystèmes alpins nécessitent d'être évalués pour orienter leur gestion. Dans le massif de Belledonne (Alpes françaises), le suivi simultané de bouquetins et de brebis par colliers GPS pendant trois saisons d'estives montre une **superposition spatiale de leurs domaines vitaux** (jusqu'à 43%) et une sélection d'habitats similaire, essentiellement entre mâles bouquetins et brebis. A une échelle plus fine (entre localisations successives), mâles et brebis présentent une sélection d'habitat similaire, excepté pour les pentes raides. Les mâles sélectionnent les zones intensément pâturées par les brebis avant qu'elles n'arrivent, évitent fortement ces zones durant toute l'estive, ainsi qu'une trop forte proximité (<390m) aux troupeaux, et ne les sélectionnent plus après. Nos résultats suggèrent la présence d'une compétition comportementale et liée à la ressource, et le besoin d'évaluer de potentielles conséquences sur la performance individuelle des bouquetins et leur dynamique populationnelle.

Mots clés : Bouquetin des Alpes, activité pastorale, suivi GPS, compétition interspécifique, sélection d'habitat.

1 INTRODUCTION

En raison de la grande diversité d'habitats offerte par les gradients d'altitude et d'aspect, et parce que les conditions limitatives de la montagne nécessitent des adaptations uniques, les écosystèmes de montagne accueillent une forte proportion de la biodiversité mondiale (Lomolino, 2001). Ces écosystèmes fournissent également de précieux services aux humains, notamment l'approvisionnement, la nourriture pour le bétail local et transhumant, et des

services culturels tels que l'écotourisme (EFESE, 2018). Cependant, de nombreux facteurs menacent les écosystèmes alpins et leur biodiversité. En effet, les zones de montagne sont parmi celles où le réchauffement climatique est particulièrement intense (GIEC, 2018), menaçant les espèces de haute altitude à aire de répartition restreinte en réduisant leur habitat approprié (Dirnböck et al., 2011). Le changement climatique augmente également le mandant des pâturages pour le bétail dans les altitudes les plus élevées et la durée de la mer de pâturage, tandis que l'abandon du pâturage dans les altitudes les plus basses, conduit à l'empiètement des arbustes/forêts, exacerbant la pression sur la biodiversité des montagnes en raison du surpâturage ou de la contraction des zones ouvertes (EFESE, 2018). Enfin, ces zones sont également confrontées au développement et à la diversification des activités humaines récréatives et touristiques, y compris les perturbations et la fragmentation par les infrastructures associées. Trouver un équilibre entre les différents services écosystémiques fournis par les zones de montagne est une question clé pour leur durabilité.

Au sein de la biodiversité alpine, les ongulés de montagne sont des espèces clés en raison de leur place centrale dans les réseaux trophiques (« ingénieurs de l'écosystème », Smit & Putman, 2011). Ces consommateurs primaires s'alimentent de manière sélective en fonction de la structure de la végétation/du paysage et sont eux-mêmes des moteurs de l'hétérogénéité de la végétation/du paysage (McNaughton, 1979). En tant que ressources pour les prédateurs et les charognards, leurs réponses aux changements induits par l'homme peuvent avoir des conséquences en cascade sur l'ensemble de l'écosystème à travers les réseaux trophiques (Ripple et al., 2013). Enfin, ils sont également au carrefour de la plupart des activités humaines, par exemple en partageant les habitats avec le bétail, ou en bénéficiant de l'écotourisme en raison d'une valeur patrimoniale élevée, avec de nombreuses zones protégées dédiées à leur conservation (Loison et al., 2003). Les ongulés alpins sont donc des indicateurs importants des changements en cours, ce qui rend leur étude essentielle pour prévoir leurs effets et trouver un équilibre entre les activités humaines et la conservation de la biodiversité.

Pourtant, on sait encore peu de choses sur les relations entre les grands herbivores sauvages et le bétail domestique, malgré les changements importants auxquels les activités pastorales ont été confrontées au cours des dernières décennies. **Parmi ces changements, la diminution globale des activités pastorales a contribué à l'empiètement des forêts sur les habitats ouverts** (Staaland et al., 1998). Par exemple, avec la hausse des températures, elle est en partie responsable du verdissement observé dans les Alpes (Filippa et al., 2019). Dans le même temps, la taille des troupeaux a généralement augmenté tandis que la présence humaine pour la garde des troupeaux a diminué (García-Martínez et al., 2009). En outre, dans les zones où les grands carnivores ont recolonisé (par exemple le loup *Canis lupus* dans les Alpes Françaises), ces pratiques ont été récemment modifiées, y compris par exemple la clôture des troupeaux la nuit et/ou la présence de chiens de protection (Meuret, 2010). Lorsqu'ils ont été étudiés, ces changements ont eu des conséquences contrastées et dépendantes du contexte sur la biodiversité (Chaikina & Ruckstuhl, 2006), et sur les herbivores sauvages en particulier. Par exemple, des observations de terrain ont révélé un déplacement altitudinal des chamois alpins en réponse à la présence de moutons qui dépassait le déplacement observé lorsque les températures estivales étaient élevées, suggérant une compétition (Mason et al., 2014). **En revanche, Mattiello et al. (2002) ont observé que les zones intensivement pâturées par les bovins étaient sélectionnées par les cerfs rouges dans les Alpes Italiennes, remettant**

ainsi en cause l'hypothèse communément admise de l'épuisement des ressources par le bétail (Chaikina & Ruckstuhl, 2006). Mieux comprendre les implications écologiques et de gestion des relations complexes entre les ongulés sauvages de montagne et les activités pastorales reste donc une tâche difficile (Loison et al., 2003).

D'un point de vue théorique, des concurrents complets, c'est-à-dire des espèces ayant la même niche écologique, ne peuvent pas coexister, et la concurrence pour la même ressource devrait conduire à l'extinction du concurrent inférieur (principe d'exclusion compétitive, Hardin, 1960, également connu sous le nom de principe de Gause). Pour coexister, le bétail et les ongulés de montagne doivent donc différer par rapport à au moins une dimension de leur niche écologique, par exemple l'espace, les ressources de l'habitat et/ou les dimensions temporelles (théorie de la similarité limitante, Macarthur & Levins, 1967). Cependant, lorsque des espèces écologiquement proches se chevauchent encore fortement dans l'espace et le temps, et lorsque la ressource partagée est rare (Chaikina & Ruckstuhl, 2006), une compétition pour les ressources ou une compétition d'exploitation (Case & Gilpin, 1974) peut se produire, car le compétiteur supérieur limite la disponibilité des ressources partagées pour le compétiteur inférieur. La compétition pour les ressources entraîne l'utilisation de ressources sous-optimales par le concurrent inférieur, ce qui a des conséquences sur les performances individuelles (Vavra et al., 1999). Par exemple, les chamois consomment des ressources alimentaires moins nutritives pendant l'été et l'automne et diminuent leur utilisation des zones où la disponibilité de la nourriture est plus élevée en présence de cerfs rouges réintroduits ou de bétail domestique et de mouflons non indigènes (Chirichella et al., 2013 ; Ferretti et al., 2015). La compétition par interférence (Schoener, 1983) peut également se produire lorsque la capacité du concurrent inférieur à faire usage de la ressource partagée est réduite par des interactions comportementales. Par exemple, une diminution des taux de morsure pour la recherche de nourriture et une augmentation des taux de vigilance/alerte des mouflons d'Amérique et des cerfs rouges ont été signalées en présence de bétail en Alberta et dans les Alpes Italiennes, respectivement (Brown et al., 2010 ; Mattiello et al., 2002).

Les espèces plus grandes et plus grégaires sont plus susceptibles d'inciter d'autres espèces sympatriques écologiquement proches à ajuster leur comportement pour éviter toute interférence (Valeix et al., 2007). Une compétition asymétrique est donc attendue avec un avantage pour le bétail, car les individus des troupeaux domestiques sont en grand nombre, peuvent recevoir une alimentation hivernale supplémentaire, une attention médicale et un abri, et sont accompagnés par des bergers, des chiens de protection et des chiens de garde (Bagchi et al., 2004 ; Chirichella et al., 2013). **Cependant**, l'existence d'une compétition interspécifique entre le bétail domestique et les ongulés sauvages et les conséquences de cette compétition semblent difficiles à évaluer. Les ressources et la compétition interférentielle ne sont pas mutuellement exclusives et peuvent coexister. Malheureusement, la limitation des ressources est souvent difficile à démontrer (Madhusudan, 2004) et la contribution relative de la compétition pour les ressources et les interférences est rarement démêlée, ce qui conduit à des résultats contrastés dans les quelques études de cas disponibles. Par exemple, ni les comportements alimentaires ni la distribution spatiale des chamois alpins n'ont été modifiés en présence de moutons domestiques en Suisse (Rüttimann et al., 2007), alors que la distribution spatiale des chamois a été ajustée en présence de moutons dans les Alpes Italiennes centrales et orientales (Chirichella et al., 2013). **Par conséquent**, des données

précises sur le bétail et les herbivores sauvages, ainsi que sur les multiples dimensions de la compétition interspécifique sont encore nécessaires pour informer sur leurs relations dans les pâturages alpins.

Dans cette étude, nous avons voulu étudier les **réponses** potentielles en termes de sélection de l'habitat du bouquetin des Alpes (*Capra ibex*) à la présence de troupeaux de moutons pendant la période de pâturage estival dans le massif de Belledonne (Alpes Françaises). Une forte compétition interspécifique est attendue entre les deux espèces car elles présentent des poids corporels (voir 2. Matériaux et méthodes) et des styles d'alimentation similaires (Basset, 1995 ; Hofmann, 1989 ; Mysterud, 2000). Nous avons profité d'un ensemble unique de données sur trois ans comprenant des moutons domestiques suivis simultanément par GPS ($n = 48$ moutons suivis toutes années confondues) et des bouquetins des Alpes ($n = 24$) afin de croiser les informations spatiales et temporelles sur les deux espèces, d'étudier leur écologie spatiale et ensuite d'évaluer le potentiel de compétition interspécifique. Plus précisément, nous avons évalué la compétition interspécifique en comparant la façon dont les bouquetins sélectionnent certains habitats parmi les habitats disponibles en fonction (i) de leur utilisation par les moutons domestiques et (ii) de leur proximité avec les bouquetins. L'évaluation de l'existence d'une compétition entre les deux espèces a de fortes implications écologiques et de gestion pour les ongulés sauvages de montagne contraints par une courte période d'accès à des ressources de haute qualité après la pénurie hivernale. Une meilleure compréhension de la compétition interspécifique devrait également aider à prévoir les conséquences futures du réchauffement climatique (Mason et al., 2014), car la durée de la période de pâturage et la demande de pâturages pourraient augmenter, ainsi que la compétition pour les refuges thermiques. **Enfin**, l'étude de tels effets sur le bouquetin des Alpes en particulier pourrait être pertinente, car il s'agit d'un ongulé alpin emblématique et protégé qui a failli disparaître et qui fait l'objet de nombreuses mesures de conservation.

Comme les facteurs influençant les décisions des animaux concernant la sélection de l'habitat (par exemple la distribution des ressources, les coûts de recherche de nourriture et le risque de prédation) peuvent varier en fonction de l'échelle spatiale, des approches multi-échelles sont nécessaires pour étudier la sélection de l'habitat (Herfindal et al., 2009). Nous avons donc défini deux échelles différentes à étudier (Johnson, 1980). **Premièrement**, nous avons émis l'hypothèse d'un chevauchement à grande échelle entre les domaines vitaux du bouquetin alpin et du mouton domestique dans la zone d'étude (second order sensu Johnson, 1980). Nous avons évalué dans quelle mesure les deux espèces vivent en sympatrie dans la zone d'étude, en calculant leur chevauchement spatial, mais aussi en recherchant dans quels habitats le chevauchement spatial se produit. Nous avons prédit que (i) le bouquetin et le mouton sélectionnaient les mêmes types d'habitats au même moment pendant la période de pâturage à grande échelle, et qu'en outre, (ii) ces habitats se chevauchaient dans l'espace. **De plus**, nous nous attendions à ce que ce chevauchement soit plus important chez les bouquetins mâles que chez les femelles. En effet, le bouquetin est une espèce polygyne et très sexuellement dimorphe chez laquelle les stratégies de reproduction divergentes entre les sexes ont entraîné une ségrégation habitat/espace marquée (Villaret et al., 1997). **Plus précisément**, les mâles doivent sélectionner un habitat et un fourrage de haute quantité/qualité pour maximiser la croissance du corps/des cornes et, par la suite, leur accès aux femelles et leur succès reproductif. Inversement, pour maximiser leur propre survie et celle de leur progéniture, et donc leur succès reproductif à long terme, les femelles peuvent

plutôt échanger des ressources avec des habitats à faible risque de prédation (par exemple, des pentes raides ; Grignolio et al., 2007*b*). Les bouquetins mâles, comme les moutons, sont donc principalement limités par l'acquisition de ressources, et nous nous attendions à ce que le chevauchement de niche entre les deux soit exacerbé. Cette hypothèse de chevauchement de niche à grande échelle (H_0) est une condition préalable à la compétition interspécifique, et peut donc être testée avant d'étudier la compétition interspécifique potentielle à une échelle plus fine.

Dans un **deuxième temps**, nous avons testé l'hypothèse d'une compétition interspécifique à une échelle plus fine (sélection de l'habitat de troisième ordre sensu Johnson, 1980), c'est-à-dire en considérant les décisions prises à l'échelle des étapes du mouvement chez les bouquetins et les moutons. Nous avons divisé cette hypothèse en deux parties en relation avec la compétition des ressources et la compétition d'interférence :

(i) Nous avons émis l'hypothèse d'une compétition pour les ressources Hresource au détriment des bouquetins. **Avant l'arrivée des troupeaux, nous avons prédit que les bouquetins sélectionneraient à chaque étape les parcelles qui seraient les plus broutées par les moutons lorsqu'ils sont présents, car ces zones peuvent rassembler des ressources abondantes et de haute qualité.** Nous nous attendions plutôt à ce que les bouquetins évitent ces zones appauvries non seulement pendant la présence des troupeaux, en raison de la compétition pour les ressources et les interférences, mais aussi après le départ des moutons des pâturages alpins, en raison de la compétition pour les ressources uniquement. Par conséquent, nous avons étudié les mouvements des bouquetins pendant trois périodes, c'est-à-dire avant, pendant et après la période de pâturage.

(ii) Nous avons émis l'hypothèse d'une interférence ou d'une compétition comportementale Hinterférence aux dépens des bouquetins. En raison de sa position inférieure face aux troupeaux gardés par des chiens et des bergers, on s'attend à ce que le bouquetin évite la présence des moutons, c'est-à-dire qu'il choisisse des étapes susceptibles d'augmenter sa distance par rapport au troupeau le plus proche.

2. MATERIAUX ET METHODES

2.1. Zone d'étude, population d'ibex et activité pastorale

L'étude a été menée dans le massif de Belledonne, situé dans les Alpes françaises, dans les départements de la Savoie et de l'Isère (45°14'N, 6°06'E), à proximité des villes de Grenoble et de Chambéry. Ce massif forme une crête de 60 km orientée du nord-est au sud-ouest, d'une largeur d'environ 20 km et dont l'altitude moyenne et maximale s'élèvent respectivement à 1 760 et 2 977 m au-dessus du niveau de la mer. Son relief en gradins est à l'origine d'une grande diversité paysagère et biologique. Le bouquetin des Alpes a été réintroduit avec succès dans le massif de la Belledonne en 1983, dans le cadre d'un programme national de réintroduction. **En effet**, cette espèce alpine emblématique et protégée avait presque complètement disparu des Alpes françaises en raison d'une chasse intensive au cours du XIX^{ème} siècle. Sa réintroduction dans le massif de la Belledonne s'est accompagnée de la création d'une aire protégée (Réserve nationale de chasse et de faune sauvage, RNCFS) d'environ 23 km², gérée par l'Office français de la biodiversité (OFB), afin d'assurer le succès de cette réintroduction. **La taille de la population de bouquetins au sein du massif de la Belledonne est désormais estimée à un minimum de 850 individus.** Depuis 1983, la population de bouquetins fait l'objet d'un suivi par l'OFB grâce à des captures et des

sessions annuelles de marquage (pour plus de détails, voir par exemple Toïgo et al., 2007), et certains individus sont équipés de colliers GPS depuis 2017. La RNCFS offre en outre un refuge à la riche biodiversité du massif de la Belledonne, à l'image du tétras lyre, espèce emblématique. D'autres ongulés sauvages sont présents dans la zone d'étude, tels que le chamois des Alpes, le mouflon, le chevreuil et le cerf élaphe. Les écosystèmes de Belledonne sont préservés grâce à différents statuts de protection, tels que Natura 2000 (2 981 ha), les Zones d'Intérêt Naturel, Écologique, Faunistique et Floristique (ZNIEFF), le patrimoine national et les sites classés.

L'activité pastorale traditionnelle estivale est pratiquée dans différentes unités de transhumance du massif de Belledonne, avec pour principal objectif de production la viande d'agneau. Les troupeaux provenant de la plaine de la Crau (13) ou du département de la Drôme (26) sont acheminés par camion vers les alpages fin juin/début juillet, en fonction de la phénologie de la végétation. Quelques troupeaux locaux sont également hébergés au sein du massif. Environ quatre mille moutons domestiques viennent paître chaque année dans les alpages. Les moutons représentent la principale part du cheptel présent dans le massif, mais des troupeaux de bovins sont également signalés, dans une moindre mesure et à des altitudes plus basses, et quelques chèvres viennent s'ajouter aux troupeaux de moutons, davantage à des fins de loisirs que de production. Parmi les prédateurs naturels, des loups résidents sont présents et des attaques contre des troupeaux de moutons sont signalées chaque année.

Le bouquetin des Alpes est le principal ongulé sauvage observé à proximité ou au sein des unités pastorales, et le mouton la principale espèce domestique présente dans la zone d'étude. On s'attend à un fort chevauchement alimentaire entre ces deux espèces. **En effet**, le bouquetin des Alpes est un animal au régime alimentaire intermédiaire, se rapprochant davantage d'un mode d'alimentation de type broutage, capable de se nourrir aussi bien d'herbes que d'espèces ligneuses (Hofmann, 1989). Le mouton est un brouteur qui se nourrit d'herbes appétissantes et de graminées, mais il peut également manger des feuilles d'arbres et d'arbustes, en fonction de son comportement pastoral (Mysterud, 2000). **De plus**, les deux espèces présentent une masse corporelle similaire (les boucs adultes pèsent en moyenne 79,2 kg (se = 9,0) dans la zone d'étude, la masse corporelle des chèvres adultes est d'environ 41,5 kg (se = 4,5), et la masse corporelle moyenne des moutons est d'environ 60 kg selon des études antérieures), d'où le chevauchement de niche attendu (Basset, 1995).

2.2. Collecte des données

2.2.1. *Activité pastorale et suivi*

Entre 2018 et 2020, nous avons équipé des brebis de colliers GPS (Lotek 3300S, Lotek Litetrack et I Got U GI-120) pendant toute la période de présence des moutons (ci-après dénommée « période de pâturage », c'est-à-dire entre fin juin et mi-septembre), dans quatre à cinq unités pastorales où des bouquetins étaient régulièrement observés pendant l'été (voir le **Tableau I** pour plus de détails). Les colliers GPS enregistraient la position toutes les 15 ou 30 minutes en continu, ou uniquement lorsque les brebis n'étaient pas parquées. Tous les troupeaux étaient composés de femelles, gestantes ou non, des races Mourerous ou Mérinos d'Arles, c'est-à-dire des brebis de taille relativement petite, dotées de bonnes capacités de marche dans les alpages et d'une bonne résistance aux conditions difficiles grâce à leur robustesse. Les troupeaux étaient conduits et gardés à l'aide de chiens de troupeau et de

chiens de garde, respectivement, plus ou moins librement pendant la journée selon le berger, mais parqués dans de petites zones la nuit au sein des pâturages.

Tableau I : Informations sur le suivi GPS des moutons

Year	Grazing period	Pastoral Unit	Herd size	Number of GPS collars	GPS collar model	Sampling rate
2018	13/07- 26/08	Ane	1600	3	3 Lotek 3300S	1 reloc/30mins from
	13/07-04/09	Bédina	350	3		4am to 6:30pm UTC.
	13/07-04/09	Pesée	750	2	8 IgotU	1 reloc/15mins
	21/07-04/09	Sept-Laux	900	3		continuously.
2019	01/07-19/08	Ane	1600	5	15 Lotek Litetrack	1 reloc/30mins from
	04/07-15/09	Bédina	550	3		4am to 7pm UTC.
	09/07-15/09	Pesée	600	5	4 IgotU	1 reloc/15mins
	13/07-08/09	Sept-Laux	900	6		continuously.
2020	12/07-13/08	Ane	1600	3	15 Lotek Litetrack	1 reloc/30mins from
	26/06-06/09	Bédina	640	3		4am to 7pm UTC.
	05/07-15/09	Pesée	770	5		
	14/07-09/09	Sept-Laux	900	3	3 IgotU	1 reloc/15mins from
	12/06-31/08	Rieu Claret	160	4		4am to 6pm UTC.

2.2.2. Suivi des bouquetins

Depuis mai 2017, certains bouquetins capturés ont été équipés de colliers GPS (Lotek 3300S et Litetrack, Vectronic GPS Plus, Vertex Plus et Vertex Lite) qui ont enregistré leur position toutes les heures (pour les femelles) ou toutes les deux heures (pour les mâles) pendant près d'un an, fournissant ainsi des données pour les périodes de pâturage de 2018, 2019 et 2020. Nous avons limité nos analyses à 24 ensembles de données « bouquetin-année » (19 mâles et 5 femelles) situés au sein d'unités pastorales surveillées pendant les périodes de pâturage ($n = 5$ « bouquetin-année » exclus).

Pour les deux espèces, nous avons examiné les données GPS à la recherche de valeurs aberrantes de position, en nous basant sur des caractéristiques de déplacement improbables spécifiques à chaque espèce (Bjorneraas et al., 2010) ; pour le bouquetin : $D = 2\,000$, $l = 1\,500$, $a = 300$, $h = -0,95$; pour le mouton : $D = 750$, $l = 500$, $a = 300$ et $h = -0,95$).

2.3. Description des habitats

2.3.1 Description des habitats en fonction de leur fonctionnalité

Sur la base de la carte de végétation fournie par le Conservatoire botanique alpin (CBNA, Sanz & Villaret, 2018) et d'un modèle numérique d'élévation (MNT, maillage de 25×25 m) fourni par l'Institut national d'information géographique et forestière (IGN), nous avons classé les habitats en types significatifs englobant les conditions qu'ils offrent au bouquetin des Alpes en termes de ressources alimentaires, de risque de prédation perçu ou de protection contre les températures estivales. Nous avons distingué les habitats susceptibles de représenter (i) des ressources alimentaires, c'est-à-dire les prairies, les zones arbustives, les habitats rocheux et les éboulis (les habitats rocheux offrant une biomasse végétale plus importante que les éboulis), (ii) des refuges contre le risque de prédation perçu, c'est-à-dire des pentes $> 40^\circ$ (Bhatnagar et al., 1999) dérivées du MNT, et (iii) une protection thermique, assurée à la fois par les forêts et par le degré d'orientation nord (sinus de l'exposition, c'est-

à-dire des valeurs comprises entre -1 et 1 pour les pentes exposées au sud et au nord, respectivement). Tous les autres types d'habitats, que les bouquetins sont censés éviter (c'est-à-dire les zones artificialisées, les zones humides et les plans d'eau), ont été regroupés dans la catégorie « autres* ».

2.3.2 Description des habitats liés à l'activité pastorale

Pression de pâturage : Afin de tester le modèle H_{resource} , nous avons créé des cartes dynamiques de pression de pâturage indiquant, pour chaque pixel, un indice de son degré d'utilisation par les moutons tout au long de la période de pâturage (voir Wehn (2009) pour une approche similaire). Cet indice n'a pas d'unité et est désigné ci-après par « pression de pâturage ». Nous avons utilisé une approche de « kernel brownian bridge » pour estimer la distribution d'utilisation (UD, Winkle, 1975) des moutons à partir de leurs positions GPS corrélées dans le temps (Horne et al., 2007). Si un mouton se trouve à la position r_1 à l'instant 1 et se déplace vers la position r_2 à l'instant 2, le pont brownien estime la densité de probabilité que le chemin emprunté pour se déplacer de r_1 à r_2 passe par n'importe quel point de la zone d'étude. Les densités de probabilité sont additionnées pour chacune des sections de la trajectoire du mouton, ce qui permet d'obtenir une trajectoire lissée à partir de ses positions.

Nous avons calculé un pont brownien à noyau par jour pour chaque mouton suivi (fonction `kernelbb` de `adehabitatHR`, avec $\text{sig}_2 = 25$ et sig_1 obtenu à l'aide de la fonction `liker` ; Calenge, 2006). Pour chaque jour et chaque unité pastorale, nous avons ensuite additionné ces ponts browniens à noyau individuels et les avons multipliés par la taille du troupeau afin de tenir compte des différences entre les unités pastorales. Nous avons ensuite additionné les ponts browniens à noyau de toutes les unités pastorales afin d'obtenir une carte globale normalisée de la pression de pâturage sur la zone d'étude, par jour. Comme nous souhaitions disposer d'un indicateur de l'utilisation/du pâturage d'un pixel par les moutons pendant toute la période de pâturage, nous avons additionné, pour un jour donné, la carte de pression de pâturage de ce jour-là à toutes les cartes de pression de pâturage des jours précédents, depuis le début de la période de pâturage. **Au final**, nous avons obtenu une carte cumulative de la pression de pâturage par jour de la période de pâturage. Ces cartes indiquent dans quelle mesure un pixel a probablement été utilisé par les moutons, mais tiennent également compte de la présence des moutons pendant la période de pâturage, de par leur mode de construction.

Nous devons en outre évaluer si les bouquetins sélectionnaient des parcelles qui allaient être broutées par les moutons avant leur arrivée, et s'ils évitaient les parcelles broutées après le départ des troupeaux de moutons des pâturages. Nous avons alors considéré la carte de pression de pâturage du dernier jour de la période de pâturage comme une covariable indépendante du temps, tant pour l'analyse de la sélection de l'habitat des bouquetins menée avant que pour celle menée après la période de pâturage (voir [Fig. 1](#)).

Distance par rapport au troupeau le plus proche : Afin de tester $H_{\text{interférence}}$, nous avons calculé la distance instantanée entre un déplacement de bouquetin et le troupeau le plus proche. Pour un déplacement de bouquetin enregistré à l'instant t , nous avons considéré la position du troupeau à l'instant t comme le centroïde de tous les déplacements de moutons

au sein de l'intervalle $[-30 \text{ min} ; +30 \text{ min}]$ dans chaque unité pastorale. Nous avons ensuite considéré la distance instantanée au troupeau le plus proche comme la distance la plus courte entre la nouvelle position de l'ibex et la position du troupeau.

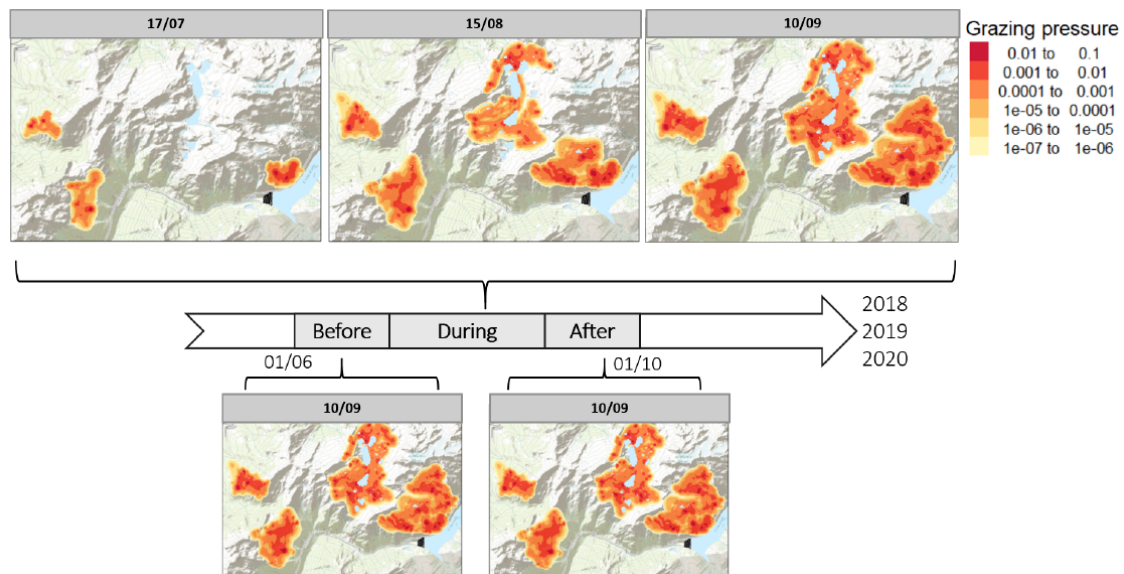


Figure 1 : Schéma représentant les cartes de pression de pâturage. La pression de pâturage est dynamique pendant la période de pâturage (une carte par jour) et statique avant et après cette période (une seule carte indiquant la valeur maximale)

2.4 Étude de l'habitat et du chevauchement spatial à l'échelle du domaine vital (H_0)

Afin de calculer les domaines vitaux, nous avons utilisé un noyau normal bivarié comme fonction de densité de probabilité indiquant la probabilité qu'un animal se trouve à un endroit donné, compte tenu des coordonnées de cet endroit. La somme des fonctions de densité de probabilité calculées pour chaque relocalisation d'un animal donne, pour chaque pixel de la zone d'étude, la valeur de son utilisation. Ce noyau normal bivarié sert à lisser la distribution de l'utilisation autour des relocalisations (package *dehabitatHR* de Calenge, 2006, avec le paramètre de lissage de référence h). Nous avons défini le domaine de répartition comme la plus petite zone sur laquelle la probabilité de relocaliser l'animal est égale à 0,95 (noyau à 95%).

Nous avons d'abord utilisé une approche statique, en calculant un noyau à 95% du domaine de vie par groupe (bouquetins femelles, bouquetins mâles et moutons). Nous avons considéré un noyau pour les bouquetins femelles et un autre pour les bouquetins mâles, en utilisant respectivement toutes les relocalisations GPS des femelles et des mâles disponibles pendant les périodes de pâturage de 2018 à 2020. Un noyau à 95% a été calculé pour chaque unité pastorale, à partir de toutes les relocalisations GPS des moutons pendant les périodes de pâturage de 2018 à 2020, et les polygones de noyau à 95% ainsi obtenus ont ensuite été fusionnés en un seul polygone. Les chevauchements spatiaux globaux ont été calculés pour les bouquetins femelles et les moutons, ainsi que pour les bouquetins mâles et les moutons, sous forme de pourcentage de la superficie du domaine vital des bouquetins couverte par celui des moutons. L'objectif de cette première approche statique était d'observer le chevauchement spatial potentiel à grande échelle entre les domaines vitaux des deux espèces.

Dans un deuxième temps, nous avons considéré que les aires de répartition variaient dans le temps au cours de la période de pâturage, afin de calculer l'évolution de la sélection des aires de répartition en termes d'altitude, de latitude nord, de pente et de différents types d'habitat, pour chaque groupe. Nous avons ainsi pu comparer l'évolution de la sélection d'habitat de second ordre des deux espèces (Johnson, 1980) et observer l'évolution du chevauchement des aires de répartition (tel que défini précédemment). Un noyau à 95% a été calculé pour chaque période successive de quatre jours pour chaque individu, et les noyaux individuels ont été fusionnés pour chaque groupe. Cette période de quatre jours a été choisie afin de disposer d'un nombre suffisant de relocalisations (>30) pour calculer les noyaux. Les données de toutes les années ont été regroupées.

2.5. Test de la concurrence pour les ressources (H_{resource}) et de l'interférence ($H_{\text{interference}}$) à l'échelle des déplacements à l'aide d'analyses intégrées de sélection par étapes...

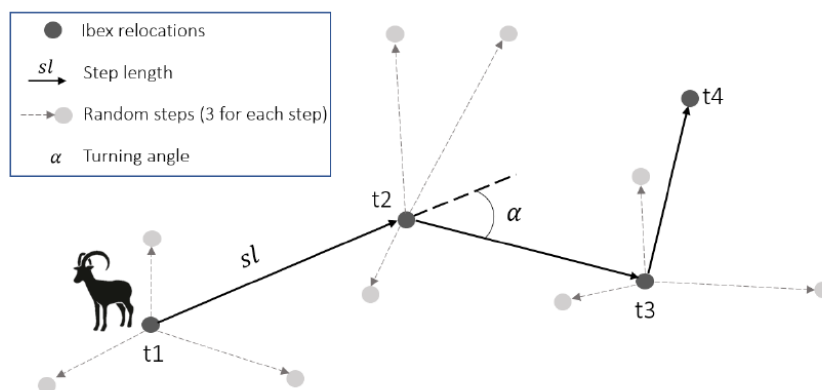


Figure 2 : Schéma illustrant la définition des « emplacements utilisés » et des « emplacements disponibles » dans la fonction StepSelection

2.6. Sélection des modèles...

3. RESULTATS

3.1. Chevauchement à grande échelle : domaine vital estival (H_0)

La superficie occupée par les cinq troupeaux de moutons représentait environ 1 900 ha (domaine vital moyen d'un troupeau de moutons : 500 ha $\pm$ 330 ha), et les bouquetins mâles et femelles utilisaient tous deux des zones d'environ 1 800 ha (domaine vital individuel moyen pour les femelles : 370 ha $\pm$ 140 ha ; et pour les mâles : 350 ha $\pm$ 140 ha). À grande échelle, 43% de la superficie utilisée par les bouquetins mâles et 26% de celle utilisée par les bouquetins femelles chevauchaient respectivement les aires de répartition des moutons. Comme on pouvait s'y attendre, le chevauchement spatial avec l'aire de répartition des moutons était donc plus important ($\times 1,6$) chez les bouquetins mâles que chez les femelles (voir Fig. 3).

À une échelle temporelle plus fine, en considérant une fenêtre de 4 jours consécutifs pour calculer les aires de répartition des bouquetins et des moutons, le chevauchement de surface était inférieur à 20% (Fig. 4), c'est-à-dire des valeurs moins importantes que le chevauchement global des aires de répartition sur l'ensemble de la période de pâturage.

Cependant, le chevauchement avec les aires de répartition des moutons restait plus élevé chez les bouquetins mâles que chez les femelles et atteignait un maximum pour les deux sexes vers le milieu de la période de pâturage (environ jours 220-230, **soit entre le 8 et le 18 août**).

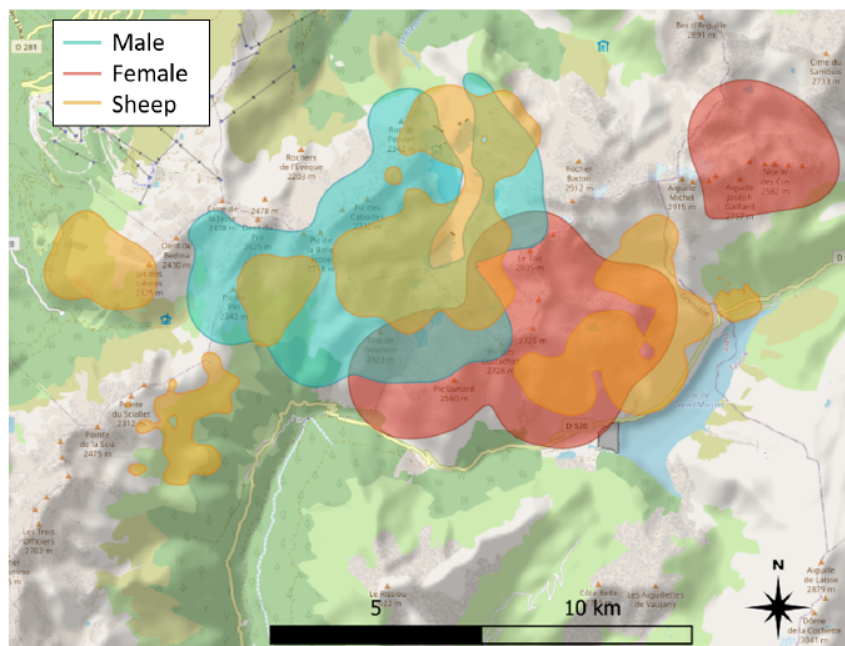


Figure 3 : Contours des domaines de vie des bouquetins femelles, des bouquetins mâles et des moutons (noyaux à 95%) pendant la période de pâturage (voir Tableau I) au sein du massif de la Belledonne

Ce **chevauchement spatial** s'est traduit par une sélection similaire des habitats pendant la période de pâturage, tant chez les moutons que chez les bouquetins, et en particulier chez les mâles (**Fig. 4**). **En effet**, les bouquetins mâles et les moutons ont tous deux privilégiés des altitudes similaires au cours de la seconde moitié de la période de pâturage, notamment les versants exposés au sud et les habitats rocheux, et ont tous deux évité les habitats forestiers. Ils se distinguaient toutefois dans leur choix des zones arbustives (privilégiées par les moutons / évitées par les bouquetins mâles), des éboulis (privilégiés par les bouquetins mâles / pratiquement évités par les moutons pendant la première moitié de la période de pâturage) et des pentes raides (évitées par les moutons / privilégiées par les bouquetins mâles). **On constate enfin que les bouquetins mâles ont accru leur sélection des prairies dès que les moutons ont cessé de choisir cette ressource** (jour de l'année >220 ; c'est-à-dire la seconde moitié de la période de pâturage ; ce phénomène s'accompagne également de changements dans la sélection de l'altitude, des forêts et des zones arbustives). **En revanche**, les bouquetins femelles ont choisi des habitats différents de ceux des moutons (et des bouquetins mâles) pendant la période de pâturage, à savoir des altitudes plus élevées, des pentes plus raides et des éboulis.

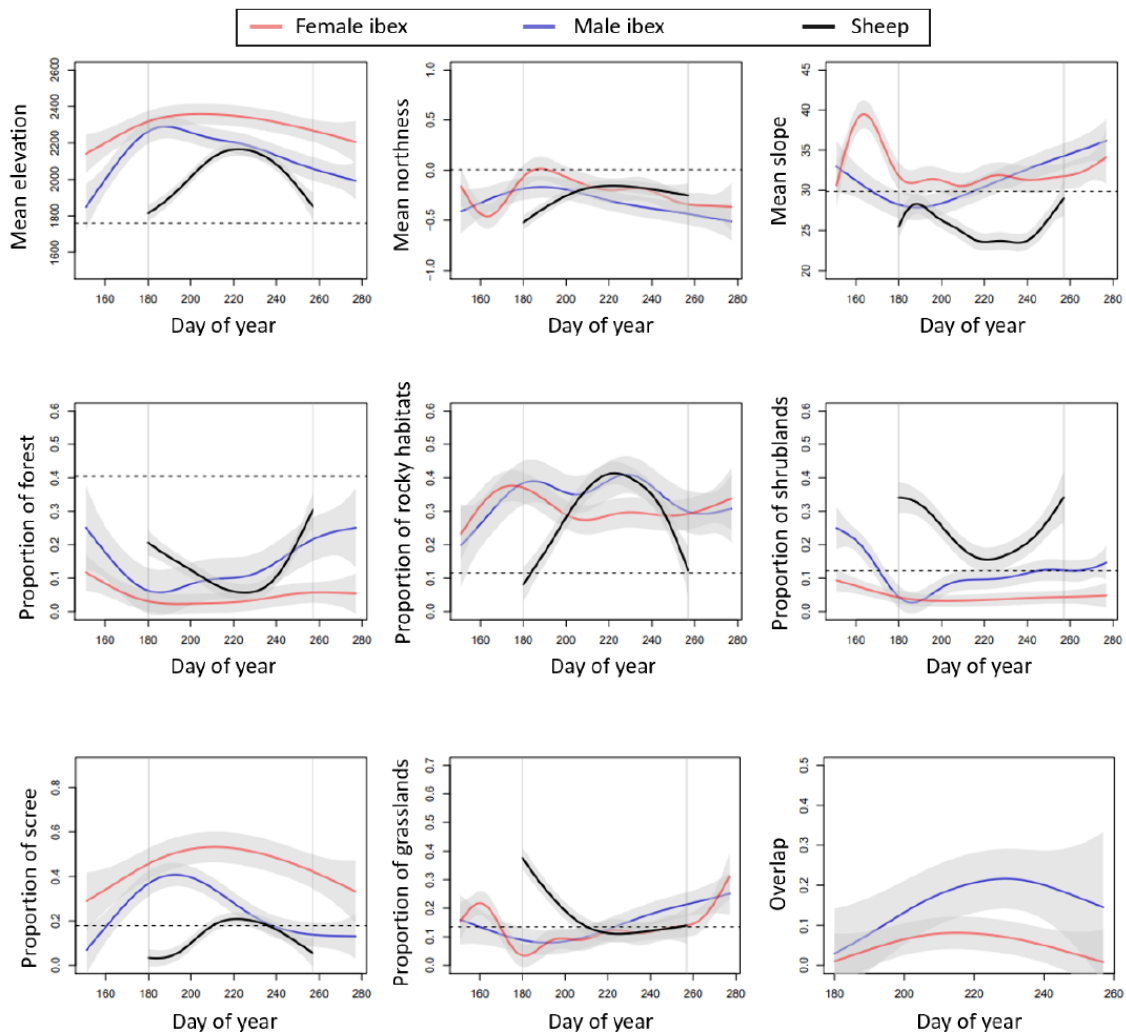


Figure 4 : Variation temporelle de la composition des domaines vitaux sur 4 jours chez les femelles bouquetins, les mâles bouquetins et les moutons. Les lignes pointillées représentent la moyenne de chaque variable au sein de la zone d'étude. Les lignes verticales grises représentent les dates moyennes d'arrivée et de départ des moutons. Le dernier graphique représente la variation temporelle du chevauchement des surfaces. Les zones grises correspondent à des intervalles de confiance à 95%. Remarque : le 160^{ème} jour de l'année correspond au 9 juin, le 260^{ème} jour de l'année correspond au 17 septembre

3.2. Sélection de l'habitat à petite échelle : étapes de déplacement

3.2.1. Résultats sur les modèles de référence

Quelle que soit la période, l'orientation nord, la proximité d'habitats rocheux, la proximité de prairies et la proximité de pentes ont été systématiquement incluses dans les modèles sélectionnés étudiant la sélection de l'habitat à l'échelle des étapes de déplacement chez les deux espèces (**Tableau II**). Ces habitats étaient toujours sélectionnés par les bouquetins mâles (log(RSS) positif, **Fig. 5**), à l'exception des habitats rocheux, qui étaient utilisés de manière quasi aléatoire après la période de pâturage, et des pentes exposées au nord, qui étaient évitées avant cette période. Les zones arbustives ont également été incluses dans les modèles sélectionnés tant pour les bouquetins mâles (pendant et après la période de pâturage des moutons) que pour la sélection d'habitat des moutons. **Ainsi**, les deux espèces étaient influencées par les mêmes types d'habitats lors de leur sélection d'habitat à petite échelle. **De plus**, les coefficients de sélection des habitats pour les moutons et les bouquetins pendant la période de pâturage présentaient le même signe positif et le même ordre de grandeur (**Fig. 5** ; à l'exception de la proximité des pentes), ce qui signifie que les deux espèces

sélectionnaient les mêmes types d'habitats de la même manière. On observait toutefois une différence d'intensité de sélection pour les habitats situés à proximité de milieux rocheux, les moutons les choisissant deux fois plus souvent que les bouquetins mâles. **Ainsi**, la sélection de l'habitat par les moutons se distinguait principalement de celle des bouquetins mâles par le fait qu'ils évitaient les pentes raides (trois fois plus souvent évitées que choisies par les bouquetins).

Tableau II : Résultats des modèles de référence. Nous avons sélectionné les modèles en comparant leurs valeurs AIC et en appliquant le principe de parcimonie (voir la section « Méthodes »). ΔAIC indique la différence d'AIC entre le meilleur modèle (celui présentant l'AIC le plus faible) et le modèle alternatif considéré. Les modèles sélectionnés sont indiqués en gras

Species and period	Northness	Others	Proxi to forest	Proxi to rocky habitats	Proxi to shrubland	Proxi to scree	Proxi to grassland	Proxi to slope	df	ΔAIC
Male ibex	-0.101	-0.152		0.114	0.074		0.242	0.129	6	0.00
Before	-0.094	-0.157		0.112			0.268	0.132	5	1.55
	-0.100	-0.149		0.119	0.069	-0.022	0.240	0.131	7	1.56
	-0.101	-0.153	0.013	0.115	0.072		0.239	0.127	7	1.88
	-0.094	-0.153		0.119		-0.032	0.264	0.134	6	2.57
Male ibex	0.034	-0.062		0.111	0.097		0.218	0.127	6	0.00
During	0.034	-0.063		0.106	0.104	0.025	0.219	0.123	7	0.14
	0.034	-0.061	-0.005	0.111	0.098		0.219	0.128	7	1.96
	0.034	-0.063	-0.001	0.106	0.104	0.025	0.219	0.123	8	2.14
Sheep	0.032	0.070		0.242	0.173		0.263	-0.361	6	0.00
During	0.032	0.070		0.245	0.168	-0.011	0.264	-0.360	7	1.20
	0.032	0.070	-0.005	0.242	0.173		0.263	-0.360	7	1.88
	0.032	0.070	-0.005	0.245	0.168	-0.012	0.264	-0.360	8	3.06
Male ibex	0.057			0.062	0.096		0.253	0.192	5	0.00
After	0.058			0.055	0.104	0.030	0.254	0.188	6	0.60
	0.053	0.025		0.062	0.096		0.249	0.192	6	1.14
	0.056		0.026	0.063	0.093		0.252	0.190	6	1.63
	0.054	0.023		0.056	0.103	0.029	0.251	0.188	7	1.84
	0.057		0.029	0.056	0.100	0.032	0.253	0.186	7	2.11

Les schémas observés de sélection des habitats à petite échelle (Fig. 5) ont apporté des informations complémentaires à l'analyse menée à grande échelle (Fig. 4). Que le domaine vital des bouquetins mâles soit composé d'habitats présentant des pentes plus faibles (au début de la période de pâturage) ou plus raides (à la fin de la période de pâturage) que la pente moyenne observée dans la zone d'étude, ils sélectionnaient toujours des habitats situés à proximité de pentes raides lorsqu'ils effectuaient un choix à l'échelle des étapes. **Le même raisonnement s'applique aux prairies : les bouquetins mâles les évitaient au début de la période de pâturage et les choisissaient à la fin, par rapport à leur disponibilité à l'échelle du paysage, mais ils effectuaient toujours des déplacements qui les rapprochaient des prairies.** À l'échelle du paysage, pendant l'été, ils sélectionnaient, évitaient ou utilisaient de manière aléatoire les zones arbustives, mais les choisissaient à l'échelle des déplacements. Les habitats rocheux étaient sélectionnés soit à l'échelle du paysage, soit à l'échelle des déplacements. Si la sélection de l'habitat variait dans le temps pendant l'été à grande échelle, les bouquetins prenaient des décisions constantes à l'échelle des déplacements. En ce qui concerne la

protection thermique, nous avons observé une tendance à éviter les pentes exposées au nord à grande échelle pendant la période de pâturage. **Cependant**, à l'échelle des déplacements, les pentes exposées au nord étaient soit évitées avant la période de pâturage, soit sélectionnées à mesure que les températures augmentaient plus tard au cours de cette période, certainement en raison de la protection thermique qu'elles offrent.

Nous avons mis en évidence moins de différences dans la sélection des habitats par les moutons entre les deux échelles géographiques, probablement parce que leurs domaines de vie reflétaient encore les choix des bergers visant à optimiser l'utilisation des parcelles de pâturage. On observe toutefois, à grande échelle, une tendance à éviter les pentes exposées au nord, tandis qu'à l'échelle des pas, ces habitats sont sélectionnés. Ce résultat montre un comportement similaire entre les moutons et les bouquetins mâles, qui sélectionnent à grande échelle des habitats présentant une végétation plus abondante et des quantités de neige plus faibles, **et, à l'échelle des pas, des habitats offrant une couverture thermique.**

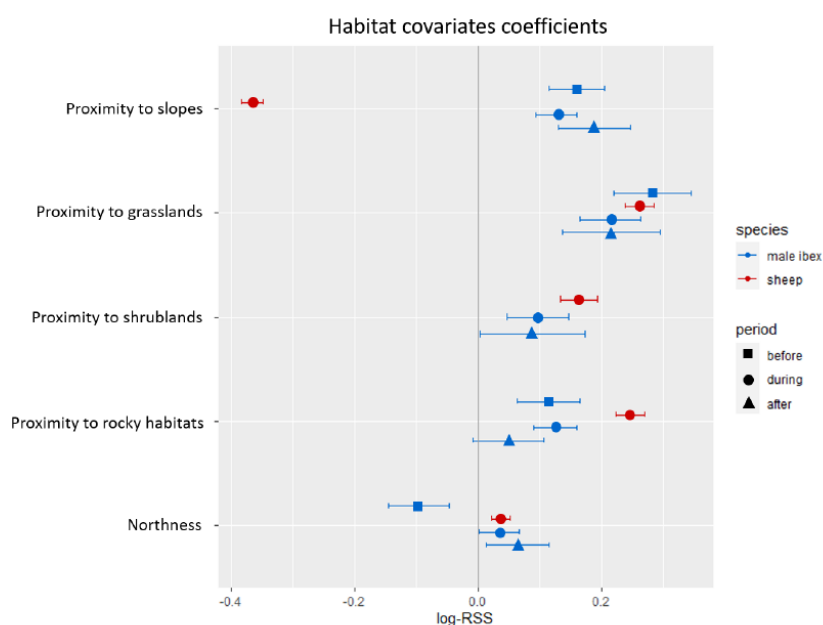


Figure 5 : Coefficients des covariables environnementales issus des modèles de sélection d'habitat chez les bouquetins mâles et les moutons. Les barres d'erreur représentent les intervalles de confiance à 95%

3.2.2. Influence de la pression de pâturage des moutons sur les pas des bouquetins ($H_{resource}$)

Les modèles incluant la covariable « pression de pâturage » ont été mieux validés que les modèles de référence avant ($\chi^2 = 8,36$, $df = 1$, $p = 0,004$) et pendant la période de pâturage ($\chi^2 = 70,01$, $df = 1$, $p < 0,001$), mais pas après la période de pâturage ($\chi^2 = 2,17$, $df = 1$, $p = 0,141$). **Avant la période de pâturage, les bouquetins mâles choisissaient des parcelles qui ont ensuite été intensément pâturées par les moutons au cours de la période de pâturage** ($\beta_{\text{pression de pâturage}} = 0,045$; IC à 95% = $[0,018 ; 0,071]$). **En revanche**, les bouquetins mâles évitaient systématiquement les zones intensivement utilisées par les moutons pendant la période de pâturage ($\beta_{\text{pression de pâturage}} = -0,293$; IC à 95% = $[-0,386 ; -0,200]$), soit 6,5 fois plus que celles choisies auparavant.

Pour mieux comprendre nos résultats, nous avons examiné les types de végétation présents sur les parcelles broutées, en sélectionnant les pixels broutés dont la valeur de pression de

pâturage était supérieure à la pression de pâturage moyenne (Fig. 6). Les parcelles broutées au-delà de la moyenne sont composées à 50% d'habitats rocheux, ce qui concorde avec la forte préférence des moutons pour les habitats rocheux, tant à l'échelle des pas qu'à l'échelle du domaine vital.

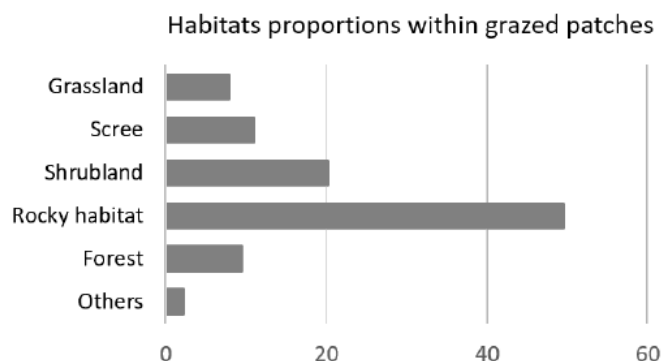


Figure 6 : Pourcentages de chaque type d'habitat dans les parcelles soumises à un pâturage supérieur à la moyenne

Étant donné que les bouquetins mâles sélectionnaient des parcelles qui allaient être broutées par les moutons avant l'arrivée des troupeaux, et que ces parcelles étaient principalement constituées de ressources fourragères (les habitats rocheux, les zones arbustives, les éboulis et les prairies sont associés à des ressources fourragères), nous pouvons supposer que les bouquetins mâles se nourrissaient sur ces parcelles qui allaient être broutées par les moutons avant leur arrivée.

Pendant la période de pâturage, les bouquetins mâles ont sélectionné des habitats rocheux tant à grande qu'à petite échelle, mais ont évité les parcelles pâturées, ce qui semble constituer une réponse à l'utilisation des parcelles de nourrissage par les moutons (que ce soit en raison de la présence des moutons ou des effets induits par ceux-ci sur les parcelles pâturées). Après la période de pâturage, les modèles de référence ont montré que les bouquetins mâles privilégiaient fortement les prairies et, dans une moindre mesure, les zones arbustives, ainsi que les habitats rocheux (les $IC_{95\%}$ incluant de manière marginale un $\log(RSS)$ égal à 0 (Fig. 5) ; toutefois, la covariable « habitats rocheux » reste sélectionnée par comparaison AIC dans tous les modèles de référence alternatifs (Tableau II), ce qui confirme une influence significative des habitats rocheux sur la sélection de l'habitat des bouquetins mâles après la période de pâturage). **Cependant, les parcelles qui avaient été broutées par les moutons n'étaient pas sélectionnées par les bouquetins mâles une fois les troupeaux partis, mais plutôt utilisées de manière aléatoire, même si ces parcelles étaient constituées à 77% d'habitats rocheux, de zones arbustives et de prairies.** Ce résultat suggère une réaction des bouquetins mâles aux changements induits par les moutons sur les parcelles broutées, ce qui pourrait être corrélé à l'épuisement des ressources.

3.2.3. Influence de la distance par rapport au troupeau le plus proche sur les déplacements des bouquetins ($H_{interference}$)

Nous avons testé le modèle de sélection de l'habitat des bouquetins mâles pendant la période de pâturage, en ajoutant au modèle de base la covariable « distance par rapport au troupeau le plus proche », avec différents seuils de distance. **Nous avons constaté que 390 mètres**

constituaient le seuil optimal pour que la distance par rapport au troupeau le plus proche devienne une covariable expliquant mieux la sélection de l'habitat (Fig. 7). Cela signifie que l'influence de la présence d'un troupeau peut se faire sentir dans les 390 premiers mètres à partir de celui-ci, mais pas au-delà de ce seuil de distance.

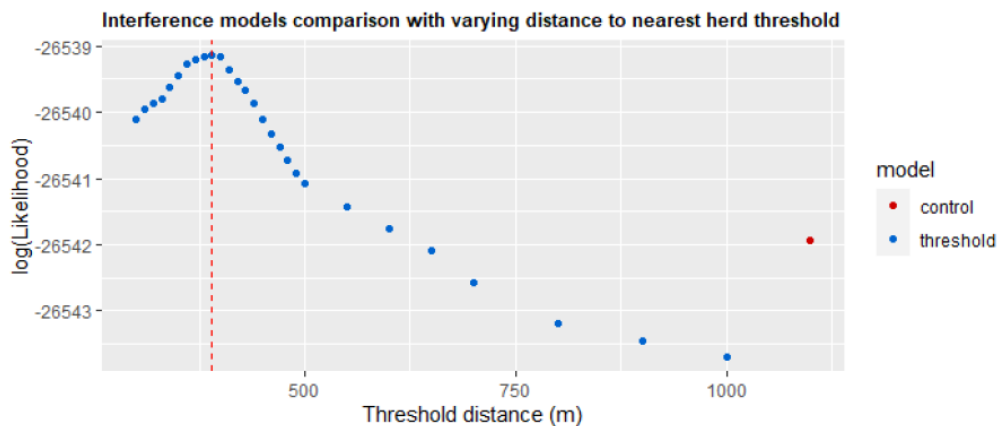


Figure 7 : Évolution des valeurs du logarithme de la vraisemblance (log(vraisemblance)) en fonction de la distance seuil par rapport au troupeau le plus proche, pour différents modèles de sélection d'habitat des bouquetins mâles pendant la période de pâturage, à partir du modèle de référence. Le point rouge indique la valeur du logarithme de la vraisemblance (log(vraisemblance)) obtenue en considérant la distance par rapport au troupeau le plus proche sans aucune transformation. La ligne pointillée indique la valeur maximale du logarithme de la vraisemblance (log(vraisemblance)), correspondant au modèle avec un seuil de 390 mètres

L'ajout de la covariable « distance au troupeau le plus proche » (avec un seuil de 390 mètres) a considérablement amélioré le modèle précédent, qui prenait en compte les covariables de bases relatives aux types d'habitat et la pression de pâturage ($\chi^2 = 4,530$, $df = 1$, $p = 0,033$). Les coefficients de Pearson entre les deux covariables liées aux troupeaux de moutons étaient proches de 0 ($r = -0,1$ et $r < 0,001$ lorsque les données étaient limitées aux dix premiers jours d'activité pastorale), c'est-à-dire qu'aucun problème de colinéarité n'était à craindre en considérant ces deux variables dans le même modèle.

La distance par rapport au troupeau le plus proche présentait un $\log(RSS)$ positif, indiquant ainsi une sélection de pas (en dessous du seuil de 390 mètres) situés loin du troupeau le plus proche ($\beta_{\text{distance par rapport au troupeau le plus proche}} = 0,038$; $IC_{95\%} = [0,001 ; 0,0742]$). Lorsqu'ils se trouvaient en sympatrie avec des moutons, les bouquetins mâles présentaient un comportement d'évitement des troupeaux de moutons, effectuant des déplacements qui les éloignaient du troupeau le plus proche s'ils se trouvaient à moins de 390 mètres de celui-ci. Ce résultat ne peut s'expliquer par un éventuel évitement des habitats composant les parcelles utilisées par les moutons, car ceux-ci paissaient principalement sur des habitats rocheux qui étaient sélectionnés par les bouquetins mâles tant à grande qu'à petite échelle pendant la période de pâturage.

Étant donné que le comportement d'évitement des troupeaux de moutons par les bouquetins mâles se produisait dans les 390 premiers mètres, nous avons actualisé le chevauchement entre le domaine vital estival des bouquetins mâles et celui des moutons, en prenant en compte une zone tampon de 390 mètres autour du domaine vital des moutons. Alors que le chevauchement de surface était initialement de 43% (Fig. 3), il est passé à 79% en tenant

compte de cette zone tampon. Cela signifie que l'influence des moutons sur les bouquetins mâles peut se manifester sur 79% de la superficie de leur aire de répartition estivale.

4. DISCUSSION

4.1. Sélection de l'habitat et chevauchement des surfaces

L'analyse à grande échelle de la sélection de l'habitat des deux concurrents supposés, le bouquetin des Alpes et le mouton domestique, est une condition préalable avant d'évaluer si la concurrence interspécifique est en jeu. En considérant les domaines vitaux statiques pendant la période de pâturage, nous avons observé que les femelles de bouquetin, les mâles de bouquetin et les troupeaux de moutons se chevauchaient largement dans l'espace, avec un chevauchement plus important pour les mâles de bouquetin que pour les femelles (43% contre 26%, respectivement). Le chevauchement dynamique à une échelle plus fine a confirmé cette observation, et les bouquetins mâles présentaient toujours un chevauchement des domaines vitaux avec les moutons plus important que celui des femelles. En examinant les habitats sélectionnés dans les domaines vitaux, nous avons constaté que les moutons et les bouquetins mâles avaient une sélection similaire. Ce résultat avait déjà été observé dans les montagnes transhimalayennes entre les moutons/chèvres et les bouquetins, où ils utilisaient les mêmes propriétés d'habitat en termes d'altitude et de distance par rapport aux falaises (Bagchi et al., 2004). **Cependant**, cette distance par rapport aux terrains de fuite ou aux pentes raides s'est avérée différente entre les deux espèces dans notre étude, que ce soit à grande ou à petite échelle. **En effet**, la fonctionnalité des pentes raides est associée à la couverture du risque de prédation pour les bouquetins (Bhatnagar et al., 1999) comme pour les ongulés sauvages de montagne en général : ils peuvent se déplacer plus facilement dans ces habitats que leurs prédateurs, réduisant ainsi la probabilité de rencontres et d'attaques (Frid, 1997). **Cependant**, les moutons ne sont pas aussi habitués que les bouquetins aux terrains escarpés, car ils vivent dans des zones clôturées et plates pendant le reste de l'année.

De plus, la conduite pastorale des bergers évite les terrains escarpés pour réduire les risques de chute, et les moutons ne sont pas totalement libres de leurs mouvements, ce qui explique probablement l'évitement des pentes raides par les moutons, à la fois à grande et à petite échelle.

La sélection du domaine vital des bouquetins femelles dans la zone d'étude s'est avérée différente de celle des bouquetins mâles et des moutons, à bien des égards. **En effet**, les bouquetins femelles ont choisi des habitats présentant une altitude, des pentes et une proportion d'éboulis plus élevées. Dans le même temps, elles évitaient les habitats de ressources comme les zones arbustives et les prairies, et choisissaient les habitats rocheux et les éboulis, certainement pour les ressources alimentaires qu'ils fournissaient, même si leur biomasse était plus faible. Une sélection maximale des pentes raides a été observée autour du 10 juin, ce qui correspond au pic de naissance des bouquetins dans la zone d'étude. L'évitement décroissant des prairies tout au long de la période de pâturage peut représenter leur changement progressif de sélection de l'habitat au fur et à mesure que la progéniture grandit et est moins sensible à la prédation, retournant vers les habitats de recherche de nourriture (Grignolio et al., 2007b). La ségrégation sexuelle observée dans l'espace est une caractéristique commune de cette espèce sexuellement dimorphe, et peut être expliquée par l'hypothèse stratégie de reproduction - risque de prédation durant cette période (Main et al., 1996). **En effet**, les mâles et les femelles poursuivent des stratégies différentes pour

maximiser leur succès reproductif, les femelles maximisant la survie de leur progéniture, et les mâles maximisant leur condition corporelle pour se préparer à la période du rut (Grignolio et al., 2007a). Cela se traduit par la sélection par la femelle d'habitats plus sûrs, même s'ils contiennent moins de ressources, et par la sélection par le mâle d'habitats de recherche de nourriture, même s'ils présentent un risque de prédation perçu plus élevé. Comme les moutons n'ont pas à faire face au compromis nourriture/couverture, puisqu'ils sont conduits à l'intérieur de parcelles de recherche de nourriture et gardés par des chiens, ils peuvent plutôt sélectionner des types d'habitats similaires à ceux des bouquetins mâles, que ce soit à grande ou à petite échelle.

Notre hypothèse H_0 est donc globalement soutenue, puisque les bouquetins et les moutons mâles sympatriques ont sélectionné presque les mêmes types d'habitats pendant la période de pâturage, et que ces habitats se chevauchent dans l'espace. **Cependant**, nous n'avons évalué que deux des n dimensions structurant une niche écologique, à savoir les types d'habitat et l'espace, et nous ne pouvons pas conclure à un chevauchement global des niches. Une étude plus approfondie pourrait quantifier le chevauchement observé afin de rendre notre résultat comparable à d'autres études, en utilisant par exemple l'indice de Pianka qui mesure un chevauchement de niche parmi plusieurs habitats de ressources, en considérant la proportion des deux espèces de chaque ressource utilisée par rapport aux ressources totales (Pianka, 1973).

4.2. Compétition interspécifique

L'établissement d'un lien entre la présence du mouton domestique et son influence sur l'environnement et les covariables de l'habitat qui pourraient influencer la sélection de l'habitat du bouquetin est la principale méthode utilisée dans cette étude pour étudier la compétition interspécifique. L'utilisation des iSSF nous a donné l'opportunité de comprendre les mécanismes qui sous-tendent leur utilisation de l'espace, et la réponse potentielle des bouquetins à la présence des moutons à une échelle fine.

Nos résultats **soutiennent** l'hypothèse d'une compétition pour les ressources (H_{resource}), car les bouquetins mâles se nourrissent dans les futurs pâturages et évitent ces pâturages en raison de la présence ou de l'impact des moutons sur les habitats de recherche de nourriture. **En outre**, nos résultats pourraient suggérer une réponse à long terme de la sélection de l'habitat des bouquetins mâles aux changements induits par les moutons dans les parcelles pâturées. **Cependant**, des informations supplémentaires sont nécessaires pour tester l'hypothèse de l'épuisement des ressources par les moutons. Des résultats contrastés ont été révélés concernant l'influence des troupeaux de moutons sur la végétation des pâturages alpins. Dans les prairies des Alpes Françaises et les habitats d'arbustes bas soumis au pâturage, aucune preuve d'un effet négatif du pâturage sur les tendances de verdissement n'a été révélée (Carlson et al., 2017). **En revanche**, dans les Pyrénées Espagnoles, Gartzia et al. (2016) ont observé une diminution de la biomasse et du verdissement des prairies lorsque les taux de chargement du bétail étaient élevés, contre une augmentation de la biomasse et du verdissement des prairies lorsque les taux de chargement du bétail étaient faibles. À l'échelle régionale et à long terme, cette influence positive du pâturage du bétail a été confirmée dans le parc national français des Écrins, mais les valeurs NDVI (indice de végétation par différence normalisée) ont diminué pendant la période de pâturage à l'échelle locale et à court terme (Corona Lozada, 2018). Une importante capacité de repousse de la végétation a été

remarquée dans certaines unités pastorales. **Ainsi**, l'effet du pâturage domestique sur la végétation peut dépendre du taux de chargement du bétail et des échelles spatiales et temporelles d'investigation. **Ici, nous avons détecté que les bouquetins évitent les parcelles pâturées à une échelle temporelle courte seulement (pendant l'activité pastorale) et à une échelle de pas fine, changeant leur comportement de sélection une fois que les troupeaux sont arrivés.** Nous pouvons émettre l'hypothèse d'une diminution des ressources causée par le pâturage domestique, mais une analyse plus approfondie devrait se concentrer sur les impacts du pâturage ovin sur la végétation dans cette zone d'étude, afin de vérifier l'origine de l'évitement des parcelles pâturées. **Plus encore, une telle analyse serait essentielle pour évaluer l'impact du pâturage domestique sur les écosystèmes alpins, car le surpâturage pourrait contribuer à la perte de biodiversité alpine** (EFESE, 2018).

En ce qui concerne l'hypothèse de compétition par interférence $H_{interference}$, nous avons constaté un **comportement d'évitement** instantané des bouquetins mâles lorsqu'ils se trouvent à proximité (c'est-à-dire <390 mètres) des troupeaux. La présence de troupeaux comprend des bergers, des chiens de troupeau et de garde en plus des moutons, **donc l'évitement comportemental des bouquetins peut être considéré comme un évitement de l'activité pastorale dans son ensemble.** **De la même manière**, les chamois étaient plus susceptibles de se rapprocher des rochers (c'est-à-dire du terrain de fuite) lorsque le bétail le plus proche était proche, et surtout s'ils étaient accompagnés d'un chien (Chirichella et al., 2013). **De plus**, notre résultat sur l'évitement des troupeaux de moutons par les bouquetins est quantitatif, puisque nous avons trouvé que 390 mètres était le seuil de distance expliquant le mieux la sélection de l'habitat du pas des bouquetins, liée à la présence de troupeaux. Ce résultat est important pour la gestion et la conservation de la faune sauvage, lorsqu'il s'agit par exemple de définir les limites des aires protégées, car l'activité pastorale située en bordure de celles-ci peut avoir des conséquences à l'intérieur des aires protégées. **De plus, cette distance seuil de 390 mètres augmente la zone globale d'influence du mouton sur le bouquetin, et conduit à seulement ~20% du domaine vital estival du bouquetin totalement exempt de perturbation par les troupeaux de moutons.**

4.3. Perspectives

Nous avons détecté dans cette étude un évitement comportemental en réponse à la compétition interspécifique, et une probable compétition pour les ressources des bouquetins mâles. L'évaluation de la dynamique des populations à long terme en cas de compétition interspécifique est importante pour les questions de conservation (Rüttimann et al., 2007), car la compétition interspécifique, et en particulier la compétition pour les ressources, peut avoir des conséquences négatives sur l'aptitude des concurrents inférieurs (Vavra et al., 1999). La saison de croissance des plantes, qui correspond également aux périodes très exigeantes sur le plan énergétique de la fin de la gestation et de la lactation pour les ongulés femelles (Grignolio et al., 2007b), s'est avérée être une période clé pour le succès reproductif, la reconstitution des réserves corporelles **après un goulot d'étranglement nutritionnel saisonnier**, la croissance juvénile et la survie chez de nombreuses espèces (Pettorelli et al., 2007). Ferretti et al. (2015) ont montré que l'utilisation des prairies par les cerfs rouges réintroduits affectait la disponibilité et la qualité de la nourriture des chamois femelles des Apennins tout au long de l'été-automne, affectant négativement la survie hivernale des chevreux. **Nous n'avons trouvé aucune preuve de compétition entre les bouquetins femelles**

et les moutons dans cette étude (résultats de l'iSSF non montrés), mais le petit nombre de femelles suivies ($n = 5$) par rapport aux mâles ($n = 19$) ne nous permet pas de conclure. Nous encourageons donc des analyses plus approfondies afin d'étudier les conséquences de la compétition inter-spécifique entre le bétail et le bouquetin sur la condition physique du bouquetin. Une telle étude pourrait être réalisée dans notre zone d'étude, car des données sont disponibles sur la population de bouquetins étudiée, telles que des données sur la survie, la reproduction et la masse corporelle (voir par exemple Toïgo et al., 2007). **En outre**, des mesures sur le terrain seraient nécessaires pour identifier la disponibilité des ressources à l'intérieur et à l'extérieur des parcelles pâturées par les moutons et les ressources utilisées par les bouquetins à l'intérieur et à l'extérieur de ces parcelles, afin d'évaluer l'utilisation potentielle par les bouquetins de ressources sous-optimales.

Le fait que les bouquetins mâles n'évitent pas les parcelles pâturées en l'absence des troupeaux soulève la question de la transmission des maladies et de son impact sur la condition physique des bouquetins, indépendamment de la compétition interspécifique. **En effet**, l'utilisation aléatoire des parcelles pâturées après le départ des troupeaux en automne peut augmenter la probabilité de transmission de pathogènes, ainsi que la sélection de ces parcelles l'année suivante au printemps, avant l'arrivée des troupeaux. Les cas documentés de brucellose dans le Bargy (Garin-Bastuji et al., 2014) ou de **lymphadénite caséuse** dans le parc national des Écrins ont montré que la transmission d'agents pathogènes entre ongulés sauvages et domestiques peut avoir des conséquences sur la santé humaine et la conservation de la faune. Cette question de la transmission des pathogènes n'a pas été traitée dans cette étude, mais elle fait l'objet d'une autre étude en cours.

Pour une analyse plus approfondie, il serait intéressant d'étudier l'influence des habitats sur les déplacements des bouquetins, car les iSSF constituent un outil puissant pour étudier cet aspect de leur écologie spatiale. Les études sur les déplacements pourraient également fournir des connaissances précieuses sur la compétition interspécifique, en indiquant si les bouquetins effectuent des pas rapides et droits ou des mouvements plutôt lents et tortueux lorsqu'ils se trouvent à proximité de troupeaux ou de parcelles pâturées. **En fait**, les habitats qui fournissent des ressources ou une protection sont susceptibles d'être sélectionnés par un animal, et les mouvements dans ces habitats devraient être lents et tortueux, tandis que les habitats associés à un risque de prédation plus élevé sont susceptibles d'être évités, couplés à des mouvements rapides et directs afin de réduire l'exposition au risque (Dickie et al., 2019).

Le temps pouvant être considéré comme une dimension de niche écologique (Carothers et al., 1984), il convient d'étudier l'hypothèse d'un partage du temps entre les troupeaux de moutons et les bouquetins. **En effet**, les espèces peuvent réduire les effets des interactions en décalant dans le temps leurs activités quotidiennes. On a constaté que les espèces dominantes de grande taille induisaient un décalage des activités diurnes des espèces plus petites dans des points d'eau au Zimbabwe, ce qui suggère que les coûts liés à la compétition par interférence sont liés au partage du temps plutôt qu'à l'acquisition des ressources elle-même (Valeix et al., 2007). Étant donné que les troupeaux de moutons sont gardés à l'intérieur de parcs de nuit, et que les bouquetins présentent un schéma d'activité bimodal avec un maximum d'activité à l'aube et au crépuscule (Fox et al., 1992), nous nous attendions à ce que les bouquetins sélectionnent les parcelles de pâturage domestique pendant leurs pics d'activité si les troupeaux ne sont pas en dehors des parcs. Nous avons utilisé les heures de

l'aube et du crépuscule en interaction avec des covariables environnementales liées aux moutons dans notre étude, mais cette approche n'a pas été concluante. **En fait**, pour une analyse plus poussée, il serait plus judicieux de prendre en compte les données d'activité des bouquetins (qui ont été enregistrées en plus des localisations GPS), car leur pic d'activité pourrait coïncider soit avec les catégories de jour, soit avec celles de nuit, telles que définies avec les heures de l'aube et du crépuscule. **En outre**, les heures d'entrée et de sortie des troupeaux de moutons des parcs devraient être écrites pour chaque jour d'activité pastorale afin de prendre en compte ce paramètre.

5. CONCLUSION

Dans cette étude, nous avons cherché à étudier les réponses potentielles en termes de sélection d'habitat du bouquetin des Alpes (*Capra ibex*) à la présence de troupeaux de moutons pendant la période de pâturage estival dans le massif de Belledonne (Alpes Françaises). Grâce aux données de relocalisation GPS obtenues à la fois sur les bouquetins et les moutons domestiques, nous avons pu étudier à grande et fine échelle leur sélection d'habitat, ainsi que la réponse des bouquetins à la présence des moutons et les effets sur leur environnement.

En plus de fournir des connaissances précieuses sur la sélection de l'habitat des moutons et des bouquetins, nous avons mis en lumière les processus de compétition interspécifique influençant les décisions des bouquetins à l'échelle du pas. Si les bouquetins femelles ne présentaient pas un fort potentiel de compétition directe avec les troupeaux domestiques, on a néanmoins constaté que les bouquetins mâles étaient influencés par la présence de moutons. Ils ont évité de faire des pas qui les rapprocheraient des troupeaux, mettant ainsi en évidence un comportement d'évitement des troupeaux, des troupeaux de moutons et des chiens. **L'évitement à court terme des parcelles pâturées suggère un appauvrissement des ressources par le pâturage domestique, mais des analyses complémentaires devraient être menées pour vérifier l'origine de cet évitement.**

Ces résultats améliorent nos connaissances sur la niche réalisée par les bouquetins lorsqu'ils vivent en sympatrie avec des troupeaux de moutons. Des analyses plus poussées afin de relier ces résultats à la transmission potentielle d'agents pathogènes et à la diminution de la valeur adaptative sont nécessaires pour conclure sur les décisions de gestion et de conservation de la faune. En plus de fournir des résultats sur la compétition interspécifique, nous avons cherché dans cette étude à développer une nouvelle méthode pour tester cette question, en incluant deux covariables environnementales liées aux moutons dans l'analyse de sélection de l'habitat. L'intégration à la fois des ongulés sauvages et du bétail domestique a rarement été réalisée auparavant, et permet d'étudier à une échelle fine les processus qui sous-tendent leurs interactions. **En outre**, le suivi des troupeaux domestiques peut fournir des connaissances précieuses sur leurs effets sur les écosystèmes Alpains, et les cartes de pression de pâturage dérivées de cette étude pourraient être utilisées pour la gestion de la biodiversité, par exemple pour évaluer les impacts du pâturage sur la végétation Alpine ou l'avifaune.

References

- Avgar, T., Potts, J.R., Lewis, M.A. & Boyce, M.S. (2016). Integrated step selection analysis: bridging the gap between resource selection and animal movement. *Methods in Ecology and Evolution*, **7**, 619–630. doi:10.1111/2041-210x.12528.
- Bagchi, S., Mishra, C. & Bhatnagar, Y.V. (2004). Conflicts between traditional pastoralism and conservation of Himalayan ibex (*Capra sibirica*) in the Trans-Himalayan mountains. *Animal Conservation*, **7**, 121–128. doi:10.1017/s1367943003001148.
- Basset, A. (1995). Body Size-Related Coexistence: An Approach Through Allometric Constraints on Home-Range Use. *Ecology*, **76**, 1027–1035. doi:10.2307/1940913.
- Bhatnagar, Y.V., Rawat, S.G., Johnsingh, A.J.T. & Stüwe, M. (1999). Ecological separation between ibex and resident livestock in a Trans-Himalayan protected area. *Grassland Ecology and Management in Protected Areas of Nepal*, **3**, 70–84.
- Bjørneraas, K., Moorter, B.V., Rolandsen, C.M. & Herfindal, I. (2010). Screening Global Positioning System Location Data for Errors Using Animal Movement Characteristics. *Journal of Wildlife Management*, **74**, 1361–1366. doi:10.2193/2009-405.
- Brown, N.A., Ruckstuhl, K.E., Donelon, S. & Corbett, C. (2010). Changes in vigilance, grazing behaviour and spatial distribution of bighorn sheep due to cattle presence in Sheep River Provincial Park, Alberta. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **135**, 226–231. doi:10.1016/j.agee.2009.10.001.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002). *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Second edition.* Springer, New York, USA.
- Burt, W.H. (1943). Territoriality and Home Range Concepts as Applied to Mammals. *Journal of Mammalogy*, **24**, 346. doi:10.2307/1374834.
- Calenge, C. (2006). The package adehabitat for the R software: tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling*, **197**, 1035.
- Carlson, B.Z., Corona, M.C., Dentant, C., Bonet, R., Thuiller, W. & Choler, P. (2017). Observed long-term greening of alpine vegetation—a case study in the French Alps. *Environmental Research Letters*, **12**, 114006. doi:10.1088/1748-9326/aa84bd.
- Carothers, J.H., Jakšić, F.M. & Jakšić, F.M. (1984). Time as a Niche Difference: The Role of Interference Competition. *Oikos*, **42**, 403. doi:10.2307/3544413.
- Case, T.J. & Gilpin, M.E. (1974). Interference Competition and Niche Theory. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **71**, 3073–3077. doi:10.1073/pnas.71.8.3073.

- Chaikina, N.A. & Ruckstuhl, K.E. (2006). The Effect of Cattle Grazing on Native Ungulates: The Good, the Bad, and the Ugly. *Rangelands*, **28**, 8–14. doi:10.2111/1551-501x(2006)28[8:teocgo]2.0.co;2.
- Chauveau, V. (2021). Migration partielle chez le Bouquetins des Alpes : Phénologie et connectivité migratoire. Rapport de stage M2, OFB.
- Chirichella, R., Ciuti, S. & Apollonio, M. (2013). Effects of livestock and non-native mouflon on use of high-elevation pastures by Alpine chamois. *Mammalian Biology*, **78**, 344–350. doi:10.1016/j.mambio.2013.04.005.
- Corona Lozada, M. (2018). *Télédétection appliquée à l'étude de l'effet de la variabilité climatique et de la gestion pastorale sur la productivité et la phénologie végétale des prairies supra-forestières*. Ph.D. thesis, Université Grenoble Alpes.
- Dickie, M., McNay, S.R., Sutherland, G.D., Cody, M. & Avgar, T. (2019). Corridors or risk? Movement along, and use of, linear features varies predictably among large mammal predator and prey species. *Journal of Animal Ecology*, **89**, 623–634. doi:10.1111/1365-2656.13130.
- Dirnböck, T., Essl, F. & Rabitsch, W. (2011). Disproportional risk for habitat loss of high-altitude endemic species under climate change. *Global Change Biology*, **17**, 990–996. doi:10.1111/j.1365-2486.2010.02266.x.
- Duchesne, T., Fortin, D. & Courbin, N. (2010). Mixed conditional logistic regression for habitat selection studies. *Journal of Animal Ecology*, **79**, 548–555. doi:https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01670.x.
- EFSE (2018). Evaluation Française des Ecosystèmes et des Services Ecosystémiques, les écosystèmes rocheux et de haute-montagne français. , Ministère de la Transition Ecologique.
- Ferretti, F., Corazza, M., Campana, I., Pietrocini, V., Brunetti, C., Scornavacca, D. & Lovari, S. (2015). Competition between wild herbivores: reintroduced red deer and Apennine chamois. *Behavioral Ecology*, **26**, 550–559. doi:10.1093/beheco/aru226.
- Fieberg, J., Signer, J., Smith, B. & Avgar, T. (2021). A ‘How to’ guide for interpreting parameters in habitat-selection analyses. *Journal of Animal Ecology*, **90**, 1027–1043. doi:10.1111/1365-2656.13441.
- Filippa, G., Cremonese, E., Galvagno, M., Isabellon, M., Bayle, A., Choler, P., Carlson, B.Z., Gabellani, S., di Cella, U.M. & Migliavacca, M. (2019). Climatic Drivers of Greening Trends in the Alps. *Remote Sensing*, **11**, 2527. doi:10.3390/rs11212527.
- Fortin, D., Beyer, H.L., Boyce, M.S., Smith, D.W., Duchesne, T. & Mao, J.S. (2005). Wolves influence elk movements: behavior shapes a trophic cascade in Yellowstone National Park. *Ecology*, **86**, 1320–1330. doi:10.1890/04-0953.

- Fox, J.L., Sinha, S.P. & Chundawat, R.S. (1992). Activity Patterns and Habitat Use of Ibex in the Himalaya Mountains of India. *Journal of Mammalogy*, **73**, 527–534. doi:10.2307/1382018.
- Frid, A. (1997). Vigilance by female Dall's sheep: interactions between predation risk factors. *Animal Behaviour*, **53**, 799–808. doi:10.1006/anbe.1996.0345.
- García-Martínez, A., Olaizola, A. & Bernués, A. (2009). Trajectories of evolution and drivers of change in European mountain cattle farming systems. *Animal*, **3**, 152–165. doi:10.1017/s1751731108003297.
- Garin-Bastuji, B., Hars, J., Drapeau, A., Cherfa, M.A., Game, Y., Horgne, J.M.L., Rautureau, S., Maucci, E., Pasquier, J.J., Jay, M. & Mick, V. (2014). Reemergence of *Brucella melitensis* Infection in Wildlife, France. *Emerging Infectious Diseases*, **20**, 1570–1571. doi:10.3201/eid2009.131517.
- Gartzia, M., Pérez-Cabello, F., Bueno, C.G. & Alados, C.L. (2016). Physiognomic and physiologic changes in mountain grasslands in response to environmental and anthropogenic factors. *Applied Geography*, **66**, 1–11. doi:10.1016/j.apgeog.2015.11.007.
- Grignolio, S., Rossi, I., Bassano, B. & Apollonio, M. (2007a). Predation Risk as a Factor Affecting Sexual Segregation in Alpine Ibex. *Journal of Mammalogy*, **88**, 1488–1497. doi:10.1644/06-mamm-a-351r.1.
- Grignolio, S., Rossi, I., Bertolotto, E., Bassano, B. & Apollonio, M. (2007b). Influence of the Kid on Space Use and Habitat Selection of Female Alpine Ibex. *Journal of Wildlife Management*, **71**, 713–719. doi:10.2193/2005-675.
- Hardin, G. (1960). The Competitive Exclusion Principle. *Science*, **131**, 1292–1297. doi:10.1126/science.131.3409.1292.
- Herfindal, I., Tremblay, J.P., Hansen, B.B., Solberg, E.J., Heim, M. & Sæther, B.E. (2009). Scale dependency and functional response in moose habitat selection. *Ecography*, **32**, 849–859. doi:10.1111/j.1600-0587.2009.05783.x.
- Hofmann, R.R. (1989). Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia*, **78**, 443–457. doi:10.1007/bf00378733.
- Horne, J.S., Garton, E.O., Krone, S.M. & Lewis, J.S. (2007). Analyzing animal movements using brownian bridges. *Ecology*, **88**, 2354–2363. doi:10.1890/06-0957.1.
- Hutchinson, G.E. (1957). Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, **22**, 415–427. doi:10.1101/sqb.1957.022.01.039.

- IPCC (2018). Impacts of 1.5°C Global Warming on Natural and Human Systems. , Hoegh-Guldberg, O., Jacob, D., Taylor, M., Bindi, M., Brown, S., Camilloni, I., Diedhiou, A., Djalante, R., Ebi, K.L., Engelbrecht, F., Guiot, J., Hijikata, Y., Mehrotra, S., Payne, A., Seneviratne, S.I., Thomas, A., Warren, R. Zhou, G.
- Johnson, D.H. (1980). The Comparison of Usage and Availability Measurements for Evaluating Resource Preference. *Ecology*, **61**, 65–71. doi:10.2307/1937156.
- Loison, A., Toïgo, C. & Gaillard, J.M. (2003). Large herbivores in European alpine ecosystems: current status and challenges for the future. *Alpine biodiversity in Europe*, pp. 351–366. Springer.
- Lomolino, M.V. (2001). Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography*, **10**, 3–13. doi:10.1046/j.1466-822x.2001.00229.x.
- MacArthur, R. & Levins, R. (1967). The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. *The American Naturalist*, **101**, 377–385. doi:10.1086/282505.
- Madhusudan, M.D. (2004). Recovery of wild large herbivores following livestock decline in a tropical Indian wildlife reserve. *Journal of Applied Ecology*, **41**, 858–869. doi:10.1111/j.0021-8901.2004.00950.x.
- Main, M.B., Weckerly, F.W. & Bleich, V.C. (1996). Sexual Segregation in Ungulates: New Directions for Research. *Journal of Mammalogy*, **77**, 449–461. doi:10.2307/1382821.
- Mason, T.H., Stephens, P.A., Apollonio, M. & Willis, S.G. (2014). Predicting potential responses to future climate in an alpine ungulate: interspecific interactions exceed climate effects. *Global Change Biology*, **20**, 3872–3882. doi:10.1111/gcb.12641.
- Mattiello, S., Redaelli, W., Carenzi, C. & Crimella, C. (2002). Effect of dairy cattle husbandry on behavioural patterns of red deer (*Cervus elaphus*) in the Italian Alps. *Applied Animal Behaviour Science*, **79**, 299–310. doi:10.1016/s0168-1591(02)00123-5.
- McNaughton, S.J. (1979). Grazing as an Optimization Process: Grass-Ungulate Relationships in the Serengeti. *The American Naturalist*, **113**, 691–703. doi:10.1086/283426.
- Meuret, M. (2010). *Un savoir-faire de bergers*. Educari éditions, Quae éditions.
- Muff, S., Signer, J. & Fieberg, J. (2019). 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. doi:10.1111/1365-2656.13087.
- Mysterud, A. (2000). Diet overlap among ruminants in Fennoscandia. *Oecologia*, **124**, 130–137. doi:10.1007/s004420050032.

- Pettorelli, N., Pelletier, F., von Hardenberg, A., Festa-Bianchet, M. & Côté, S.D. (2007). Early onset of vegetation growth vs. rapid green-up: Impacts on juvenile mountain ungulates. *Ecology*, **88**, 381–390. doi:10.1890/06-0875.
- Pianka, E.R. (1973). The Structure of Lizard Communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **4**, 53–74. doi:10.1146/annurev.es.04.110173.000413.
- Ripple, W.J., Beschta, R.L., Fortin, J.K. & Robbins, C.T. (2013). Trophic cascades from wolves to grizzly bears in Yellowstone. *Journal of Animal Ecology*, **83**, 223–233. doi:10.1111/1365-2656.12123.
- Rüttimann, S., Giacometti, M. & McElligott, A.G. (2007). Effect of domestic sheep on chamois activity, distribution and abundance on sub-alpine pastures. *European Journal of Wildlife Research*, **54**, 110–116. doi:10.1007/s10344-007-0118-y.
- Sanz, T. & Villaret, J.C. (2018). *Catalogue des végétations de l'Isère. Classification phytosociologique et phytosociologique avec clés de détermination*. Conservatoire botanique national alpin, Ministère de la Transition écologique et solidaire.
- Schoener, T.W. (1983). Field Experiments on Interspecific Competition. *The American Naturalist*, **122**, 240–285.
- Signer, J., Fieberg, J. & Avgar, T. (2017). Estimating utilization distributions from fitted step-selection functions. *Ecosphere*, **8**, e01771. doi:https://doi.org/10.1002/ecs2.1771.
- Signer, J., Fieberg, J. & Avgar, T. (2019). Animal movement tools (amt): R package for managing tracking data and conducting habitat selection analyses. *Ecology and Evolution*, **9**, 880–890. doi:10.1002/ece3.4823.
- Smit, C. & Putman, R. (2011). Large herbivores as ‘environmental engineers’. *Ungulate Management in Europe* (eds. R. Putman, M. Apollonio & R. Andersen), pp. 260–283. Cambridge University Press.
- Staaland, H., Holand, O., Nellemann, C. & Smith, M. (1998). Time scale for forest regrowth: abandoned grazing and agricultural areas in southern Norway. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, **27**, 456–460.
- Thurfjell, H., Ciuti, S. & Boyce, M.S. (2014). Applications of step-selection functions in ecology and conservation. *Movement Ecology*, **2**. doi:10.1186/2051-3933-2-4.
- Toïgo, C., Gaillard, J.M., Festa-Bianchet, M., Largo, E., Michallet, J. & Maillard, D. (2007). Sex- and age-specific survival of the highly dimorphic Alpine ibex: evidence for a conservative life-history tactic. *Journal of Animal Ecology*, **76**, 679–686. doi:10.1111/j.1365-2656.2007.01254.x.
- Valeix, M., Chamaillé-Jammes, S. & Fritz, H. (2007). Interference competition and temporal niche shifts: elephants and herbivore communities at waterholes. *Oecologia*, **153**, 739–748. doi:10.1007/s00442-007-0764-5.

- Vavra, M., Willis, M.J. & Sheehy, D.P. (1999). Livestock-Big Game Relationships: Conflicts and Compatibilities. *Grazing behavior of livestock and wildlife*, **70**, 130–136.
- Villaret, J.C., Bon, R. & Rivet, A. (1997). Sexual Segregation of Habitat by the Alpine Ibex in the French Alps. *Journal of Mammalogy*, **78**, 1273–1281. doi:10.2307/1383070.
- Wehn, S. (2009). A map-based method for exploring responses to different levels of grazing pressure at the landscape scale. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **129**, 177–181. doi:10.1016/j.agee.2008.08.009.
- Winkle, W.V. (1975). Comparison of Several Probabilistic Home-Range Models. *The Journal of Wildlife Management*, **39**, 118. doi:10.2307/3800474.