Modèles de migration saisonnière et domaine vital du chevreuil (*Capreolus capreolus*) le long d'un gradient altitudinal dans le sud de la Norvège

J. Zool., Lond. (1999) **247**, 479–486 © 1999 The Zoological Society of London Printed in the United Kingdom

Seasonal migration pattern and home range of roe deer (*Capreolus capreolus*) in an altitudinal gradient in southern Norway

Atle Mysterud
Department of Biology, Division of Zoology, University of Oslo, P.O. Box 1050, Blindern, N-0316 Oslo, Norway.
E-mail: atle.mysterud@bio.uio.no

(Accepted 22 July 1998)

Résumé
Les schémas de migration saisonnière et le domaine vital des chevreuils (*Capreolus capreolus*) équipés d'un collier émetteur ont été étudiés à Lier, en Norvège, une région caractérisée par un gradient altitudinal prononcé et une faible densité de population de chevreuils. Les chevreuils ont suivi le schéma habituel des cervidés des zones tempérées, migrant vers des altitudes plus basses pendant l'hiver. La taille du domaine vital estival augmentait avec l'altitude, et seule une faible proportion d'individus possédait un domaine vital à haute altitude. Il en ressort que ces zones de haute altitude étaient probablement de moindre qualité. La migration printanière avait lieu plus tardivement chez les chevreuils dont le domaine vital estival se situait à haute altitude. La proportion de femelles sédentaires (30,0%) était inférieure à celle des mâles (61,5%), et davantage de femelles (30,0%) que de mâles (0%) effectuaient des migrations sur de longues distances (>10 km). Cela corrobore une hypothèse antérieure selon laquelle les schémas de migration des chevreuils sont également influencés par des facteurs sociaux.

Mots-clés : *Capreolus capreolus*, migration, domaine vital, altitude

INTRODUCTION

La migration saisonnière des grands herbivores peut constituer une stratégie visant à améliorer l'accès à des zones où la nourriture est abondante et de bonne qualité, et/ou à réduire le risque de prédation (Fryxell & Sinclair, 1988). En règle générale, les cervidés migrateurs des régions tempérées choisissent une aire d'été en haute altitude et une aire d'hiver en basse altitude (cerf wapiti, *Cervus elaphus canadensis* : Brazda, 1953 ; cerf élaphe, *Cervus e. elaphus* : Atzler, 1984 ; Albon & Langvatn, 1992 ; orignal, *Alces alces* : LeResche, 1974 ; Pullainen, 1974 ; chevreuil commun, *Capreolus capreolus* : Robin, 1975 ; Mysterud, Bjornsen & Ostbye, 1997 ; chevreuil de Sibérie, *Capreolus pygargus* : Danilkin, 1996 ; cerf à queue noire, *Odocoileus hemionus* : Loft, Menke & Burton, 1984 ; Schoen & Kirchhoff, 1985). Il est généralement admis que la migration vers les basses altitudes en automne et au début de l'hiver constitue une stratégie visant à trouver des zones d'hivernage où la neige est peu

profonde (Nelson, 1995), car l'augmentation de l'épaisseur de la neige réduit l'accès au fourrage, accroît les efforts de locomotion (Parker, Robbins & Hanley, 1984) et rend les chevreuils plus vulnérables à la prédation (Cederlund & Lindström, 1983).

Le **mécanisme** expliquant la migration ascendante qui s'ensuit au printemps est toutefois moins clair. Albon & Langvatn (1992) ont constaté qu'à l'automne, les cerfs élaphes dont les aires de répartition estivales (côtières) se situaient à haute altitude étaient plus lourds que ceux dont les aires de répartition estivales se situaient à basse altitude. Cela suggérait que la migration ascendante résulte de la disponibilité d'une nourriture de meilleure qualité en haute altitude, ce qu'ils avaient en partie démontré. **Cependant**, Hjeljord (1997) a récemment rapporté que les élans (de l'intérieur des terres) vivant à basse altitude étaient plus lourds que ceux vivant à haute altitude à l'automne. De toute évidence, la relation entre la qualité des aires de répartition, l'altitude et les schémas de migration des cervidés nécessite des études plus approfondies.

L'épaisseur de la neige n'est peut-être pas le seul facteur influençant les schémas de migration des cervidés. Il a été rapporté que les femelles du cerf de Virginie migraient plus loin que les mâles dans certaines populations (Nelson & Mech, 1981 ; Nixon et al., 1991), et Wahlström & Liberg (1995*a*) ont découvert que seules les femelles du chevreuil migraient (<4 km) au sein de deux populations à forte densité en Suède. On peut supposer que l'épaisseur de la neige induit des schémas de migration similaires chez les mâles et les femelles, du moins chez le chevreuil, chez lequel le dimorphisme de taille est minime (Loison et al., 1999). La migration était particulièrement marquée chez les femelles sans petits à charge (Wahlström & Liberg, 1995*a*), ce qui exclut également l'hypothèse selon laquelle la migration sur de longues distances des femelles servirait à protéger leurs petits, qui rencontrent manifestement davantage de difficultés dans la neige profonde. Ces deux espèces forment toutefois de petits groupes familiaux pendant l'hiver, lorsque le risque de prédation est élevé (Nelson & Mech, 1981 ; Wahlström & Liberg, 1995*a*). **L'hypothèse actuelle** pour expliquer ce schéma est donc que les jeunes femelles, qui se dispersent souvent dès l'âge d'un an (Wahlström & Liberg, 1995*a,b*), reviennent dans l'aire de répartition de leur mère afin de minimiser le risque de prédation en rejoignant un groupe familial, tandis que les mâles qui se dispersent sont plus dominants et capables de rejoindre un groupe sur leur nouveau lieu de vie (Nelson & Mech, 1981 ; Wahlström & Liberg, 1995*a*). **Cependant**, Bjar et al. (1991) ont constaté que, dans une population de densité moyenne à Ostfold, en Norvège, les femelles avaient tendance à rester sédentaires plus souvent que les mâles. Ce phénomène peut s'expliquer par le fait que la taille des groupes en hiver augmentait et que la fréquence d'observation de chevreuils solitaires diminuait à mesure que la densité augmentait (Vincent et al., 1995).

Les informations détaillées sur les **schémas de migration**, telles que la fréquence des migrateurs ainsi que la distance et la durée de la migration, restent limitées en ce qui concerne le chevreuil Européen (Danilkin, 1996), et aucune étude basée sur la radiotélémétrie n'a encore été menée dans des zones présentant un gradient altitudinal prononcé (voir Bjar et al., 1991 et Wahlström & Liberg, 1995*a* pour des études en terrain plat). Je présente ici des données sur les schémas de migration saisonnière et le domaine vital de chevreuils équipés de colliers radioélectriques, issus d'une population à faible densité du sud-est de la Norvège, dans une zone présentant un gradient altitudinal prononcé. Je vérifie si la migration vers les

hauteurs au printemps est due à une meilleure qualité des aires de répartition estivales en altitude (Albon & Langvatn, 1992) ou non (Hjeljord, 1997) en comparant la taille des aires de répartition estivales à différentes altitudes. Je vérifie si (Wahlström & Liberg, 1995*a*) ou non (Bjar et al., 1991) la fréquence des migrateurs est plus élevée chez les femelles que chez les mâles, et si le moment de la migration varie en fonction du sexe, de la distance de migration ou de l'altitude de l'aire de répartition estivale. Je vérifie également si l'utilisation interne de l'aire de répartition des chevreuils diffère selon la saison et le sexe.

Zone d'étude

La zone d'étude est située dans la vallée de Lier, au sud de la Norvège (entre 59° 45' et 60° 00' N et 10° 05' et 10° 20' E). Le relief y est extrêmement vallonné. À grande échelle, le relief s'élève depuis le lac Holsforden, situé à 63 m au-dessus du niveau de la mer, jusqu'à plus de 600 m d'altitude, à une distance de 1,5 à 2,5 km du lac (Fig. 1). On observe ensuite un plateau forestier de haute altitude s'étendant sur 5 à 20 km jusqu'à la vallée suivante. L'épaisseur de la neige est généralement plus importante et plus persistante en haute altitude. La majeure partie de la zone est boisée et située dans la région boréonémorale (Abrahamsen et al., 1977). La végétation est variée. Au fond de la vallée, sur des sols plus riches, la forêt de feuillus prédomine, entrecoupée de petits champs cultivés (Kjostvedt, Mysterud & Ostbye, 1998). Dans la forêt de feuillus, des espèces telles que l'aulne cendré (*Alnus incana*) et le merisier des oiseaux (*Prunus padus*) prédominent, mêlées à l'orme glabre (*Ulmus glabra*) et au tilleul à feuilles cordées (*Tilia cordata*) sur les sites les plus riches. Au-dessus de 200 à 250 m d'altitude, la végétation est dominée par l'épicéa commun (*Picea abies*), mêlé au pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) sur les sites plus secs et moins fertiles. L'abondance des plantes herbacées est généralement plus élevée dans les types de forêts les plus riches, situées principalement au fond de la vallée, que sur les sites plus secs et moins fertiles en haute altitude (Mysterud, 1998*a*). La forêt fait l'objet d'une gestion commerciale. La densité hivernale de chevreuils est d'environ 3 à 5 individus pour 100 ha (Mysterud, 1993). On trouve également dans la zone d'étude le renard roux (*Vulpes vulpes*) et, occasionnellement, le lynx (*Felis lynx*).

MATERIEL et METHODES

Au cours de quatre hivers consécutifs (février-mars) entre 1994 et 1997, 41 chevreuils au total ont été capturés à l'aide de pièges à cage ou de filets tombants, puis équipés de colliers émetteurs (émetteurs Televilt Int., TXE-3). Chaque individu a été suivi par triangulation environ une fois par semaine pendant un an ; par la suite, ils ont été contrôlés à des intervalles plus irréguliers afin de vérifier s'ils avaient modifié leur schéma de migration. En été comme en hiver, des périodes de suivi plus intensif ont été menées, avec des localisations radio obtenues à un intervalle moyen de 18 heures (à partir de 10 h) du 1er au 25 mars (1995-1997) et du 1er au 25 juillet (1994-1997 ; ci-après dénommés respectivement « aire de répartition hivernale » et « aire de répartition estivale »). Il convient de noter que les tailles des domaines de vie pour juillet 1994-1996 ont déjà été présentées dans Mysterud (1998*b*), mais uniquement dans le cadre d'une analyse des différences sexuelles concernant la taille du domaine de vie estival. Il convient également de noter qu'un mâle et une femelle ont été suivis du 1er au 25 juin 1995 avec le même intervalle de 18 heures entre les observations, mais que les tailles de leurs domaines de vie étaient similaires en juin et juillet 1995.



Fig. 1. Localisation de la zone d'étude dans la vallée de Lier, en Norvège

Les tailles des aires de répartition ont été estimées à l'aide de la méthode du polygone convexe minimal (MCP-100) (Mohr, 1947), la méthode MCP « peeled » (MCP-95), excluant 5% des observations les plus éloignées de la moyenne harmonique (Schoener, 1981), et la méthode du noyau (Worton, 1989) avec l'isoligne à 90% (Andreassen et al., 1993). Le logiciel RANGES IVm a été utilisé pour tous les calculs. L'autocorrélation a été calculée à l'aide de l'indice de Schoener (Schoener, 1981 ; Swihart & Slade, 1985). Le domaine vital a été défini comme la zone qu'un animal utilise au cours d'une période donnée (Andreassen et al., 1993), et l'autocorrélation comme un indicateur des déplacements à l'intérieur de ce domaine vital (voir Hansteen, Andreassen & Ims, 1997).

Un niveau d'autocorrélation élevé par rapport à un niveau faible indique qu'un animal se déplace moins ou de manière moins directionnelle par rapport à la taille de son domaine vital au cours de la période donnée. L'analyse initiale ayant révélé une certaine autocorrélation, j'ai utilisé, pour l'analyse ultérieure, des estimations de la taille du domaine vital issues de méthodes robustes à cet égard (voir ci-dessus). J'ai procédé ainsi plutôt que d'allonger l'intervalle entre les observations, car l'autocorrélation ne diminue pas beaucoup au-delà d'une certaine limite (Hansteen et al., 1997) et parce que des études comparables ont utilisé une fenêtre temporelle encore plus courte (par exemple 6 h chez Tufto, Andersen & Linnell, 1996).

J'ai considéré qu'un animal avait **migré** si ses aires de répartition estivale et hivernale ne se chevauchaient pas (MCP-95) et s'il ne restait pas dans son aire de répartition estivale pour l'hiver suivant (c'est-à-dire s'il retournait dans son aire de répartition hivernale, par opposition à une dispersion sans retour). **Par conséquent**, seules les données relatives aux individus suivis pendant au moins un été et un hiver après leur capture ont été incluses.

La distance de migration a été définie comme la distance entre les centres des domaines vitaux (moyenne harmonique). La date de migration au printemps et à l'automne correspondait à la semaine au cours de laquelle l'animal est arrivé respectivement dans son aire de répartition estivale et hivernale. Les altitudes ont été relevées sur des cartes (échelle 1:5 000) au niveau des centres des domaines vitaux et à l'emplacement des positions hebdomadaires enregistrées pour l'analyse des schémas de migration. Seuls les animaux adultes (âgés de 2 ans) ont été pris en compte dans les analyses, sauf pour les statistiques descriptives relatives au domaine vital.

Analyses statistiques

La variation de la taille du domaine vital (estimations MCP-95, transformées logarithmiquement), le moment de la migration (numéro de semaine) et l'autocorrélation (indice de Schoener) ont été analysés à l'aide de modèles ANCOVA dans le logiciel statistique S-Plus (Venables & Ripley, 1994). La validité des hypothèses de linéarité, d'homogénéité de la variance et des valeurs d'influence statistiquement définies (D de Cook ; Venables & Ripley, 1994) a été vérifiée pour les modèles. La fréquence des migrateurs sédentaires, à courte et à longue distance a été analysée à l'aide du test du chi carré d'adéquation (Bhattacharya & Johnsen, 1977).

RESULTATS

Altitude

À Lier, les chevreuils ont été observés en moyenne à des altitudes plus élevées en été qu'en hiver, ce qui s'explique en partie par le fait qu'ils occupent une plage d'altitudes plus large en été qu'en hiver (Fig. 2). Seuls 15,4% ($n = 13$) des mâles et 11,1% ($n = 9$) des femelles avaient le centre d'activité de leur domaine vital estival situé au-dessus de 300 m (Fig. 3), bien que les zones de haute altitude aient constitué une grande partie de la zone d'étude (Fig. 1).

Tableau 1. Taille des domaines de vie des chevreuils à Lier, dans le sud de la Norvège, en mars (1995 ± 1997) et en juillet (1994 ± 1997), estimée à l'aide de la méthode du polygone convexe minimal (MCP-100), du MCP « pelé » (excluant les 5% d'observations les plus éloignées de la moyenne harmonique, MCP-95), ainsi que par la méthode du noyau utilisant l'isocline à 90% (Kernel-90). Toutes les estimations sont exprimées sous forme de moyennes en ha (± SE). L'autocorrélation est mesurée à l'aide de l'indice de Schöner (voir Méthodes). La classe d'âge des juvéniles (juv) correspond à 9 mois en mars et à environ 1 an en juillet. Les adultes (ad) ont au moins 2 ans

Sex	Age	*n*	Period	MCP-100	MCP-95	Kernel-90	Autocorrelation
Males	ad	13	March	51.7 (6.7)	40.4 (6.4)	58.6 (10.4)	1.2 (0.2)
Males	ad	13	July	217.7 (84.4)	102.4 (22.9)	134.1 (29.3)	1.7 (0.1)
Males	juv	2	March	66.8 (30.9)	48.2 (17.5)	43.4 (11.7)	1.3 (0.3)
Males	juv	2	July	164.3 (66.5)	92.2 (2.0)	101.7 (34.7)	1.7 (0.5)
Females	ad	10	March	46.0 (13.4)	32.4 (8.4)	40.1 (9.5)	1.6 (0.1)
Females	ad	9	July	91.6 (40.2)	46.8 (12.2)	67.4 (21.6)	1.5 (0.2)
Females	juv	2	March	52.3 (0.5)	32.1 (0.6)	38.2 (2.5)	2.0 (0.7)
Females	juv	2	July	87.1 (5.4)	82.2 (7.7)	85.7 (7.2)	1.8 (0.1)

Tableau 2. Proportion (et nombre absolu) d'individus sédentaires, effectuant des déplacements de courte distance (<10 km) et de longue distance (≥10 km) parmi les 23 chevreuils équipés d'un collier émetteur dans la vallée de Lier, au sud de la Norvège, entre 1994 et 1997

Sex	*n*	Stationary	Short distance migration	Long distance migration
Females	10	30.0% (3)	40.0% (4)	30.0% (3)
Males	13	61.5% (8)	38.5% (5)	0

Domaine vital

Les statistiques descriptives relatives à la taille des domaines vitaux et à l'autocorrélation sont présentées dans le Tableau 1. **En été**, la taille des domaines vitaux des chevreuils adultes augmentait avec l'altitude (Fig. 3 ; ANCOVA ; $n = 22$; $F = 20{,}761$; $P = 0{,}000$), et celle des mâles était supérieure à celle des femelles ($F = 9{,}480$; $P = 0{,}006$; voir Mysterud, 1998*b*). Il n'y avait pas d'interaction entre le sexe et l'altitude ($F = 2{,}020$; $P = 0{,}172$), c'est-à-dire que l'effet de l'altitude était similaire chez les mâles et les femelles. L'autocorrélation n'était pas significativement influencée par la saison (ANCOVA ; $n = 45$; $F = 3{,}258$; $P = 0{,}079$), le sexe ($F = 0{,}004$; $P = 0{,}952$) ni par la taille du domaine vital ($F = 1{,}036$; $P = 0{,}315$). **Cependant**, une interaction a été observée entre la saison et la taille du domaine vital ($F = 4{,}839$; $P = 0{,}034$), c'est-à-dire que l'autocorrélation augmentait avec l'augmentation de la taille du domaine vital uniquement en hiver. On a également observé une interaction entre la saison et le sexe ($F = 4{,}560$; $P = 0{,}039$), c'est-à-dire que le degré d'autocorrélation était nettement plus élevé en hiver qu'en été, mais uniquement chez les mâles. Il n'y avait pas d'interaction entre la taille du domaine vital et le sexe ($F = 0{,}109$; $P = 0{,}744$). La suppression d'une valeur aberrante définie statistiquement, présentant une valeur D de Cook élevée, n'a pas eu d'incidence notable sur aucun facteur.

Fréquence et distances de migration

La proportion d'individus sédentaires, de migrateurs sur de courtes distances (< 10 km) et de migrateurs sur de longues distances (> 10 km) différait de manière significative entre les sexes (Tableau 2 ; test d'adéquation ; $n = 23$; d.f. = 2 ; $\chi^2 = 8{,}218$; $P = 0{,}016$) ; **moins** de femelles étaient sédentaires et **aucun** mâle n'était un migrateur sur de longues distances. La distance moyenne de migration des mâles et des femelles était respectivement de 3,8 km (intervalle : 2,5-7,1 km) et de 12,4 km (intervalle : 0,7-45,7 km). Une femelle adulte (probablement âgée de 2 ans) s'est déplacée de 84 km et est restée dans la nouvelle zone. Une autre femelle adulte s'est installée dans un territoire estival situé à 18,1 km du site de piégeage hivernal après avoir parcouru au moins 40 km. Elle a été victime de braconnage dans cette nouvelle zone avant que je n'aie pu déterminer s'il s'agissait d'une dispersion ou d'une migration.

Tous les animaux **sédentaires** sont restés sédentaires au cours des années suivantes (trois et deux mâles ont été suivis respectivement pendant 2 et 3 ans ; une et trois femelles ont été suivies respectivement pendant 2 et 3 ans), tandis que deux chevreuils sont passés d'un mode de vie migratoire à un mode de vie sédentaire (un mâle suivi pendant 2 ans ; une femelle suivie pendant 3 ans). Trois chevreuils ont conservé leur stratégie migratoire (deux femelles suivies respectivement pendant 2 et 3 ans ; un mâle suivi pendant 3 ans).

Un mâle (âgé de 2 ans) a changé à la fois d'aire de répartition estivale et hivernale avant d'être abattu (à l'âge de 3 ans).

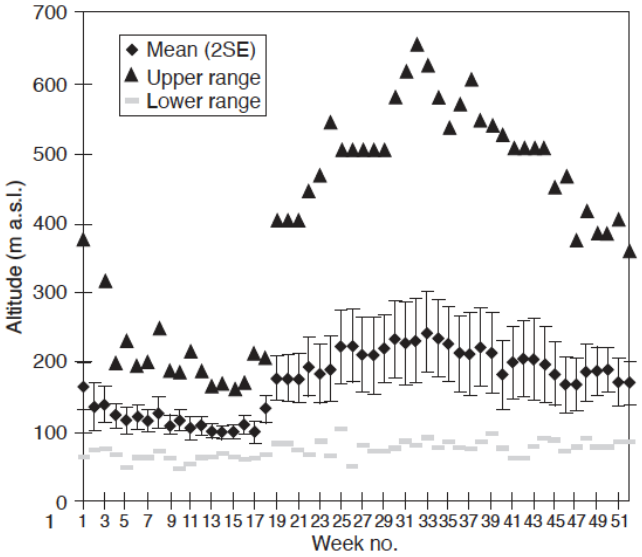


Fig. 2. Utilisation saisonnière d'un gradient altitudinal dans la vallée de Lier, en Norvège, par 22 chevreuils équipés d'un collier émetteur, 1994-1997

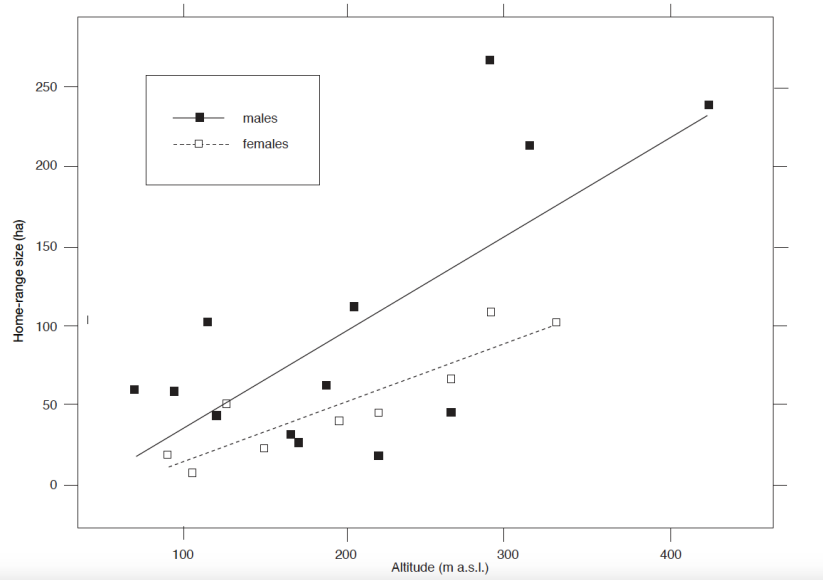


Fig. 3. Taille du domaine vital (estimations MCP-95) des chevreuils en fonction de l'altitude dans la vallée de Lier, en Norvège, durant les étés 1994 à 1997. À noter que la taille du domaine vital a été transformée en logarithmes avant l'analyse

Période de migration

La période de migration **printanière** s'étendait de la première semaine d'avril à la première semaine de juin, avec une moyenne à la première semaine de mai. Les migrations printanières avaient lieu plus tardivement chez les animaux dont les aires de répartition estivales se situaient à haute altitude que chez ceux dont les aires de répartition estivales se situaient à basse altitude (Fig. 4 ; ANCOVA ; $n = 12$; $F = 15{,}882$; $P = 0{,}007$), tandis que ni le sexe ($F = 3{,}120$; $P = 0{,}128$) ni la distance de migration ($F = 0{,}493$; $P = 0{,}509$) n'ont influencé la période de migration printanière, pas plus que l'une des interactions ($P > 0{,}1$).

La période de migration **automnale** s'étendait de la première semaine de septembre à la troisième semaine de janvier, avec une date moyenne fixée à la troisième semaine de novembre. La plupart des chevreuils migraient bien avant l'apparition d'un manteau neigeux

permanent, mais les derniers animaux migraient généralement lorsque l'épaisseur de la neige en haute altitude dépassait 50 cm. Les mâles avaient tendance à migrer **plus tôt** que les femelles (ANCOVA ; $n = 12$; $F = 5{,}157$; $P = 0{,}064$). Les mâles et les femelles migraient en moyenne, respectivement, la dernière semaine d'octobre et la première semaine de décembre. Ni l'altitude des aires de répartition estivales ($F = 0{,}414$; $P = 0{,}544$) ni les distances de migration ($F = 0{,}493$; $P = 0{,}509$) n'ont eu d'effet sur la période des migrations d'automne, et il n'y a pas eu non plus d'interactions entre ces facteurs ($P > 0{,}5$).

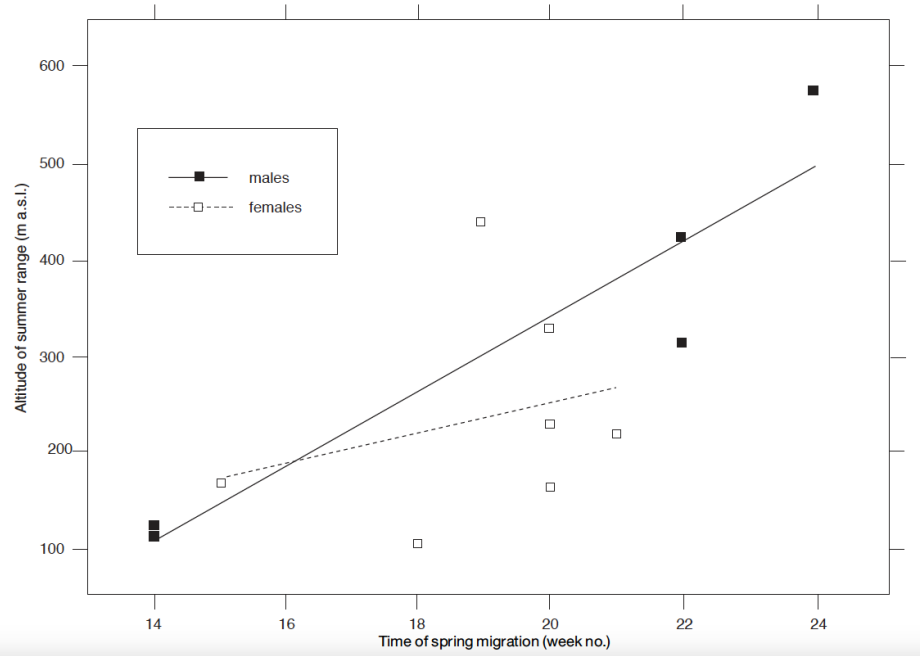


Fig. 4. Période de migration des chevreuils dans la vallée de Lier, en Norvège, au printemps 1994-1997

DISCUSSION

À Lier, les chevreuils avaient, en moyenne, des aires de répartition estivales situées à une altitude plus élevée que leurs aires de répartition hivernales (Fig. 2), ce qui correspond au schéma typique des cervidés des zones tempérées qui migrent. **Cependant**, l'étendue importante des aires de répartition estivales en haute altitude (Fig. 3 ; voir Loft et al., 1984 pour un résultat similaire concernant le cerf à queue noire) vient étayer l'hypothèse selon laquelle ces zones présentent une faible qualité pour les chevreuils, car la taille de leur aire de répartition estivale reflète les niveaux de ressources disponibles (Wahlström & Kjellander, 1995 ; Tufto et al., 1996). Ceci est en outre corroboré par la faible proportion d'animaux migrant vers les hautes altitudes. Pourquoi alors se déplacer vers les hautes altitudes en été ? Une **autre hypothèse** possible est que l'utilisation des hautes altitudes résulte d'une sélection de l'habitat dépendante de la densité (par exemple, Fretwell & Lucas, 1970 ; Rosenzweig, 1981). Les hautes et basses altitudes peuvent offrir une valeur sélective équivalente, même si la qualité de l'aire de répartition varie, dès lors que la densité des chevreuils est également plus faible en haute altitude. Il se peut également que les individus subdominants soient repoussés vers les hautes altitudes par les individus dominants. Il n'existe à l'heure actuelle aucune donnée concluante permettant de distinguer ces deux hypothèses, bien que Wahlström & Kjellander (1995) aient constaté que, à l'échelle du paysage, les chevreuils femelles suivaient une distribution « idéale » sur un terrain plat en Suède.

Sans surprise, les chevreuils dont les aires de répartition estivales se situaient en haute altitude sont arrivés plus tard que ceux qui migraient vers un territoire situé en basse altitude (Fig. 4). Il a été suggéré que les mâles chevreuils devraient arriver dans leur aire de répartition estivale dès que possible afin de prendre l'avantage dans la compétition pour un territoire (Johansson, 1996), mais je n'ai trouvé aucune preuve que le sexe influence le moment de la migration printanière à Lier. **Cependant**, seuls deux mâles situés à basse altitude étaient migrateurs, et tous deux sont arrivés dans leur aire de répartition estivale avant les femelles (Fig. 4). Il est donc possible que la concurrence pour les territoires soit faible en haute altitude.

Aucun mâle n'a migré sur plus de 10 km, alors que 30% des femelles l'ont fait. Ces femelles ont migré beaucoup plus loin que ne le laissaient présager les gradients locaux de profondeur de neige, ce qui corrobore l'hypothèse selon laquelle les schémas de migration contrastés des chevreuils mâles et femelles sont liés à leur organisation sociale (Wahlström & Liberg, 1995*a*). Ce résultat était d'autant plus intéressant qu'il s'agissait d'une population à faible densité, une condition dans laquelle la taille des groupes en hiver est généralement réduite et où une forte proportion de femelles vit en solitaire (Vincent et al., 1995). Plusieurs femelles ont été régulièrement, voire systématiquement, observées seules à Lier, ce qui suggère que d'autres facteurs que la vie en groupe, tels que la connaissance du territoire (Wahlström, 1995), pourraient jouer un rôle. On ignore à l'heure actuelle s'il existe des différences entre les sexes en matière de capacités spatiales (par exemple, Gaulin & FitzGerald, 1986) chez les chevreuils, ou si ce phénomène pourrait agir de concert avec d'autres facteurs.

La distance moyenne de migration des femelles (12,4 km) à Lier était environ 10 fois supérieure à celle observée dans les deux zones à forte densité en Suède (Wahlström & Liberg, 1995*a*), mais les estimations se rapprochaient davantage de celles de la zone à densité moyenne d'Ostfold, en Norvège (10,6 et 6,6 km pour les femelles et les mâles, respectivement ; à noter toutefois que les distances inférieures à 2 km étaient considérées comme indiquant une sédentarité ; Bar et al., 1991). **Cependant**, la fréquence des femelles migratrices était plus élevée dans cette étude (respectivement 70% et 39% pour les femelles et les mâles, contre 32% et 57% à Ostfold, Bjar et al., 1991). Une femelle exceptionnelle de cette étude a migré sur 45,7 km pendant trois années consécutives, accompagnée d'un petit la première année et de deux petits les deux années suivantes. Cederlund (1982) a également signalé une femelle accompagnée d'un petit ayant migré sur 40 km, tandis que Cederlund & Liberg (1995) ont fait état d'une femelle solitaire ayant migré sur 70 km. La dispersion sur de longues distances, comme celle de la femelle ayant parcouru 84 km dans cette étude, est courante dans les populations à très faible densité de la partie la plus septentrionale de la Scandinavie, où la dispersion atteignait en moyenne 120 km chez 17 jeunes d'un an (Wahlström & Liberg, 1995*b*).

Le mode d'utilisation du domaine vital des chevreuils à Lier variait selon les saisons chez les mâles, mais pas chez les femelles ; l'autocorrélation était nettement plus élevée chez les mâles en hiver qu'en été. Cela est logique puisque les mâles défendent un territoire en été (Strandgaard, 1972 ; Johansson, 1996), tandis que l'utilisation du domaine vital par les femelles reflète probablement leur comportement alimentaire tant en été qu'en hiver. L'autocorrélation augmentait avec la taille du domaine vital en hiver, mais pas en été. Cela suggère que les mâles disposant de vastes domaines vitaux étaient capables de patrouiller leur territoire aussi fréquemment que ceux dont le domaine vital était plus restreint, du moins sur

une période de 18 heures. **Par conséquent**, l'autocorrélation, en tant que mesure de l'utilisation interne du domaine vital (Hansteen et al., 1997), s'avère prometteuse.

REFERENCES

Abrahamsen, J., Jacobsen, N. K., Kalliola, R., Dahl, E., Wilborg, L. & Påhlsson, L. (1977). Naturgeografisk regioninndeling av Norden. *Nord. Utredn. Ser. B* **34**: 1–135.

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

Andreassen, H. P., Ims, R. A., Stenseth, N. C. & Yoccoz, N. G. (1993). Investigating space use by means of radiotelemetry and other methods: a methodological guide. In *The biology of lemmings*: 589–618. Stenseth, N. C. & Ims, R. A. (Eds). London: The Linnean Society of London.

Atzler, R. (1984). Nahrungsangebot und wanderverhalten von Rothirschen in den Ammgauer Bergen. Z. *Jagdwiss*. **30**: 73–81.

Bhattacharyya, G. K. & Johnson, R. A. (1977). *Statistical concepts and methods*. New York: John Wiley.

Bjar, G., Selås, V., Lund, L. O. & Hjeljord, O. (1991). Movements and home range dynamics of roe deer, *Capreolus capreolus* L. in southeastern Norway. *Fauna norv. Ser.* A **12**: 12–18.

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

Cederlund, G. (1982). Mobility response of roe deer (*Capreolus capreolus*) to snow depth in a boreal habitat. *Swed. Wildl. Res.* **12**: 37–68.

Cederlund, G. & Liberg, O. (1995). *Rådjuret. Viltet, ekologin och jakten*. Solna: Svenska Jägareförbundet. (In Swedish.)

Cederlund, G. & Lindström, E. (1983). Effects of severe winters and fox predation on roe deer mortality. *Acta Theriol.* **287**: 129–145.

Danilkin, A. A. (1996). *Behavioural ecology of Siberian and European roe deer*. London: Chapman & Hall.

Fretwell, S. D. & Lucas, H. L. (1970). On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical development. *Acta Biotheor.* **19**: 16–36.

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

Gaulin, S. J. C. & FitzGerald, R. W. (1986). Sex differences in spatial ability: an evolutionary hypothesis and test. *Am. Nat.* **127**: 74–88.

Hansteen, T. L., Andreassen, H. P. & Ims, R. A. (1997). Effects of spatiotemporal scale on autocorrelation and home range estimators. *J. Wildl. Manage.* **61**: 280–290.

Hjeljord, O. (1997). *Moose (**Alces alces**) habitat quality – an empirical approach*. PhD thesis, Agricultural University of Norway, Ås.

Johansson, A. (1996). *Territorial dynamics and marking behaviour of male roe deer*. PhD thesis, University of Stockholm

Kjøstvedt, J. H., Mysterud, A. & Østbye, E. (1998). Roe deer *Capreolus capreolus* use of agricultural crops during winter in the Lier valley in Norway. *Wildl. Biol.* **4**: 23–31.

LeResche, R. E. (1974). Moose migrations in North America. *Nat. Can.* **101**: 393–415.

Loft, E. R., Menke, J. W. & Burton, T. S. 1984. Seasonal movements and summer habitats of female black-tailed deer. *J. Wildl. Manage.* **48**: 1317–1325.

Loison, A., Gaillard, J-M., Pelabon, C. & Yoccoz, N. G. (1999). What factors shape sexual size dimorphism in ungulates? *Evol. Ecol. Res*. (in press).

Mohr, C. O. (1947). Table of equivalent populations of North American small mammals. *Am. Midl. Nat.* **37**: 223–249.

Mysterud, A. (1993). *Rådyrets (**Capreolus capreolus**) liggeplasser og leieatferd om vinteren*. MSc thesis, University of Oslo. (In Norwegian.)

Mysterud, A. (1998*a*). *Habitat selection by roe deer relative to resource distribution and spatiotemporal scale*. PhD thesis, University of Oslo.

Mysterud, A. (1998*b*). Large male territories in a low density population of roe deer *Capreolus capreolus* with small female home ranges. *Wildl. Biol*. **4**: 231–235.

Mysterud, A., Bjørnsen, B. H. & Østbye, E. (1997). Effects of snow depth on food and habitat selection by roe deer *Capreolus capreolus* in an altitudinal gradient in south-central Norway. *Wildl. Biol.* **3**: 27–33.
Nelson, M. E. (1995). Winter range arrival and departure of white-tailed deer in northeastern Minnesota. *Can. J. Zool.* **73**: 1069–1076.
Nelson, M. E. & Mech, L. D. (1981). Deer social organization and wolf predation in northeastern Minnesota. *Wildl. Monogr.* **77**: 1–53.
Nixon, C. M., Hansen, L. P., Brewer, P. A. & Chelsvig, J. E. (1991). Ecology of white-tailed deer in an intensively farmed region of Illinois. *Wildl. Monogr.* **118**: 1–77.
Parker, K. L., Robbins, C. T. & Hanley, T. A. (1984). Energy expenditure for locomotion by mule deer and elk. *J. Wildl. Manage.* **48**: 474–488.
Pullainen, E. (1974). Seasonal movements of moose in Europe. *Nat. Can.* **101**: 379–392.
Robin, K. (1975). Räumliche Verschiebungen von markierten Rehen (*Capreolus capreolus* L.) in einem voralpinen Gebiet der Ostschweiz. *Z. Jagdwiss.* **21**: 145–163.
Rosenzweig, M. (1981). A theory of habitat selection. *Ecology* **62**: 327–335.
Schoen, J. W. & Kirchhoff, M. D. (1985). Seasonal distribution and home-range patterns of sitka black-tailed deer on Admiralty island, southeast Alaska. *J. Wildl. Manage.* **49**: 96–103.
Schoener, T. W. (1981). An empirically based estimate of home range. *Theor. Pop. Biol.* **20**: 281–325.
Strandgaard, H. (1972). The roe deer (*Capreolus capreolus*) population at Kalø and the factors regulating its size. *Dan. Rev. Game Biol.* **7**(1): 1–205.
Swihart, R. K. & Slade, N. A. (1985). Testing for independence of observations in animal movements. *Ecology* **66**: 1176–1184.
Tufto, J., Andersen, R. & Linnell, J. D. C. (1996). Habitat use and ecological correlates of home range size in a small cervid: the roe deer. *J. Anim. Ecol.* **65**: 715–724.
Venables, W. N. & Ripley, B. D. (1994). *Modern applied statistics with S-plus*. New York: Springer Verlag.
Vincent, J. P., Bideau, E., Hewison, A. J. M. & Angibault, J. M. (1995). The influence of increasing density on body weight, kid production, home range and winter grouping in roe deer (*Capreolus capreolus*). *J. Zool. (Lond.)* **236**: 371–382.
Wahlström, L. K. (1995). *Natal dispersal in roe deer – an evolutionary perspective*. PhD thesis, University of Stockholm.
Wahlström, L. K. & Kjellander, P. (1995). Ideal free distribution and natal dispersal in female roe deer. *Oecologia* **103**: 302–308.
Wahlström, L. K. & Liberg, O. (1995*a*). Patterns of dispersal and seasonal migration in roe deer (*Capreolus capreolus*). *J. Zool. (Lond.)* **235**: 455–467.
Wahlström, L. K. & Liberg, O. (1995*b*). Contrasting dispersal patterns in two Scandinavian roe deer *Capreolus capreolus* populations. *Wildl. Biol.* **1**: 159–164.
Worton, B. J. (1989). Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology* **70**: 164–168.