



HAL
open science

Etude de l'utilisation et de la sélection de l'habitat chez le mouflon de Corse à différentes échelles spatiales et temporelles

Frédéric Sanchis

► **To cite this version:**

Frédéric Sanchis. Etude de l'utilisation et de la sélection de l'habitat chez le mouflon de Corse à différentes échelles spatiales et temporelles. Sciences de l'environnement. 2018. hal-01973570

HAL Id: hal-01973570

<https://ephe.hal.science/hal-01973570v1>

Submitted on 14 Jan 2019

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



École Pratique
des Hautes Études



MINISTÈRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPÉRIEUR ET DE LA RECHERCHE

ÉCOLE PRATIQUE DES HAUTES ÉTUDES
Sciences de la Vie et de la Terre

MÉMOIRE

Présenté
par

SANCHIS Frédéric

Pour l'obtention du Diplôme de l'École Pratique des Hautes Études

**ETUDE DE L'UTILISATION ET DE LA SÉLECTION DE L'HABITAT CHEZ LE
MOUFLON DE CORSE A DIFFÉRENTES ÉCHELLES SPATIALES ET TEMPORELLES**

Soutenu le 27 novembre 2018

devant le jury suivant :

M. DELESALLE Bruno – *Président*
M. GAREL Mathieu – *Tuteur scientifique*
M BESNARD Aurélien – *Tuteur pédagogique*
Mlle VALEIX Marion – *Rapporteur*
M. MARBOUTIN Eric – *Examineur*
M. GLENN Yannic – *Examineur*

Mémoire préparé sous la direction de :

M. Garel Mathieu
structure d'accueil : ONCFS, cellule technique de Corse, Moltifao
Directeur : *M. Thibault Olivier*

et de

M. BESNARD Aurélien
structure d'accueil EPHE, umr 5175 CEFE, Montpellier
Directeur : Richard Joffre
EPHE Sciences de la Vie et de la Terre
Groupe de Recherche et d'Enseignement Thématiques de l'EPHE : Biogéographie et Ecologie des
vertébrés

REMERCIEMENTS

Ce projet est né il y a quatre ans, lors de journées techniques. Nous avons assisté à plusieurs présentations de jeunes doctorants sur des sujets d'études enthousiasmants portant sur différents ongulés de montagnes. Je me souviens encore de cette discussion passionnée sur le chemin du retour, avec mon collègue et ami Pierre Benedetti. Nous venions de prendre conscience que le temps était venu pour nous aussi de valoriser les données acquises sur le mouflon de Corse dans le cadre du programme de recherche sur l'espèce.

Assez rapidement, le format du diplôme de recherche EPHE est apparu comme le plus adapté à la problématique et au contexte. Le projet était lancé !

Dès lors, Pierre n'a eu de cesse de m'encourager, de chercher à créer les conditions favorables à la réalisation de cette vaste entreprise. J'ai en mémoire ses conseils avisés à certains moments clés, son investissement jusque sur le terrain pendant ce « terrible » été 2016, son soutien sans faille même lorsque l'humeur était morose et le moral au plus bas. Je le remercie ici chaleureusement.

Un grand merci également à Mathieu Garel, pour sa gentillesse, son enthousiasme débordant et sa disponibilité malgré cette mer qui nous sépare...et des emplois du temps serrés. Ses conseils précieux sur la construction de la démarche et du raisonnement scientifiques, ou encore sur les mécanismes parfois « obscurs » de la statistique spatiale, m'ont permis de dépasser les objectifs et les attentes que j'avais en démarrant ce diplôme.

Je remercie aussi Aurélien Besnard pour ses enseignements de grande qualité, ses conseils éclairés et ses relectures toujours très pertinentes et constructives.

Je n'oublie pas Jessica Charrier pour son aide précieuse au cours de l'été 2016 et les mois qui ont précédé. Toutes ces heures en montagne, tous ces bivouacs (même sous les éclairs silencieux...), qui d'autre que toi aurait supporté cela sans râler ?? Un grand merci pour ton engagement, ta rigueur et ta bienveillance, en toute circonstance.

Merci aussi à Pascal Marchand pour sa relecture efficace et pointue dans le sprint final.

Je remercie également toutes les personnes, physiques ou morales, qui d'une manière ou d'une autre ont œuvré à la réussite de ce projet :

- mon établissement employeur, l'ONCFS, qui a accepté de financer ce cursus et à travers lui le Directeur Général et Délégué Régional PACAC
- les partenaires locaux (DREAL Corse et OEC) qui ont participé directement ou indirectement au financement de ce travail
- le Conservatoire Botanique National de Corse (Laetitia, Christophe, Kevin), qui m'a mis à disposition les cartes d'habitats issues du programme CARHAB et participé en tant que conseil et supervision à la réalisation des cartes de végétation utilisées pour les analyses

- les partenaires opérationnels (PNRC et ONF) qui nous ont apporté leur aide sur les missions de captures (Manu, Antoine, Michel, Stéphane, Barthé, Pierre) ou sur les missions de terrain site occupancy (Stevan, Florian, Matea, Pierre, Barthé)
- les collègues du SID Corse qui nous ont appuyé sur les missions de captures

Je remercie à nouveau ici les membres du jury d'avoir accepté de m'accorder un peu de leur temps, souvent compté, pour évaluer ce travail.

Enfin, ceux qu'on ne remercie jamais assez, mes parents, mon frère et sa jolie famille, ma compagne, ma fille...Merci à vous tous pour votre soutien et votre patience. I'm back...



TABLES DES MATIERES

Partie I : introduction générale	9
Contexte général	9
1. Un monde qui change : incidence sur les écosystèmes	9
2. La place centrale des grands herbivores	10
3. Une gestion complexe mais nécessaire	10
Cadre théorique	12
1. Mécanismes entrant en jeu dans la sélection d'habitat	12
2. Spécificités liées aux grands herbivores	15
3. Concepts théoriques et notions clés	17
Terminologie	17
Cadre conceptuel	19
Objectifs de l'étude	21
Partie II : contexte méthodologique	23
L'espèce étudiée : le mouflon de Corse	23
1. Taxonomie et origines	23
2. Le mouflon de Corse : histoire récente et statut	26
3. Description et biologie	27
Morphologie	27
Éléments de biologie et d'écologie	28
Dynamique de population	29
Populations et sites d'études	31
1. Populations de Corse et programmes associés	31
2. Description des sites d'études	32
Partie III : étude de la sélection à l'échelle populationnelle	35
Introduction	35
Matériel et méthode	37
1. Principe de la méthode	37
2. Protocole d'échantillonnage mis en place	38
Pré-étude d'échantillonnage	38
Définition du plan d'échantillonnage	38
Relevés de terrain	40
3. Données	41
Jeu de données présence/absence obtenu	41
Covariables environnementales étudiées	41
4. Analyses statistiques	44
5. Application : cartes d'habitats favorables pour les futurs relâchers	46
Résultats	46
1. Sélection de modèles	46
Probabilité de détection	46
ACP	47
Probabilité d'occupation	47
2. Cartes d'habitats favorables (HSM)	49
Discussion	51
Partie IV : étude de la sélection à l'échelle individuelle	55
Introduction	55

Matériel et méthode	56
1. Données	56
Site et méthode de capture	56
Données issues des colliers GPS	57
Covariables environnementales étudiées	58
2. Analyses	59
Définition des saisons et des stratégies migratrices	59
Analyses statistiques	61
Résultats	67
1. Approche exploratoire en période estivale et hivernale	67
Domaines vitaux	67
Indices de sélectivité	69
Analyses K-select	71
2. Approche inférentielle en période estivale	73
Step Selection Function en période estivale	73
Focus sur le dérangement lié au GR20	75
3. Premiers résultats sur le lien entre vague verte et migration	76
Discussion	77
Partie V : Conclusions et perspectives	80
Synthèse des résultats	80
Limites méthodologiques et amélioration des protocoles	81
Echelle populationnelle	81
Echelle individuelle	82
Implications de gestion	82
Perspectives	83
Echelle populationnelle	83
Echelle individuelle	84
Régime alimentaire	84
BIBLIOGRAPHIE	85
ANNEXES	103

LISTES DES FIGURES

<i>Figure 1 : Evolution des tableaux de chasse pour trois espèces d'ongulés sauvages en France entre 1973 et 2011</i> <i>Source : Réseau ongulés sauvages – ONCFS/FNC/FDC. D'après (Marchand, 2013)</i>	11
<i>Figure 2 : classification des grands herbivores européens (sauvages en gris, domestiques en blanc) en trois grands types, en fonction des stratégies alimentaires et des caractéristiques morpho-physiologiques et conséquences sur les rythmes biologiques. D'après Hofmann (1989). Le mouflon est entouré en rouge.</i>	16
<i>Figure 3 : Schéma théorique du gain net en énergie retiré par un animal en fonction de la quantité de fourrage qu'il exploite selon la "Forage Maturation Hypothesis". Le gain maximum d'énergie est obtenu à biomasse intermédiaire</i>	17
<i>Figure 4 : le modèle de niche écologique tel que formalisé par Hutchinson (d'après Calenge, 2011)</i>	18
<i>Figure 5: lien entre les différentes échelles spatiales et temporelles utilisées en sélection d'habitat (d'après Mayor et al., 2005)</i>	19
<i>Figure 6 : les différents niveaux de la sélection d'habitat définis par Johnson (1980)</i>	20
<i>Figure 7 :Phylogéographie des espèces sauvages du genre Ovis d'après Rezai, 2010. La carte montre la distribution géographique des six espèces du genre Ovis d'après la classification de Nadler et al.(1973). Le chronogramme présenté est issu d'une analyse bayésienne basée sur le Cyt b. Les divergences de temps sont données avec un IC de 95%. Le nombre de chromosomes est donné pour chaque taxon.</i>	24
<i>Figure 8 : illustration présentant l'arrivée des hommes du néolithique en Corse.</i>	25
<i>Figure 9: illustration de différents cas de figures concernant le port des cornes chez le mouflon de Corse. A/ Mâle adulte (Massif du Cintu).B/ Agneau mâle-on note la base triangulaire de la corne (Massif du Cintu). C/ Femelle cornue-on note la différence avec un agneau mâle, forme plus cylindrique à la base (Massif du Cintu). D/ Femelle cornue et jeune mâle– on note la longueur importante des cornes de la femelle et la différence de circonférence à la base par rapport au mâle (Massif de Bavella)</i>	28
<i>Figure 10 : Indice de reproduction estimé dans différentes populations de mouflons. a) valeur moyenne enregistrée dans différentes populations françaises et sardes (populations corse en rouge) b) évolution de l'indice dans les deux populations corse.</i>	30
<i>Figure 11 : aires de répartition des populations de mouflons en Corse et réserves de chasses et de faune sauvage incluses dans les limites</i>	31
<i>Figure 12 : localisation et emprise des sites d'études aux deux échelles d'analyse</i>	32
<i>Figure 13: diagramme ombrothermique de la station d'Asco (Tx = Température maximale moyenne, Tn = Température minimale moyenne). Le diagramme est construit à partir des normales 1971-2000. Le graphique présente, sur une échelle à double graduation, la hauteur de précipitations (P) moyennes mensuelles par des histogrammes et la température (T) moyenne mensuelle par une courbe. En domaine méditerranéen, l'échelle respecte la relation $P = 2T$ (relation de Gaussen), ici $P = 4T$ (milieu de montagne) (d'après Rome and Giorgetti, 2007)</i>	33
<i>Figure 14 : unités de végétation présentes sur la zone d'étude</i>	34
<i>Figure 15 : extrait de carte de visibilité permettant de définir les sites observables (ici pour les transects 12 et 21)</i>	40
<i>Figure 16 : 'extrait de carte 3D permettant de repérer les limites sites sur le terrain (ici pour le transect 149 permettant d'observer les sites U33 et T33. Vue Google earth.</i>	40
<i>Figure 17 : distribution géographique des 190 sites échantillonnés dans le cadre du protocole site occupancy. Les sites potentiels correspondent aux sites ouverts situés à plus de 800m d'altitude</i>	41
<i>Figure 18 : calcul de la valeur de proximité en fonction de la distance à un objet au seuil de 500m</i>	43
<i>Figure 19 : zones de relâchers potentiels définis dans le cadre de l'étude sur les sites écologiquement favorables pour le mouflon en Corse</i>	46
<i>Figure 20 : Prédiction de la probabilité de détection en fonction de la température</i>	47
<i>Figure 21 : Analyse en Composante Principale et diagramme de corrélation portant sur les covariables issues de la matrice de sites dans le cadre du protocole site occupancy. a) Projection des variables sur les axes 1 et 2 b) diagramme de corrélation</i>	48
<i>Figure 22: prédiction de probabilité d'occupation des sites en fonction a) de la surface d'aulnaie en ha b) de la valeur d'indice de diversité de pente c) du nombre moyen annuel de jours d'enneigement d) de la proximité au dérangement</i>	49
<i>Figure 23 : cartes d'habitats favorables en zones ouvertes au-dessus de 800m d'altitude sur les différentes zones de relâcher prédéfinies. Les probabilités d'occupation sont figurées dans un dégradé allant du blanc (faible probabilité) vers le bleu (forte probabilité)</i>	50

Figure 24 : pourcentage de surface de chaque zone de relâcher présentant une probabilité d'occupation >0.75%	50
Figure 25 : cartes des sites de la zone du Renoso avec une probabilité d'occupation 75%	51
Figure 26 : relation entre latitude et productivité des femelles mouflon (nombre d'agneaux /nombre de femelles) (d'après Ciuti, 2009)	53
Figure 27 : exemple de cage de capture utilisée dans la RCFS d'Asco	56
Figure 28 : localisation des cages de reprise au sein de la RCFS d'Asco	56
Figure 29 : Animaux équipés d'émetteurs et de marques optiques dans le cadre du protocole CMR. A/ Male avec récepteur GPS et marques optiques. B/ Femelle avec émetteur VHF et marques optiques	57
Figure 30 : évolution dans le temps du NSD. Exemple avec 2 individus (a) 54-4065 et (b) 21-3556	61
Figure 31 : modèle utilisé pour l'étude de la niche écologique. Les variables z_i les points disponibles dans l'espace écologique. Le vecteur de marginalité m indique la position de l'optimum pour l'espèce (Calenge, 2005)	63
Figure 32 : Principe de l'analyse K-select. Chacun des S individus possède son propre espace disponible dans l'espace écologique défini par les variables z_i et chaque point disponible (non représentés ici dans un souci de lisibilité) est associé à un poids d'utilisation. Il est donc possible, pour un individu donné j , de calculer un vecteur de marginalité reliant le barycentre des points disponibles O_j au barycentre des points utilisés G (Calenge, 2005)	63
Figure 33 : illustration de la notion de trajet (ie step) dans analyse SSF, ici avec 3 trajets aléatoires possibles pour chaque trajet (d'après Thurffjell et al., 2014)	64
Figure 34 : Illustration de la variation annuelle de la biomasse fourragère (ligne pointillée grise) estimée par une double courbe logistique appliquée à une série temporelle NDVI et de la qualité du fourrage (ligne noire continue) représentée par le taux instantané de croissance (IRG) pour un patch le long d'une route migratoire (d'après Aikens et al., 2017)	66
Figure 35 : estimation des domaines vitaux des males échantillonnés sur la période hivernale, entre janvier et mars (Kernel, 95%)	67
Figure 36 : estimation des domaines vitaux des males échantillonnés sur la période estivale, entre juillet et septembre (Kernel, 95%)	68
Figure 37 : évolution des valeurs de NSD au cours de l'année pour deux individus qui effectuent leur migration estivale en une journée	69
Figure 38 : évolution des valeurs de NSD et d'altitude occupée au cours de l'année pour l'animal 24-3555	69
Figure 39 : indice de sélectivité (design III) appliqué aux variables végétation simplifiée (a) et exposition (b), en période hivernale. Voir Tableau 8 pour codification de la végétation	70
Figure 40 : indice de sélectivité (design III) appliqué aux variables végétation simplifiée (a) et exposition (b), en période estivale. Voir Tableau 8 pour codification de la végétation	71
Figure 41 : résultats de l'analyse K-select (données d'utilisation vs disponible) en période hivernale : projection des variables (a) et des individus (b) sur les deux premiers axes de l'analyse K-select.	72
Figure 42 : résultats de l'analyse K-select (données d'utilisation vs disponible) en période estivale : projection des variables (a) et des individus (b) sur les deux premiers axes de l'analyse K-select.	73
Figure 43 : résultats des analyses Between Class Analysis (données d'utilisation) en période estivale : projection des variables (a) et des individus (b) sur les deux premiers axes de l'analyse BCA,	74
Figure 44 : évolution de la distance moyenne aux sentiers des localisations aux différentes heures de la journée sur la période juillet-août septembre, pour les animaux dont le domaine vital est traversé par le GR20	75
Figure 45 : date d'occupation des unités de ressources en fonction (a) des dates de début de saison de végétation (sos) et (b) des dates de pic de végétation (pop). Les dates sont données en jours julien, avec comme référence le 1 ^{er} janvier de l'années considérée.	76

LISTES DES TABLEAUX

<i>Tableau 1 : exemple de tableau illustrant les histoires de détection sur x sites dans le cadre d'un protocole site occupancy.....</i>	<i>37</i>
<i>Tableau 2: unités de végétation simplifiées présentes sur la zone d'étude du protocole site occupancy et code associés</i>	<i>42</i>
<i>Tableau 3: covariables environnementales de la matrice session utilisées dans l'estimation de la probabilité de détection</i>	<i>44</i>
<i>Tableau 4 : variables environnementales de la matrice sites utilisées dans l'estimation de la probabilité d'occupation.....</i>	<i>45</i>
<i>Tableau 5 : Comparaison de modèles décrivant la probabilité de détection en fonction de covariables de passages. La probabilité d'occupation est considérée comme constante (modèle nul). Les modèles sont classés selon le critère d'information Akaike corrigé (AICc).</i>	<i>47</i>
<i>Tableau 6 : Comparaison de modèles décrivant la probabilité d'occupation en fonction des covariables de sites. La probabilité de détection est expliquée par la variable température. Les modèles sont classés selon le critère d'information Akaike corrigé (AICc). Lorsque le delta AIC <2, Le modèle avec le moins de paramètre est retenu. Il est figuré ici en gras</i>	<i>48</i>
<i>Tableau 7 : nombre de localisations enregistrées, nombre de jour de suivi et taux de réussite de localisation des animaux équipés de GPS</i>	<i>57</i>
<i>Tableau 8 : unités de végétation simplifiées sur la zone d'étude à l'échelle individuelle et code associés</i>	<i>58</i>
<i>Tableau 9: variables environnementales utilisées dans l'étude de sélection d'habitat à l'échelle individuelle (design type III) du mouflon de Corse entre 2011 et 2015. Les variables en bleu ont été testées en période estivale par approche inférentielle.....</i>	<i>60</i>
<i>Tableau 10 : classement des modèles issus de l'analyse par SSF fonction du critère d'information Akaike corrigé AICc. Lorsque le delta AIC <2, Le modèle avec le moins de paramètre est retenu. Il est figuré ici en gras</i>	<i>74</i>
<i>Tableau 11 : coefficients de la step selection function réalisée sur le groupe d'animaux en stratégie estivale d'altitude, pour des localisations comprise entre 5h et 17h. Les intervalles de confiances (IC) et Pvalue (P) associées aux coefficients sont définis au risque $\alpha= 5\%$.....</i>	<i>76</i>

Partie I : introduction générale

Contexte général

1. Un monde qui change : incidence sur les écosystèmes

Notre planète a connu de nombreux bouleversements depuis l'apparition de la vie. Au cours des 500 derniers millions d'années, cinq extinctions de masse ont été décrites ('big five') et certains s'interrogent sur l'arrivée possible d'une **sixième crise majeure** (Barnosky et al., 2011). Les taux modernes d'extinction des vertébrés sont estimés être au moins 100 fois plus élevés que ceux enregistrés dans un contexte normal (Ceballos et al., 2015). A ce rythme, la biodiversité décline rapidement et tous les groupes taxonomiques sont touchés (Ceballos and Ehrlich, 2002; McCauley et al., 2015). Les causes de cette érosion sont nombreuses mais elles ont quasiment toutes une origine commune : l'Homme (Dirzo et al., 2014; McCauley et al., 2015; Vitousek et al., 1997).

Cette emprise de l'homme sur son environnement prend naissance au néolithique, avec l'émergence synchrone des premières sociétés agricoles sédentaires dans différentes régions du monde (Demoule, 2017). Le passage progressif d'un statut de chasseur cueilleur nomade à celui d'agriculteur sédentaire va alors entraîner une explosion démographique qui n'aura de cesse de s'accroître au fil des siècles (Demoule, 2017). Pour survivre et se développer, l'homme a dû façonner les paysages et exploiter les ressources qui l'entourent. Jusqu'à l'extrême. Cet impact est tel que Dirzo et al. (2014) n'hésitent pas à parler de **défaunation** de l'anthropocène si l'on considère les 11 000 à 58 000 espèces qui disparaîtraient chaque année.

La surexploitation des ressources (légale ou illégale) constitue évidemment une des causes majeures de cette perte de biodiversité (Food and Agriculture Organization of United Nations, 2016; Young et al., 2016). Mais l'action de l'homme sur les écosystèmes représente une menace indirecte dont les effets sont tout aussi prégnants. La destruction et la fragmentation des habitats (129 millions d'ha de forêts auraient disparus depuis 1990 - Fahrig, 2003; Food and Agriculture Organization of United Nations, 2015; Haddad et al., 2015), ou encore la modification de l'usage des terres sont des facteurs de disparitions d'espèces très forts. On estime que 40% de la surface de la terre serait ainsi cultivés ou pâturés (Foley et al., 2005), parfois de façon très intensive, avec dans certaines zones une compétition accrue sur les ressources entre faune sauvage et faune domestique (Mysterud, 2006). Ces pratiques engendrent par ailleurs une pollution croissante des sols et des eaux douces ou marines (Geiger et al., 2010; Palumbi, 2001; Young et al., 2016) avec des effets en cascade sur la faune sauvage. Avec l'essor de la mondialisation des échanges commerciaux, des espèces exotiques envahissantes entrent aussi de plus en plus souvent en concurrence avec les espèces autochtones, entraînant parfois leur disparition (Bax et al., 2003; Clavero and García-Berthou, 2005; Clavero et al., 2009; Seebens et al., 2013). L'augmentation des activités de loisir extérieurs participe également à cette influence croissante que l'homme a sur la faune sauvage (Wheaton, 2010), y compris dans des milieux longtemps épargnés en raison de leur difficulté d'accès. En effet, bien que ces activités ne soient pas létales pour les animaux, l'homme reste perçu comme un prédateur (Frid and Dill, 2002; Lima and Dill, 1990) qui modifie le comportement des individus jusqu'à avoir des effets délétères sur certaines composantes (reproduction, survie) de leur valeur sélective (i.e. *fitness*) (French et al., 2011).

Enfin comment ne pas évoquer ce changement majeur, sur un pas de temps très court, que l'Homme a initié sur le climat de notre planète. La température à la surface de la Terre a augmenté de près d'un degré entre 1880 et 2012 (IPCC, 2014). Les effets de ce changement climatique, désastreux pour la biodiversité (Parmesan, 2006; Thomas et al., 2004; Walther et

al., 2002a) sont particulièrement visibles au niveau des pôles où ils engendrent une réduction de la surface de la banquise avec des répercussions graves sur la faune (Derocher et al., 2004; Stirling and Derocher, 2012). Mais c'est un phénomène global, qui modifie l'aire de répartition de nombreuses espèces (Hickling et al., 2006; Lenoir et al., 2008), et affecte même les phénomènes de migration (Wilcove, 2012; Wilcove and Wikelski, 2008).

2. La place centrale des grands herbivores

Au sein des écosystèmes, touchés par ces bouleversements d'origine anthropique, les grands herbivores occupent une place centrale. Sur un plan écologique et fonctionnel ils représentent un maillon intermédiaire au sein des chaînes trophiques, entre producteurs primaires (les végétaux) et consommateurs secondaires (Hopcraft et al., 2010). A ce titre, ils ont un impact direct sur la structure et la composition des paysages, en agissant en tant que brouteurs sur les communautés végétales avec des effets souvent bénéfiques (ouverture de milieux -Van Wieren, 1995b; biodiversité - Belsky, 1992; Crawley, 2009) mais parfois aussi négatifs (surpâturage - Mysterud, 2006; Toit and Cumming, 1999 ; dégâts sur la végétation - Gill, 1992; Guibert, 2007). Ils façonnent ainsi leur environnement ce qui leur vaut d'être parfois qualifiés « d'ingénieurs des écosystèmes » (Smit and Putman, 2011). Par ailleurs, les grands herbivores jouent un rôle majeur dans la dynamique des espèces carnivores dont ils constituent les proies et leur densité a un impact direct sur la survie de ces dernières (Hopcraft et al., 2010). Leurs cadavres constituent également une source de nourriture prépondérante pour certains charognards, qui peut conditionner leur survie (exemple en Corse avec le mouflon et le gypaète barbu *Gypaetus barbatus* (Bretagnolle et al., 2004). Cette position centrale qui implique des mécanismes de régulation liés à la consommation (« bottom up ») et à la prédation (« top-down »), associée au caractère longévif de ces espèces (Gaillard et al., 2003), rend l'étude de la dynamique de leurs populations parfois complexe.

Au-delà de leur rôle clé au sein des écosystèmes naturels, les ongulés sauvages occupent également une place centrale au sein de nos sociétés humaines. Leur viande peut ainsi représenter dans certaines régions du monde une ressource importante (Milner-Gulland and Bennett, 2003), comme forme de subsistance mais le plus souvent comme source de revenu complémentaire (Brashares et al., 2004; de Merode et al., 2004; Young et al., 2016). L'écotourisme (Lindsey et al., 2007) et la chasse aux trophées (Palazy et al., 2012) autour de ces espèces génèrent des rentrées d'argent non négligeables dans des territoires souvent très pauvres (Milner-Gulland and Bennett, 2003). Enfin, elles portent dans certains pays des valeurs culturelles et symboliques très fortes, comme par exemple en Thaïlande, où les éléphants sont vénérés et étroitement liés à la religion (Bandara, 2004).

3. Une gestion complexe mais nécessaire

La gestion des populations de grands herbivores est complexe car elle porte à la fois sur des enjeux économiques et des enjeux de conservation qui peuvent parfois s'opposer (Gordon et al., 2004).

Lorsqu'une espèce d'ongulés sauvages affiche une forte dynamique de population, elle peut avoir un impact économique et sanitaire important sur la société, en particulier au sein des pays développés (Putman et al., 2011). L'accroissement démographique de certaines espèces fait ainsi émerger des problématiques de plus en plus fortes liées aux dégâts agricoles (Putman and Kjellander, 2003; Reimoser and Putman, 2011), aux collisions avec des véhicules (Langbein et al., 2011), aux risques sanitaires (Ferroglia et al., 2011) et à la biodiversité (Côté

et al., 2004). Ces croissances démographiques exponentielles s'expliquent par une conjonction de facteurs : les mesures d'encadrement de la chasse qui ont été prises (e.g. les plans de chasse), la réintroduction d'espèces indigènes (Pucek, 2004), ou encore la création de réserves naturelles (e.g. Parc du Yellowstone). A ces prises de décision s'ajoutent des phénomènes de reforestation (ONF, 2018), de déprise agricole et la quasi disparition des prédateurs naturels dans certaines régions (Breitenmoser, 1998; Jedrzejewski et al., 2011) qui ont permis à des espèces d'ongulés sauvages d'atteindre des densités de population importantes (Milner et al., 2006). Pour y faire face, les gestionnaires augmentent le plus souvent les prélèvements cynégétiques. Ainsi en France, entre 1973 et 2011, les prélèvements de cerf élaphe et de chevreuil ont été multipliés par un facteur 10, et même 14 pour le sanglier (Figure 1)

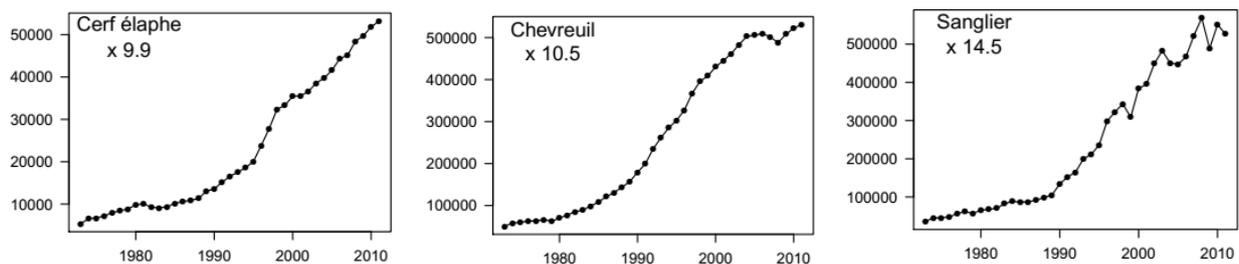


Figure 1 : Evolution des tableaux de chasse pour trois espèces d'ongulés sauvages en France entre 1973 et 2011 Source : Réseau ongulés sauvages – ONCFS/FNC/FDC. D'après (Marchand, 2013)

A l'inverse, beaucoup d'espèces d'ongulés sauvages subissent les atteintes directes et indirectes de l'homme. Parmi les **259** ongulés sauvages recensés dans le monde, l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN) en a classé **133** (soit 51%) comme « vulnérables », « en danger », « en danger critique » ou « éteintes » (www.iucn.redlist.org). Ces espèces menacées sont essentiellement localisées en Afrique ou en Asie. Le premier enjeu de conservation concerne bien sûr la valeur patrimoniale et génétique de ces espèces (Chessa et al., 2009). Elles sont d'ailleurs souvent utilisées comme porte drapeau dans les actions de protection de la biodiversité (Bowen-Jones and Entwistle, 2002; Stanley Price, 1989) en raison de l'image qu'elles ont auprès du public et du rôle clé qu'elles jouent dans les grands biomes terrestres. Par ailleurs, du fait de la place centrale qu'elles occupent, elles contribuent très largement à la structure, à la composition et au fonctionnement des écosystèmes (Gordon et al., 2004; Van Wieren, 1995a), où elles peuvent avoir une incidence forte sur la biodiversité (Van Wieren and Bakker, 2008).

Dans le contexte d'érosion de la biodiversité que nous avons décrit, la question de savoir comment, quand et pourquoi les animaux sélectionnent des habitats spécifiques devient dès lors centrale pour les gestionnaires. En effet la destruction et la fragmentation des habitats ont été identifiées comme des causes majeures d'extinction des espèces (Fahrig, 2003; Venter et al., 2006), et la protection des habitats est souvent intégrée aux programmes de protection. L'étude de la sélection d'habitat constitue par conséquent un moyen pertinent d'évaluer les habitats à conserver.

Par ailleurs, pour faire face aux changements environnementaux, une des réponses comportementales les plus couramment adoptées par la faune sauvage consiste à utiliser et sélectionner différemment son habitat (Walther et al., 2002b). Les oiseaux par exemple, font preuve d'une grande plasticité écologique qui leur permet de répondre efficacement à ces

changements (Charmantier et al., 2008). La réponse des espèces aux modifications des conditions environnementales peut s'exercer tant à l'échelle temporelle (e.g. adaptation des dates de migration chez les oiseaux en lien avec le changement climatique, [Sparks, 1999](#)) que spatiale (e.g. décalage altitudinal chez des ongulés de montagne (Büntgen et al., 2017).

Enfin la sélection d'habitat ne doit pas être vue simplement comme un facteur primaire de distribution des espèces. Elle contribue aux performances de survie et de reproduction des individus, et de fait, à la dynamique des populations (Gaillard et al., 2010; Pulliam and Danielson, 1991).

Dès lors, on comprend aisément que l'étude de la sélection d'habitat d'une espèce vulnérable permet d'apporter des connaissances précieuses qui vont contribuer à sa gestion et à sa conservation.

Cadre théorique

1. Mécanismes entrant en jeu dans la sélection d'habitat

L'objectif de tout être vivant est de survivre et de se reproduire afin de transmettre à sa descendance son patrimoine génétique. Lorsqu'il a proposé sa théorie de l'évolution dans son ouvrage sur l'origine des espèces en 1859, Charles Darwin n'avait pas encore connaissance de cette notion de gènes, mais il avait déjà appréhendé la transmission à la descendance avec modification et le rôle essentiel de la sélection naturelle dans l'adaptation des formes vivantes.

Cette notion clé d'adaptation et de sélection a été vue dans un premier temps par les scientifiques uniquement sous un angle anatomique et physiologique. L'émergence de **l'écologie comportementale** au cours du XXe siècle a mis en lumière le rôle essentiel du comportement des individus en réponse à l'hétérogénéité du milieu. En terme de sélection naturelle, chaque comportement peut alors être vu comme la réponse la plus adaptée permettant à un individu d'optimiser sa valeur sélective ou *fitness* face aux conditions environnementales (Parker and Smith, 1990). Cette réponse est le résultat d'un processus complexe, une succession de choix où l'animal doit intégrer différentes contraintes biotiques et abiotiques .

- acquisition des ressources alimentaires et principe d'optimalité

L'accès à la ressource est un paramètre essentiel de la survie des espèces. La valeur sélective d'un individu va reposer sur sa capacité à faire les bons choix notamment sur le plan alimentaire, en sélectionnant les parcelles¹ qui lui permettront d'acquérir un maximum d'énergie en un minimum de temps (*Optimal Foraging Theory* - Emlen, 1966; MacArthur and Pianka, 1966; Stephens and Krebs, 1986). Au fur et à mesure de son exploitation, le rendement de la parcelle va diminuer et l'animal aura alors le choix entre consommer d'autres taxons de moindre valeur énergétique dans cette parcelle ou aller vers d'autres parcelles en fonction du meilleur ratio coût/bénéfice attendu (Charnov, 1976; Schoener, 1971). Le théorème de la valeur marginal prédit ainsi que l'utilisation d'une parcelle par un animal devrait se poursuivre tant que les gains dans celle-ci sont supérieurs au gain moyen sur l'ensemble des parcelles accessibles à l'animal (*Marginal Value Theorem* - Charnov, 1976; Searle et al., 2005). Cette recherche de l'optimalité sur le plan alimentaire est primordiale pour garantir la survie et le

¹ parcelle ou *patch* : zone homogène contenant des ressources (ou portion d'habitat) dont les limites physiques sont accessibles, et qui est séparée de zones semblables par des espaces où la disponibilité des ressources est moins favorable (Danchin et al., 2005)

succès reproducteur de l'individu, mais on la retrouve aussi dans d'autres branches du comportement (Davies et al., 2012).

- le partage des ressources-

Au sein des écosystèmes, les individus sont contraints de partager les ressources en interagissant en permanence avec les espèces qui composent la communauté. Ces interactions peuvent entraîner parfois la mise en place de mécanismes de **compétitions interspécifiques** lorsque les ressources sont limitées (Ricklefs and Miller, 2000). La compétition par interférence se manifeste lorsqu'un individu a un comportement agressif vis-à-vis de ses concurrents. On parlera plutôt de compétition par exploitation lorsqu'un individu accapare les ressources au dépend de l'autre. L'issue de ces interactions est difficile à prédire bien que certains aient tenté de les modéliser (modèle de Lotka-Volterra par exemple) mais quel que soit le type de compétition engagée, celle-ci entraînera soit l'exclusion de l'une des deux espèces (principe d'exclusion compétitive - Gause, 1934) soit un état d'équilibre appelé coexistence (Darmon et al., 2014; Tokeshi, 2009; Valeix et al., 2007).

La compétition ne s'exerce pas seulement entre espèces d'une communauté, elle est également **intraspécifique**, notamment lorsque les ressources alimentaires disponibles dans l'habitat sont en quantité limitée (Ricklefs and Miller, 2000). Dans ces conditions, la densité d'animaux présente sur le territoire impacte directement les paramètres démographiques de la population (Bonenfant et al., 2009) et peut modifier la distribution spatiale des animaux qui la composent (Fretwell and Lucas, 1969; Rozen-Rechels et al., 2015).

-prédation et dérangement-

L'accès aux ressources et aux partenaires sexuels sont les objectifs ultimes vers lesquels tendent tous les animaux. Mais pour les atteindre ils doivent avant tout assurer leur survie face aux **prédateurs**. La prédation est depuis longtemps considérée comme une importante force sélective et évolutive, qui aboutit à la mise en place d'adaptations et de contre adaptations entre celui qui mange et celui qui ne veut pas être mangé (Davies et al., 2012; Lima and Dill, 1990). Elle est si forte que l'on peut observer le maintien de certains comportements alors même que le prédateur n'est plus présent dans l'environnement (fantômes de prédateurs du passé ou *ghosts of predators past* - Byers, 1997; Sheriff et al., 2010). L'espèce proie va ainsi développer des systèmes de défenses élaborés et variés qui vont lui permettre de garantir sa survie (Caro, 2005). Afin de limiter les interactions avec les prédateurs, les animaux pourront privilégier certaines parcelles où la densité de prédateurs est plus faible, ou bien qui permettent une meilleure surveillance, bien qu'elles puissent présenter un potentiel énergétique plus bas que d'autres parcelles (e.g. réponse du cerf *Cervus elaphus* à la présence du loup *Canis lupus* - Creel et al., 2005; Fortin et al., 2005). L'évitement peut aussi être temporel, en adaptant les rythmes d'activités aux périodes où les risques sont les plus faibles (Marchand et al., 2014a). Cet environnement de peur et de crainte dans lequel évolue en permanence l'animal a été défini (*landscape of fear/landscape of risk* - Laundré et al., 2001). Il influence très fortement les choix des individus, qui doivent intégrer ce paramètre dans toute prise de décision. Les réactions comportementales (vigilance, distance de fuite, rythmes d'activité...) qu'il induit sont susceptibles d'affecter de façon importante la démographie des populations et leur valeur sélective (Creel, 2018; Creel and Christianson, 2008; Laundré et al., 2001).

Dans ce paysage de la peur, l'Homme occupe une place spéciale et à ce titre, il génère chez les animaux des réponses comportementales adaptées à sa présence et aux activités qu'il

pratique (*risk disturbance hypothesis* -Frid and Dill, 2002), qu'il y ait ou non un risque léthal. Il suffit d'observer la différence d'attitude de la faune sauvage vis-à-vis de l'homme dans une zone protégée exempte de risque pour prendre conscience de ce phénomène (Grignolio et al., 2011; Tolon et al., 2009). Ces modifications comportementales se manifestent en réponse aux activités cynégétiques à travers le niveau de vigilance (Benoist et al., 2013), la distance de fuite et d'autres caractéristiques de mouvements (Stankowich, 2008), le rythme d'activité et le budget temps (Marchand et al., 2014a; Ohashi et al., 2013) ou encore l'utilisation de l'habitat (Marchand et al., 2014a; Tolon et al., 2009). Avec l'essor des activités de pleine nature, les formes de dérangement ne se limitent plus à la chasse. L'homme y est perçu comme un danger potentiel par la faune sauvage qui adopte également des comportements de fuite et d'évitement (Knight and Gutzwiller, 2013; Miller et al., 2001). Enfin les perturbations d'origine anthropique peuvent aussi s'exercer à travers les infrastructures notamment routières qui vont contraindre certaines espèces dans leur déplacement et la définition de leurs domaines vitaux (Ciuti et al., 2012; Marchand et al., 2016).

Entre ressource alimentaire et risques, les animaux se retrouvent donc face à un choix déterminant pour leur survie, où ils doivent peser les coûts et les gains potentiels. On parle alors d'un compromis entre nourriture et couverture ou ***food/cover trade-off*** (Lima and Dill, 1990; Mabile et al., 2012; Mysterud and Østbye, 1999), qui permet dans beaucoup de situations d'expliquer la sélection d'habitat. Les grands herbivores sont particulièrement concernés par ce paradigme. Pour tendre vers l'optimum énergétique évoqué précédemment, ils auront tendance à sélectionner des parcelles ouvertes où la nourriture est généralement plus abondante et/ou de meilleure qualité, mais où le risque de prédation et l'exposition aux aléas climatiques augmente (Mysterud and Østbye, 1999; Uzal et al., 2013).

-Contraintes abiotiques-

Les individus sont contraints par les interactions qui les lient aux autres espèces mais également par les conditions physico-chimiques qui les entourent. Pour diminuer les coûts énergétiques liés à la thermorégulation, les animaux peuvent adopter des réponses d'ordre physiologiques. Les mouettes par exemple peuvent diminuer la régulation de températures au niveau de leurs pattes lorsque les températures sont très basses (Irving, 1966). Mais la réponse peut aussi être comportementale. Les animaux peuvent choisir d'utiliser des parcelles moins avantageuses en terme de ressource alimentaire, qui en contrepartie offrent un couvert qui aide à maintenir la température corporelle. Le paradigme *food/cover trade off* peut également s'appliquer à ce type de compromis. Il s'exerce particulièrement chez les homéothermes qui pour maintenir une température corporelle constante adaptent leur utilisation de l'habitat sur un plan spatial (choix des expositions, de la couverture..) et temporel (rythmes d'activité journalier) (Marchand et al., 2015a; Poole et al., 2016; Van Beest et al., 2012).

-Ségrégation sexuelle-

Dans sa théorie sur l'évolution, Darwin introduit le concept de sélection sexuelle, comme le mécanisme qui définit la capacité d'un individu à accéder à un partenaire sexuel. Pour y parvenir, les mâles entrent en compétition, par la force, à travers des combats, ou par la forme en développant des organes sexuels secondaires (parades) (Trivers, 2017) . Cette pression de sélection se traduit par des stratégies d'acquisition et d'allocation des ressources favorisant la croissance corporelle et le développement des caractères sexuels. Pour les femelles, les objectifs sont différents. Il s'agit avant tout d'assurer la sécurité et l'élevage des jeunes

(Ruckstuhl and Neuhaus, 2006). Ces différences de stratégies et le dimorphisme sexuel qui en résulte sont à l'origine de la ségrégation sexuelle qui peut s'exprimer sur un plan social et sur un plan spatial. Différentes théories ont été développées pour l'expliquer, sur la base des besoins alimentaires, des risques de prédation, de la sensibilité au climat ou encore du facteur social en lien avec la synchronisation des activités (voir [Ruckstuhl and Neuhaus, 2006 pour une revue détaillée](#)). La ségrégation sexuelle entraîne de fait des patrons de sélection d'habitat qui bien souvent diffèrent entre les deux sexes (Cransac et al., 1998; Marchand et al., 2015b; Pipia et al., 2008; Ruckstuhl, 1998).

2. Spécificités liées aux grands herbivores

Les espèces classées dans le groupe des herbivores ont une alimentation basée exclusivement sur les végétaux. Ce régime alimentaire spécifique repose à la fois sur les différences morpho-physiologiques entre espèces animales et la phénologie de la végétation. Il a une incidence directe sur les patrons de sélection d'habitat.

La capacité d'assimilation des végétaux par les grands herbivores et leurs besoins énergétiques sont très variables d'une espèce à l'autre (Van Soest, 1994). Jarman (1974) et Bell (1971) ont mis en évidence la relation qui existe entre masse corporelle et besoins énergétiques. Ces besoins, ramenés à l'unité de poids, sont en effet plus importants chez les espèces herbivores de petite taille que chez les espèces de grande taille (Geist, 1974). D'autres auteurs ont, en outre, montré que la digestion était moins efficace chez les petits herbivores en raison d'un temps de rétention plus court, en lien avec le volume du tractus digestif (Demment and Van Soest, 1985). Ces derniers devraient donc se tourner préférentiellement vers les plantes riches en énergie et plus facilement assimilables, bien que souvent plus rares dans le milieu. Les espèces de grande taille, en revanche, peuvent s'orienter vers les espèces végétales présentes en abondance, de moindre qualité, grâce à leur forte capacité digestive qui leur permet d'optimiser l'extraction d'énergie.

Bien que certaines espèces d'herbivores fassent exception, cette théorie est largement validée. Sur la base de ces stratégies alimentaires et des caractéristiques morpho-physiologiques des espèces, Hofmann (1989) a proposé une classification des herbivores dans laquelle il distingue trois grande catégories de ruminants (*Figure 2*):

- Les **cueilleurs** (ou « browsers » ou « concentrate selectors ») qui ont une alimentation à haute valeur énergétique basée sur des végétaux facilement assimilables, principalement rangés dans le groupe des dicotylédones. La digestion est rapide et les prélèvements sont sélectifs à la fois sur les espèces et les organes de la plante consommés.
- Les **paisseurs** (ou « grazers » ou « grass and roughage eaters ») qui ont une digestion très lente leur permettant de consommer en grande quantité et d'assimiler des espèces végétales riches en fibres cellulosiques, essentiellement des graminées ou autres espèces herbacées. Ils sont peu sélectifs.
- Entre les deux, on retrouve les « **intermediate feeders** ».

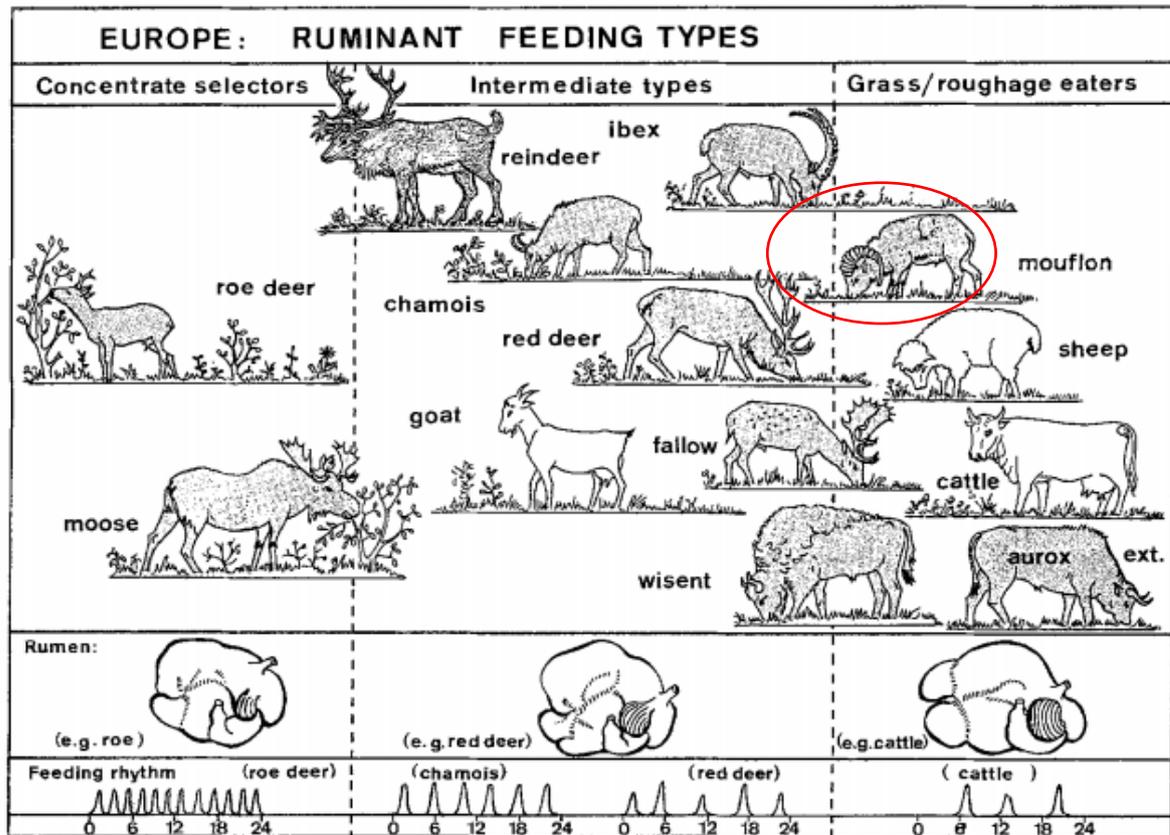


Figure 2 : classification des grands herbivores européens (sauvages en gris, domestiques en blanc) en trois grands types, en fonction des stratégies alimentaires et des caractéristiques morpho-physiologiques et conséquences sur les rythmes biologiques. D'après Hofmann (1989). Le mouflon est entouré en rouge.

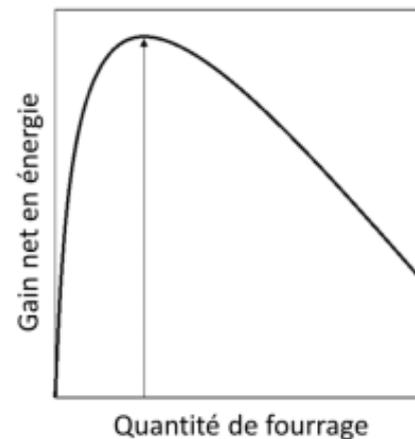
Bien qu'elle fasse l'objet de critiques, cette classification fait référence et elle permet de mettre en évidence la variabilité entre espèces dans les rythmes d'activité en lien avec les temps de rumination. Ainsi, les animaux de type cueilleurs qui ont des temps de digestion plus courts, auront des périodes d'alimentation plus nombreuses que les paiseurs, avec une incidence directe sur les patrons d'activité de l'espèce, et donc sur la sélection d'habitat.

La phénologie des plantes est un facteur clé pour les herbivores, qui détermine largement la disponibilité spatio-temporelle des ressources alimentaires dans le milieu. La valeur fourragère d'un végétal est caractérisée par la quantité de nutriments qu'il renferme et par sa digestibilité, déterminée par la teneur en fibres (Van Soest, 1994). Cette valeur varie fortement entre espèces végétales, et au sein même de la plante en fonction des organes (tiges, feuilles, bourgeons), mais elle évolue également dans le temps. En début de saison, la teneur en nutriment augmente jusqu'à atteindre un maximum (au stade de développement intermédiaire) puis diminue au fur et à mesure de l'accumulation de fibres dans les tissus (Mengel et al., 2001). Cela se traduit par une augmentation de la quantité de fourrage au détriment de la qualité nutritive au fur et à mesure que la saison avance (Figure 3). Les herbivores sont alors contraints de faire un compromis entre qualité et quantité dans le choix de leur ressource alimentaire. Dans ces conditions, la "Forage Maturation Hypothesis" (FMH) prédit que les herbivores vont sélectionner les parcelles fourragères au stade de développement intermédiaire afin d'optimiser leur gain énergétique (Fryxell, 1991).

Une autre théorie est fortement liée à la FMH, il s'agit de l'hypothèse de la vague verte ou *Green Wave Hypothesis* (GWH) qui a été proposée la première fois pour expliquer la migration

d'oiseaux aquatiques (Drent, 1978) mais qui peut s'appliquer également aux grands ongulés migrateurs (Aikens et al., 2017; Bischof et al., 2012; Merkle et al., 2016; Rivrud et al., 2016). Elle repose sur l'existence des gradients altitudinaux ou latitudinaux qui créent un décalage dans la phénologie des plantes. La pousse de végétation printanière se déplace donc au fil des semaines comme une vague verte le long de ces gradients sur de vastes territoires et la GWH suggère que les herbivores migrateurs surferaient sur cette vague, en quête du meilleur compromis entre qualité et quantité de fourrage (Van der Graaf et al., 2006).

Figure 3 : Schéma théorique du gain net en énergie retiré par un animal en fonction de la quantité de fourrage qu'il exploite selon la "Forage Maturation Hypothesis". Le gain maximum d'énergie est obtenu à biomasse intermédiaire



Les grands herbivores sont donc confrontés à une équation spatio-temporelle complexe qu'ils doivent résoudre pour optimiser leur sélection de ressources alimentaires. Celles-ci varient en effet en qualité, en quantité, en distribution et en structure, et chaque espèce interprète différemment ces facteurs en fonction de ses propres besoins énergétiques et de son régime alimentaire. À l'image du paysage de la peur dont nous avons parlé précédemment pour le risque de prédation (voir Mécanismes entrant en jeu dans la sélection d'habitat), un **paysage alimentaire** ("foodscape") spécifique à chaque espèce peut être défini comme la carte cognitive qu'élabore l'animal de ses ressources alimentaires (Searle et al., 2007). Au final, le paysage alimentaire s'ajoute à la prédation, au dérangement, aux compétitions inter et intra-spécifiques et à la socialité en tant que paramètres entrant en jeu dans le processus décisionnel complexe qui mène à la sélection d'habitat.

3. Concepts théoriques et notions clés

Terminologie

Le terme **habitat** est utilisé dans de nombreux travaux, mais sa définition exacte et le sens qui lui est donné sont parfois vagues et imprécis (Hall et al., 1997; Morrison, 2001). Il peut être vu sous un angle uniquement structurel. Intuitivement, le terme renvoie alors souvent à la notion de type de végétation (Daubenmire, 1976; Hutto, 1985) mais plus généralement on pourrait parler d'une portion d'espace définie par un ensemble de conditions physiques et biologiques. Nous lui préférons l'approche proposée par Hall et al. (1997), qui définit l'habitat comme « l'ensemble des ressources et conditions présentes dans une aire qui produisent son occupation – incluant la survie et la reproduction – par un organisme donné ». Cette définition plus fonctionnelle relie les caractéristiques d'un territoire à la présence d'un organisme, car les conditions y sont favorables pour l'espèce.

Elle est liée à une autre notion clé, celle de **niche écologique**. Ce concept a une longue histoire en écologie et deux « écoles » s’opposent sur le sens à lui donner. La niche Grinnellienne se définit comme « l’ensemble ou l’étendue des caractéristiques environnementales qui permet aux individus d’une espèce de survivre et de se reproduire ». Grinnel (1917) insiste sur les facteurs qui influencent la distribution et l’abondance d’une espèce. A l’opposé, la niche Eltonienne (Elton, 1927) d’une espèce est décrite à travers la fonction qu’occupe l’espèce dans la communauté dont elle est membre, mettant l’accent sur le rôle et l’impact d’une espèce sur son environnement. Trente ans plus tard, Hutchinson (1957) sera le premier à définir formellement le concept de niche. Il décrit, à l’aide des outils mathématiques, l’environnement comme un espace à n -dimensions, chaque dimension correspondant à une variable ou un facteur caractérisant cet environnement. La niche écologique d’une espèce se définit alors comme un hypervolume dans cet espace au sein duquel elle trouve des conditions favorables pour survivre et se reproduire (Figure 4). Elle correspond plus exactement à la « niche fondamentale », qui peut être vue comme la niche qu’occuperait l’espèce en l’absence d’interactions interspécifiques. La « niche réalisée » prend en compte ces interactions et porte une vision réaliste qui peut être modélisée. Cette approche multidimensionnelle est fondatrice car elle a permis de poser les bases mathématiques sur lesquelles se sont appuyés de nombreux auteurs pour développer des outils permettant notamment d’explorer la niche écologique des espèces, dont certains sont utilisés dans cette étude (Calenge et al., 2005).

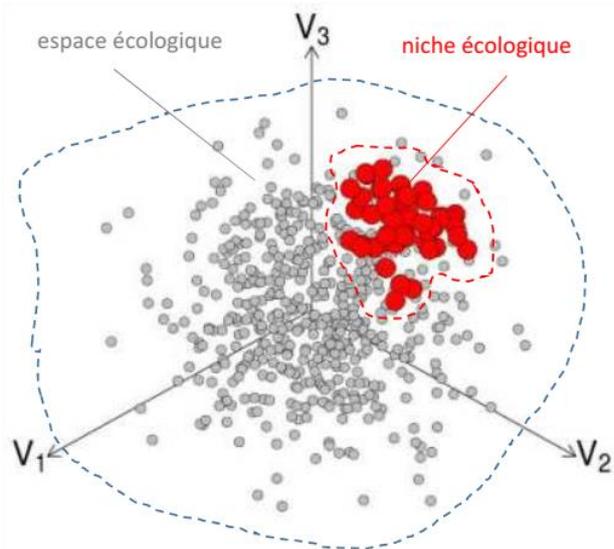
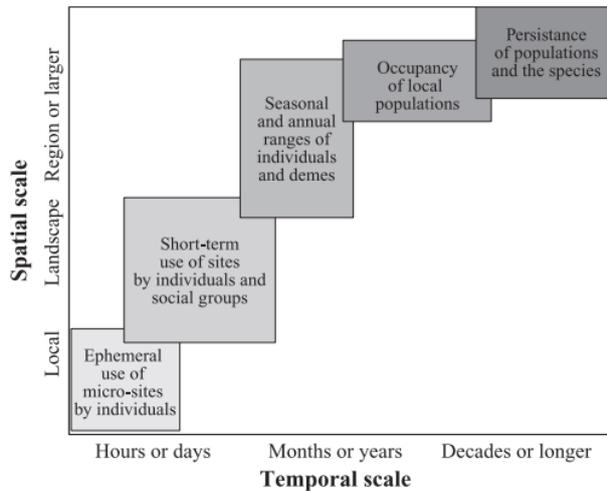


Figure 4 : le modèle de niche écologique tel que formalisé par Hutchinson (d'après Calenge, 2011)

Au sein de cette niche que nous venons de décrire, les animaux sont mobiles, ils se déplacent à la recherche des conditions les plus favorables en terme de valeur sélective. Cette **sélection d’habitat**, est définie par Hall et al. (1997), comme « un processus hiérarchique impliquant une série de décisions comportementales innées et acquises prises par un animal à propos de l’habitat qu’il devrait utiliser aux différentes échelles de l’environnement ».

Cadre conceptuel

-échelles et hiérarchie-

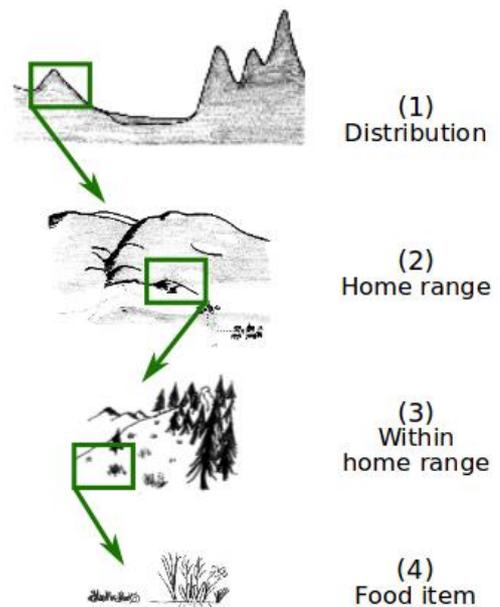


La notion d'échelles évoquée dans la définition de Hall et al. (1997) est essentielle. En effet, nous avons pu voir que la sélection d'habitat est une question de compromis qui s'expriment à différentes échelles spatiales et temporelles en lien avec l'hétérogénéité de l'environnement (Morris, 1987; Wiens, 1989 ; *Figure 5*). Or, on sait maintenant que la détection de la sélection d'habitat dépend de l'échelle de mesure et d'analyse où l'on se place et que la mise en évidence de mécanismes de sélection à une échelle peut ne pas être possible à une autre (Mayor et al., 2009).

Figure 5: lien entre les différentes échelles spatiales et temporelles utilisées en sélection d'habitat (d'après Mayor et al., 2005)

Par ailleurs l'échelle spatiale à laquelle s'opère la sélection est aussi un bon indicateur de l'importance des facteurs susceptibles d'influencer la valeur sélective de l'animal. Senft et al., (1987) ont émis l'hypothèse que les décisions prises à grande échelle se produisent moins fréquemment mais sont susceptibles d'avoir plus d'influence sur la valeur sélective que celles prises à petite échelle. De plus, Rettie et Messier (2000) ont suggéré que le patron de sélection de l'habitat des animaux à travers les différentes échelles spatiales devrait refléter la hiérarchie des facteurs qui sont susceptibles d'affecter leur valeur sélective. En d'autres termes, les facteurs les plus importants seraient sélectionnés aux plus larges échelles et les moins importants aux échelles plus fines. Une étude de sélection d'habitat pour être complète nécessite donc, bien souvent, de se placer à différentes échelles spatiales et temporelles.

Johnson (1980) fut le premier à proposer une échelle de sélection, qui définit les 4 niveaux auxquels la sélection d'habitat peut s'opérer (*Figure 6*) : (i) la sélection de premier ordre correspond à la sélection de l'aire de répartition géographique par l'espèce, (ii) la sélection de second ordre correspond à la sélection du domaine vital sur une zone au sein de cette aire de répartition, (iii) la sélection de troisième ordre identifie les sites alimentaires utilisés par l'individu au sein de son domaine vital, et (iv) la sélection de quatrième ordre correspond, au sein d'un site utilisé par l'animal, aux ressources alimentaires que l'animal consomme. Cette échelle de sélection sert de référence à de nombreux travaux traitant de la sélection d'habitat, et nous nous y référons dans cette étude.



-design-

Les grandes questions habituellement posées dans les études de sélection d'habitat, ont été identifiées par Morrison (2012) :

- L'utilisation de l'habitat est-elle sélective ou aléatoire ?
- Si l'utilisation est sélective, quels types d'habitats sont utilisés plus ou moins qu'attendu sous l'hypothèse aléatoire ?
- Si l'utilisation est sélective, le patron de sélection est-il similaire entre les individus ?
- Si l'utilisation est sélective, les patrons de sélection diffèrent-ils entre groupes d'animaux, saisons, ou traitements expérimentaux ?

Pour répondre à ces questions, une méthode très courante consiste à comparer les conditions environnementales **disponibles** à celles qui sont **utilisées** par l'espèce, pour identifier les facteurs environnementaux qui affectent le plus sa distribution (Aebischer et al., 1993; Hirzel et al., 2002; Manly et al., 2002). En fonction des objectifs recherchés, la mesure des données peut se faire à différentes échelles de sélection, avec des protocoles (=design) de collecte adaptés. Thomas et Taylor (1990) ont proposé de les classer en trois grands types:

- Design de type I : utilisation et disponibilités sont mesurées à l'échelle de la population et les individus ne sont donc pas identifiés. La disponibilité est considérée comme identique pour tous les individus.
- Design de type II : La disponibilité est calculée à l'échelle de la population (elle est donc considérée comme égale pour tous les individus) en revanche les individus sont marqués, ce qui permet de mesurer l'utilisation de chacun d'eux.
- Design de type III : l'approche ici est strictement individuelle car utilisation *et* disponibilité sont mesurées pour chaque animal.

Erickson et al.(2001) a ajouté un quatrième type de protocole dans lequel disponibilité et utilisation sont mesurées simultanément à chaque mesure d'utilisation, de façon appariées. La classification de Thomas et Taylor est aujourd'hui une référence incontournable dans l'analyse de la sélection d'habitat, classification dont nous utiliserons la terminologie dans ce mémoire.

Pour une étude de sélection d'habitat à l'échelle populationnelle (design I), les données **d'utilisation** à mobiliser vont correspondre à un échantillon représentatif de la distribution des animaux sur la zone, à un instant ou une période t . La collecte peut se faire sous la forme de transects ou encore de quadrats, en notant la présence/absence, voir l'abondance (Dail and Madsen, 2011; MacKenzie et al., 2005; Manly et al., 2002; Royle, 2004; Royle and Nichols, 2003).

La mesure à l'échelle individuelle (design II, III et IV) impose en revanche de pouvoir identifier les individus à partir de marques naturelles ou en les équipant de marques visuelles. Les données d'utilisation de l'espace peuvent être collectées par observation (McLoughlin et al., 2007) mais avec l'avènement des technologies de géolocalisation, de nombreuses études utilisent désormais des émetteurs VHF ou GPS. Les animaux sont ainsi localisés à intervalle de temps régulier sur une période donnée, pouvant parfois dépasser un an. Ces localisations fourniront en quelque sorte un « poids d'utilisation » des variables considérées dans l'étude : plus le nombre de localisations associées à une modalité de variable est élevé, plus le poids d'utilisation est important. Une des difficultés de ce type d'étude réside dans la capacité d'obtenir un échantillon représentatif de la population que l'on souhaite étudier.

Pour pouvoir évaluer quels habitats sont plus ou moins sélectionnés, il faut disposer de la **disponibilité** dont jouissent les animaux. Elle est définie par Hall et al. (1997) comme *l'accessibilité et la disponibilité des composantes physiques et biologiques d'un habitat aux animaux*. Sa prise en compte n'est pas toujours aisée, car plusieurs questions vont se poser aux biologistes au moment de la mesurer. Il s'agit tout d'abord d'identifier les variables dont on pense qu'elles peuvent influencer la sélection d'habitat car l'animal les perçoit et qu'elles ont une signification pour lui (Morrison, 2001). Par ailleurs, à l'échelle individuelle, il faudra se poser la question de la limite au-delà de laquelle la ressource n'est plus considérée comme accessible, en prenant en compte les dimensions spatiales et temporelles (Erickson et al., 2001; Manly et al., 2002). Ces limites varient selon les espèces bien sûr mais peuvent également varier entre individus ou groupes d'individus en fonction des stratégies (e.g. divergence de stratégies entre groupes de migrants et groupes de résidents chez les ongulés migrateurs, (Fryxell and Sinclair, 1988).

Objectifs de l'étude

Comme nous avons pu le voir dans cette première partie, les grands herbivores occupent une place centrale dans les écosystèmes comme dans nos sociétés, à une époque où les menaces qui pèsent sur la biodiversité sont nombreuses. Au sein de ce groupe, le mouflon de Corse (*Ovis gmelini musimon var corsicana*) possède un statut particulier. Alors qu'il est considéré comme une espèce gibier dans certaines parties de l'Europe continentale où il a été hybridé (Uloth, 1972) avec divers *Ovis* sauvages et domestiques (on parle alors de mouflon méditerranéen), sa chasse est interdite en Corse et il devrait d'ici peu disposer d'un statut de protection national (voir Le mouflon de Corse : histoire récente et statut). C'est une espèce emblématique de la faune sauvage insulaire, un symbole de liberté et de grands espaces auquel les gens sont très attachés. Mais au-delà du symbole et de l'imagerie populaire, cet animal constitue un véritable trésor patrimonial, en particulier sur le plan génétique, au même titre que les populations présentes dans les grandes îles méditerranéennes (Chypre, Sardaigne). Des approches génétiques ont d'ailleurs permis de confirmer que les animaux présents sur ces îles avaient conservé un ensemble de gènes rares, véritable vestige des populations originelles dont ils sont issues après les premières vagues de domestication du genre *Ovis* (Chessa et al., 2009; Guerrini et al., 2015). Elles portent donc un fort enjeu de conservation et figurent à ce titre aux annexes II et IV de la Directive "Habitats-Faune-Flore", et à l'annexe III de la Convention de Berne. Cet enjeu est d'autant plus marqué, que les effectifs de l'espèce ont connu un déclin très marqué au début du 20^{ème} siècle (Pfeffer, 1967). Aujourd'hui, seuls deux noyaux de populations géographiquement déconnectés persistent (population du Cinto au nord de l'île et population de Bavella au sud). Ces deux populations présentent cependant une dynamique démographique particulièrement faible (Benedetti et al., non publié; Ciuti et al., 2009; Dubray, 1988) qui pose la question du devenir à long terme de l'espèce sur l'île. Identifier les facteurs en cause constitue donc un enjeu de gestion majeur.

Plusieurs facteurs ont été évoqués comme pouvant être particulièrement limitant pour la dynamique des deux populations : la qualité et la distribution des ressources (Ciuti et al., 2009) ainsi que l'impact des activités humaines (chasse au sanglier, tourisme, réchauffement climatique) (Dubray, 1988). Dans ce contexte, l'étude des variables qui influencent le comportement spatial des animaux et notamment la façon dont ils utilisent et sélectionnent leur habitat constitue un axe de réflexion incontournable. La réponse à ces questions pourrait aider les gestionnaires à travailler sur la dynamique de ces populations, en s'appuyant sur de nouveaux outils de gestion.

Cette étude a donc pour but d'acquérir des connaissances sur la sélection d'habitat du mouflon de Corse à travers trois des quatre niveaux de sélection définies par Johnson (1980) :

- (1) Dans un premier temps nous avons travaillé à **l'échelle populationnelle** (niveau I de Johnson) pour étudier les facteurs (naturels et anthropiques) impactant la probabilité d'occupation des parcelles par l'espèce, à partir d'un protocole de type présence-absence (MacKenzie et al., 2005) (voir Partie III : étude de la sélection à l'échelle populationnelle). Cet axe de recherche à large échelle spatiale nous a permis d'identifier les facteurs les plus impactants en terme de valeur sélective. Les modèles d'occupation définis à partir de cette analyse ont été utilisés pour produire des cartes d'habitats favorables en vue de futurs relâchers d'animaux issus de la population de Bavella (voir Cartes d'habitats favorables (HSM)).
- (2) Dans un second temps, nous nous sommes placés à **l'échelle individuelle** (niveaux II et III) pour étudier la sélection de l'habitat par les animaux à différentes saisons de l'année (voir Partie IV : étude de la sélection à l'échelle individuelle). Ce travail a été réalisé à partir de données GPS recueillies sur des individus de la population du Cinto entre 2011 et 2015. Nous avons cherché à identifier les variables environnementales qui influencent la sélection de l'habitat et les variations interindividuelles dans cette sélection en combinant approche exploratoire et inférentielle.

Avant d'aborder ces parties, nous présentons le modèle biologique étudié, le mouflon de Corse à travers ses origines, son statut et des éléments sur sa biologie et son écologie (voir L'espèce étudiée : le mouflon de Corse). Nous complétons cette partie par une description des populations de l'espèce ainsi que des sites d'études.

Partie II : contexte méthodologique

L'espèce étudiée : le mouflon de Corse

1. Taxonomie et origines

Les mouflons sont des ongulés sauvages appartenant à l'ordre des *artiodactyles* (nombre pair de doigts porteurs). Ils sont caractérisés par la présence d'un pré-estomac compartimenté qui leur confère une aptitude à mastiquer les aliments régurgités et l'absence d'incisives à la mâchoire supérieure, ce qui les range dans le sous-ordre des *ruminants*. La présence de cornes persistantes chevillées sur un os frontal permet de les rattacher à la famille des *bovidés*. Au sein de cette famille, le genre *Ovis*, regroupe l'ensemble des ovins sauvages (mouflons) et domestiques (mouton). La taxonomie de ce groupe a fait l'objet de nombreuses révisions, en raison des hybridations possibles entre formes sauvages et domestiques, favorisées par des processus anthropiques (domestications, migrations, introductions), et elle fait actuellement toujours débat (Cugnasse, 1994; Geist, 1971; Hiendleder et al., 2002, 2002; Nadler et al., 1973; Pfeffer, 1967; Rezaei et al., 2010; Uloth, 1972). L'origine du genre en revanche fait d'avantage consensus. Le plus vieux fossile qui puisse être rattaché au genre a été retrouvé en Chine (*Ovis shantungensis*), il est daté d'un millions d'années et son origine remonterait à environ 2,5 millions d'années (Teilhard de Chardin and Piveteau, 1930). A partir de ce foyer supposé, différentes formes auraient émergé, en suivant deux axes de colonisation, un premier en direction de l'ouest, l'autre vers l'Amérique du Nord, via le détroit de Bering (Rezaei et al., 2010). Les espèces du genre *Ovis* peuvent aujourd'hui être classées en trois grands groupes (Figure 7) (Rezaei et al., 2010; Wilson and Mittermeier, 2009):

- Les moufloniformes, au sein desquels on trouve les urials *O. vignei* qui occupent l'Asie centrale (Afghanistan, Kazakhstan, Pakistan, Turkménistan, Ouzbékistan, Kashmir indien, Est de l'Iran) et *Ovis orientalis* (ou *gmelini* selon les auteurs), qui est présent en Asie occidentale (Turquie, Syrie, Iraq, Iran) et sur les grandes îles méditerranéennes (Corse, Chypre, Sardaigne).
- Les argaliformes rassemblés dans le taxon *O. ammon* (Chine centrale, Mongolie).
- Les pachycériformes qui sont présents en Asie orientale pour *O. nivicola* (Est de la Sibérie, Kamchatka) et en Amérique du Nord pour *O. dalli* (Alaska, Nord-Ouest du Canada) et *O. canadensis* (centre-Ouest du Canada, centre-Ouest des États-Unis, Californie mexicaine).

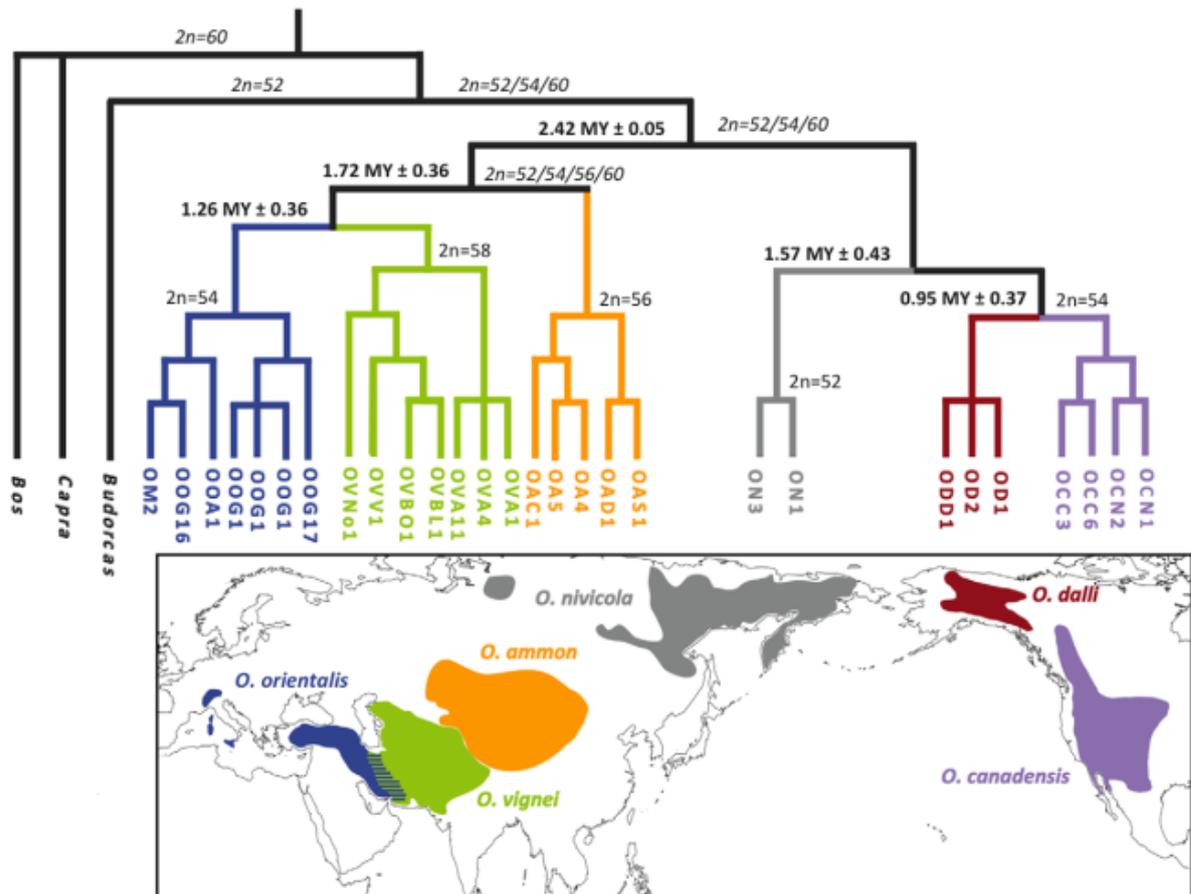


Figure 7 :Phylogéographie des espèces sauvages du genre *Ovis* d'après Rezai, 2010. La carte montre la distribution géographique des six espèces du genre *Ovis* d'après la classification de Nadler et al.(1973). Le chronogramme présenté est issu d'une analyse bayésienne basée sur le *Cyt b*. Les divergences de temps sont données avec un IC de 95%. Le nombre de chromosomes est donné pour chaque taxon.

L'arrivée des mouflons sur les îles méditerranéennes est liée à l'histoire humaine du néolithique. Entre -10 000 et -11 000 ans, des hommes issus des régions centrales du proche et moyen orient (Turquie, Irak, Iran) débutent un processus de domestication sur les mouflons et d'autres espèces sauvages (Chessa et al., 2009; Poplin, 1979). Une partie d'entre eux migrent le long du bassin méditerranéen, emmenant avec eux ces animaux, puis par cabotage, ils parviennent à atteindre les rivages des grandes îles, 3 000 ans plus tard environ (Figure 8). Quelques individus auraient alors échappé à la surveillance de ces premiers groupes d'éleveurs pour reformer des populations sauvages de mouflons à partir des zones refuges montagneuses (Poplin, 1979; Vigne, 1992). Ces animaux, issus de la première vague de domestication (Chessa et al., 2009), auraient conservé une grande partie des caractères primitifs des populations dont ils sont issus.



Figure 8 : illustration présentant l'arrivée des hommes du néolithique en Corse.

L'espèce sauvage à l'origine des populations de mouflons présentes sur les îles méditerranéennes ainsi que de toutes les formes domestiquées de moutons serait le Mouflon oriental ou arménien (*Ovis orientalis* ou *gmelini*) (Guerrini et al., 2015; Hiendleder et al., 1998; Rezaei, 2007). Si l'origine taxonomique semble faire consensus, l'origine géographique est plus incertaine. Certains auteurs suggèrent qu'il y aurait eu plusieurs centres de domestication associés à différents événements de migration (Hiendleder et al., 1998; Pedrosa et al., 2005; Tapio et al., 2006). Pour Rezaei en revanche (2007), il n'y aurait qu'un seul foyer qui serait situé entre l'est de l'Anatolie et les monts Zagros, en Iran.

Il ne fait aucun doute en revanche que les mouflons qui ont fait souche sur les grandes îles méditerranéennes sont à l'origine de l'ensemble des populations présentes en Europe continentale (Uloth, 1972). A partir du XVIII^e siècle, des spécimens sont capturés en Corse et en Sardaigne pour être introduits sur le vieux continent puis dans d'autres régions du monde (Bon et al., 1991; Uloth, 1972). Dans un premier temps, ces introductions ont une vocation cynégétique, d'enrichissement de parcs zoologiques ou encore d'agrément. Par la suite elles serviront à la création de populations sauvages. Quel que soit l'objectif recherché, il est admis que ces mouflons introduits ont, à un moment ou à un autre, été en contact avec d'autres formes sauvages ou domestiques du genre *ovis* et hybridé de façon volontaire (sélection de trophée...) ou involontaire. A notre connaissance, il n'existe pas sur le continent de populations *in natura* ou en enclos issues de ces réintroductions pour lesquelles il puisse être établi avec certitude qu'il n'y a pas eu d'hybridation.

Une révision taxonomique a été proposée par Cugnasse (1994), qui prend en compte l'origine géographique et ces phénomènes d'hybridation. Les différentes sous espèces présentes sur les îles méditerranéennes sont rassemblées sous la dénomination *Ovis gmelini musimon*, les termes *corsicana*, *musimon* et *ophion* faisant référence respectivement aux populations de Corse, de Sardaigne et de Chypre. Les mouflons introduits sont quant à eux désignés sous les termes de « mouflons méditerranéen » et *Ovis gmelini musimon* x *Ovis* sp., faisant ainsi référence à la fois aux origines et aux croisements entre mouflons et moutons.

Nous nous baserons sur ces références taxonomiques dans le cadre de ce mémoire. Toutefois pour des questions de clarté et de lisibilité, nous utiliserons le terme générique de « mouflon » pour désigner les populations vivant en Corse et sur le continent européen dans leur ensemble lorsque le sujet est commun. Nous préciserons l'origine géographique quand cela est nécessaire.

2. Le mouflon de Corse : histoire récente et statut

Comme cela a été évoqué précédemment, le mouflon est arrivé en Corse il y a environ 8000 ans (Poplin, 1979; Vigne, 1992). La population va croître au fil des siècles, occupant une aire de répartition bien plus large qu'aujourd'hui, comme l'atteste la toponymie sur l'île (Dunoyer, 1867). Parallèlement, la population humaine insulaire augmente et l'accentuation de la pression humaine oblige progressivement les animaux à trouver refuge dans les secteurs les plus montagneux. Au XIX^{ème} siècle, il est largement chassé et dans les secteurs où il subsiste, il représente une part importante de l'alimentation carnée des habitants (Noblet, 1987). Les décennies qui suivent la fin de la première guerre mondiale marquent un tournant pour l'espèce. Les hommes, qui sont revenus de la guerre avec leurs armes, plus précises et permettant des tirs à de plus grande distance, déciment les populations. Pfeffer (1967) estime qu'en 1950, elles se limitaient à quelques dizaines d'individus, répartis dans les massifs du Cintu et de Bavella. L'espèce est alors au bord de l'extinction. Deux mesures décisives vont être prises pour assurer la survie du mouflon en Corse : la création des réserves de chasse de Bavella (1950) et d'Ascu (1953) qui vont servir de zones refuge et l'interdiction de sa chasse sur toute l'île à partir de 1953.

Aujourd'hui le mouflon de corse (*Ovis gmelini musimon var corsicana*) présente un **statut** ambiguë, caractérisé par une contradiction réglementaire entre droit français et droit européen. On retrouve ce double statut également pour le cerf de Corse (*Cervus elaphus var corsicana*). Dans le droit européen, le mouflon de Corse, qui est différencié du mouflon méditerranéen (*Ovis gmelini musimon* x *Ovis* sp.), est désigné sous le terme d'*Ovis ammon musimon* (populations naturelles de Corse et de Sardaigne). Il est inscrit à ce titre aux annexes II et IV de la Directive Habitats. Il est par ailleurs inscrit à l'annexe III de la convention de Berne sous l'appellation *Ovis aries (musimon, ammon)*. Enfin, il est classé comme vulnérable sur la liste rouge de l'UICN sous l'appellation *Ovis gmelini*. On note à nouveau le flou qui règne quant à la classification du genre *Ovis* puisque la même espèce (ou groupe d'espèce) est désignée sous trois appellations différentes.

Au niveau national, le Mouflon (de Corse et méditerranéen) a le statut d'espèce de gibier dont la chasse est autorisée. Il est soumis au plan de chasse obligatoire depuis 1978. En Corse, sa protection repose donc uniquement sur l'interdiction de tir datant de 1953, mentionnée chaque année dans l'arrêté d'ouverture de la chasse. En outre, une instruction ministérielle datant du 10 février 1989 interdit aux préfets "toute délivrance d'autorisation de transport de mouflons vivants à destination de la Corse". Son statut de protection réglementaire est actuellement de ce fait pratiquement nul, car il ne relève que d'une simple infraction à l'arrêté d'ouverture de la chasse.

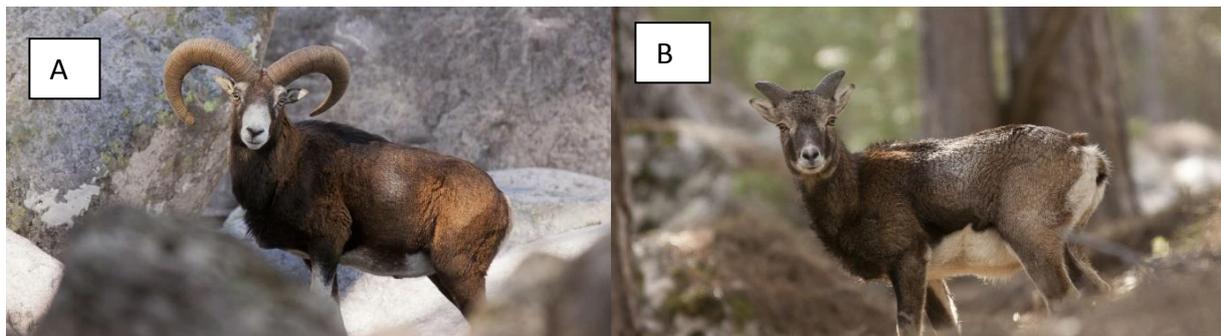
Pourtant les choses pourraient évoluer rapidement. En effet un dossier a été déposé auprès du ministère de la Transition écologique et solidaire afin de classer le mouflon de Corse en tant qu'espèce protégée. L'instruction à ce jour est en cours.

3. Description et biologie

Les données relatives à la morphologie, ainsi que certains éléments de biologie (régime alimentaire, dynamique de population) sont issues du programme régional de conservation et de développement du mouflon de Corse (Benedetti et al., données non publiées). Les données disponibles sur les populations vivant en Corse étaient jusqu'à présent très parcellaires. Ce programme contribue à enrichir nos connaissances sur l'espèce dans un objectif de conservation.

Morphologie

Les mouflons (*Ovis Gmelini*) rattachés au groupe des moufloniformes (voir Taxonomie et origines) sont les plus petits parmi toutes les espèces de mouflons. La hauteur au garrot varie entre 65 et 90 cm chez les mâles et 62 et 78 cm chez les femelles, pour un poids variant respectivement de 35 à 50kg et de 25 à 35kg. Les mâles portent des cornes constituées d'un pivot osseux recouvert d'un étui corné qui croissent et s'enroulent avec l'âge (Figure 9). Leur croissance en longueur et en circonférence présente des variations individuelles, qui sont en grande partie liées à la disponibilité des ressources alimentaires (longueur maximale : 79cm; circonférence maximale : 25cm ; n=132). Cette croissance connaît par ailleurs un ralentissement saisonnier qui se traduit par la présence de « cernes » permettant d'estimer l'âge des mâles. Certains auteurs mettent en relation ce ralentissement avec la diminution de ressources à certaines période de l'année (Geist, 1966), d'autres suggérant que l'arrêt de croissance à la période du rut serait plutôt en lien avec les taux de testostérones élevés présent dans le sang (Toledano-Díaz et al., 2007). Chez les femelles, le taux de présence de cornes varie considérablement d'une population à l'autre. Ainsi les femelles de Chypre sont acères alors que dans le massif du Sancy (Puy-de-Dôme), la proportion d'individus cornues atteint 30% (Rigaud, 1985). En Corse, on observe une nette différence entre les deux populations : dans le massif du Cintu, cette proportion se situe autour de 10 %, tandis que dans la population de Bavella, le pourcentage atteint 40%.



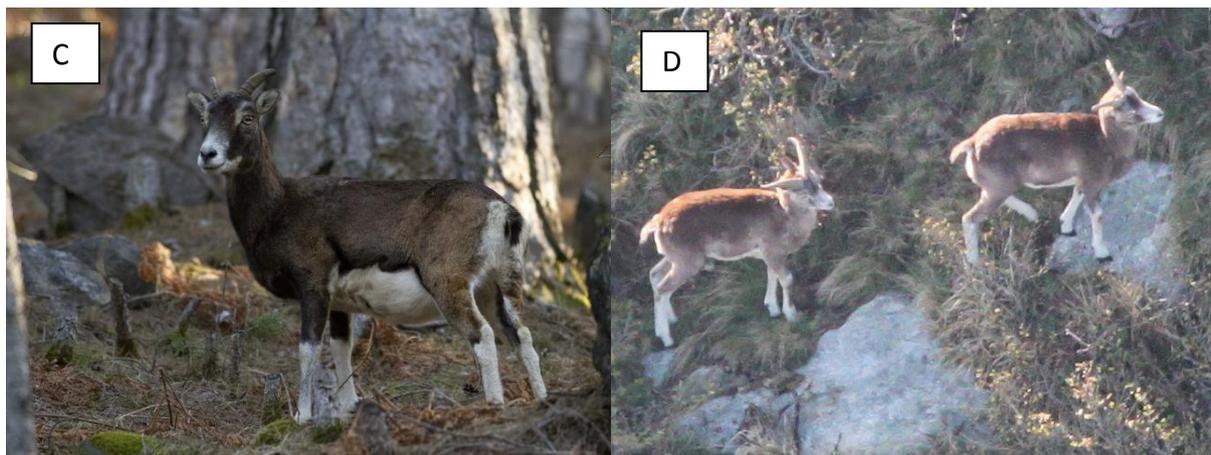


Figure 9: illustration de différents cas de figures concernant le port des cornes chez le mouflon de Corse. A/ Mâle adulte (Massif du Cintu). B/ Agneau mâle-on note la base triangulaire de la corne (Massif du Cintu). C/ Femelle cornue-on note la différence avec un agneau mâle, forme plus cylindrique à la base (Massif du Cintu). D/ Femelle cornue et jeune mâle- on note la longueur importante des cornes de la femelle et la différence de circonférence à la base par rapport au mâle (Massif de Bavella)

Éléments de biologie et d'écologie

Nous n'aborderons pas dans cette partie la façon dont le mouflon de Corse occupe l'espace ni ses habitats de prédilection car ces éléments seront largement abordés plus loin (Partie III et IV). En revanche, nous apportons ici des éléments importants liés au régime alimentaire et à l'organisation sociale.

-Régime alimentaire-

Le mouflon est réputé pour son éclectisme alimentaire, qui associé à d'autres facteurs biologiques et comportementaux, lui a permis de s'implanter durablement dans des milieux très variés (pelouses, landes, maquis, forêt, zones rocheuses), pourvu que le sol soit bien drainé (Auvray, 1983; Bon et al., 1991; Gonzalez, 1984; Pfeffer, 1967; Rigaud, 1985). Pour autant, cette espèce est classée, au vu de ses caractéristiques physiologiques, parmi les pousseurs, qui consomme majoritairement des graminées ou d'autres espèces herbacées. Afin d'y voir plus clair, Marchand et al. (2013) ont analysé les données sur le régime alimentaire du mouflon issues de 51 sites d'études répartis dans le monde (30 analyses de contenus issus du rumen, 21 analyses de fèces). Comme on pouvait s'y attendre, les plantes herbacées graminoides (Graminae, Cyperacea, Juncaceae) représentent le pourcentage le plus élevé, en moyenne 35% du régime alimentaire (amplitude : 0 à 91%), ce qui confirme l'importance de ces végétaux dans l'alimentation du mouflon. Les plantes herbacées des autres familles représentent en moyenne 24% (amplitude : 0 à 93%) et les espèces ligneuses 16% (amplitude : 0 à 55%), cette dernière proportion pouvant atteindre 19% dans le bassin méditerranéen. Cette synthèse confirme la capacité du mouflon à se nourrir d'une large gamme de plantes et sa capacité à s'adapter dans le temps et dans l'espace aux disponibilités de la ressource. Ces travaux ont exclu de l'analyse les données issues de la thèse de Pfeffer (Pfeffer, 1967), seule étude qui aborde la question du régime alimentaire du mouflon en Corse, car il s'agit d'observations directes fournissant une liste de plantes consommées par des animaux de la population de Bavella. Ces observations sont néanmoins informatives. Elles nous révèlent que bien que le nombre d'espèces absorbées soit élevé (95 taxons consommés observés), le nombre de plantes qui constitueraient son régime de base serait beaucoup plus réduit, composé dans cette région en grande partie d'herbacées, d'arbousier (*Arbutus unedo*) de

cytise velu (*Cytisus villosus*), de ronces (*Rosa sempervirens*) et de quelques feuillus. Les proportions respectives varieraient en fonction des saisons, en lien avec la disponibilité et le milieu occupé. A l'automne 2016, un échantillon de fèces a été prélevé (n=105) dans l'aire de répartition de la population du Cinto pour préciser le régime alimentaire de l'espèce à cette saison. Les premiers résultats montrent que le mouflon consommerait majoritairement des espèces ligneuses (64%), puis des espèces herbacées de type graminioïde (21%) et non graminioïde (15%) (Josa, 2018).

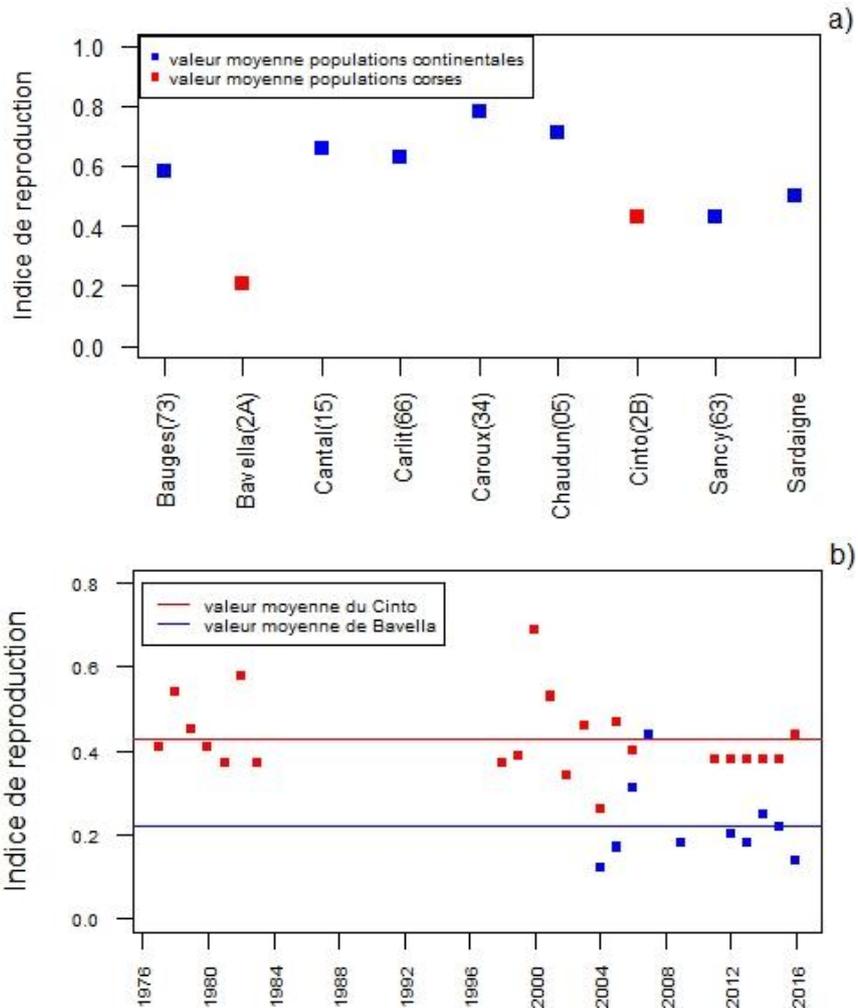
-Organisation sociale-

Le mouflon est un animal qui fait preuve d'une forte tendance au grégarisme et à la sédentarité (Darmon et al., 2007). La taille des groupes est très variable et la composition évolue au cours de l'année, avec une ségrégation sociale assez forte qui porte à la fois sur le sexe des individus, mais aussi sur leur âge (Bon et al., 1990; Bourgoïn et al., 2018; Cransac et al., 1998; Le Pendu et al., 1995, 1996, 2000). Elle peut être mise en relation avec les stratégies d'alimentation, de reproduction, de préférences sociales ou encore de gestion du temps qui diffère en fonction des catégories d'individus (Bourgoïn et al., 2018). L'organisation sociale qui est le plus souvent observée chez le mouflon détermine ainsi d'une part des groupes matriarcaux composés de femelles adultes, accompagnées des jeunes de l'année et éventuellement de l'année précédente, d'autres part des mâles adultes en petits groupes ou isolés. Cette structure de base est toutefois modifiée entre octobre et février. A la mi-octobre, les mâles se mettent en quête de femelles en œstrus et rejoignent les groupes matriarcaux pour participer au rut qui a lieu aux mois de novembre et décembre (Bon et al., 1993; Pfeffer, 1967). Les groupes mixtes ainsi formés demeurent instables (organisation sociale de type fission/fusion - Seigle-Ferrand, 2017; Vander Wal et al., 2015), au gré des déplacements des mâles, jusqu'à leur départ en février-mars (Bon et al., 1992; Pfeffer, 1967). Les femelles peuvent participer à la reproduction dès 6 mois (agnelles) mais le plus souvent l'âge de première reproduction (primiparité) chez le mouflon est de 1.5 ans (ou deuxième année) avec une mise bas à deux ans (ou troisième année) (Garel et al., 2005). Elles donnent naissance à un agneau, voire deux plus rarement (Bon et al., 1993; Pfeffer, 1967). La date de mise bas est variable selon les populations. Ainsi à Bavella en Corse, les mises bas ont lieu entre le milieu et la fin du mois d'avril, tandis que les premières naissances au sein de la population du Cinto sont observées trois semaines plus tard (Benedetti et al., données non publiées; Dubray, 1988; Pfeffer, 1967).

Dynamique de population

L'indice de reproduction (rapport du nombre d'agneaux sur le nombre de femelles) des populations corses est particulièrement faible (en particulier dans la population de Bavella) comparé aux valeurs observées sur le continent (Figure 10a et b). Bien que cet indice ne permette pas de distinguer une mauvaise fécondité d'une mauvaise survie juvénile, il confirme comme évoqué précédemment, la faible dynamique démographique des populations corses de mouflons

Figure 10 : Indice de reproduction estimé dans différentes populations de mouflons. a) valeur moyenne enregistrée dans différentes populations françaises et sardes (populations corses en rouge) b) évolution de l'indice dans les deux populations corses.



La valeur enregistrée à Bavella interpelle quant aux capacités de renouvellement de la population et son maintien. Des indices de reproduction comparables sont observés en Sardaigne (IR=0.5), ce qui appuierait l'hypothèse de la faiblesse des ressources alimentaires, en lien notamment avec les latitudes où sont installées les populations (Ciuti et al., 2009, voir figure 2 la relation entre IR et latitude).

A titre de comparaison, l'indice de reproduction observé dans l'enclos de Quenza (voir Populations de Corse et programmes associés) sur des animaux issus de la population de Bavella, qui sont nourris à volonté, approche les 1.

Concernant la population du Cinto, un protocole de Capture Marquage Recapture (CMR) mis en place en vallée d'Asco (voir Site et méthode de capture) a permis d'estimer le paramètre de survie de la population dans la vallée. Ce paramètre constitue une composante majeure de la dynamique de population. Il se situerait entre **0.48 et 0.55** (0.48 [0.29-0.75] VHF/n=63 ; 0.55 [0.30-0.75] marques optiques/n=68). En comparaison, Cransac & al (1997) estimaient en moyenne cette valeur sur les différentes classes d'âge à **0.80 (±0.04 n=177)** pour les mâles et **0.91 (±0.04 n= 169)** pour les femelles dans la population du Caroux, entre 1986 et 1994.

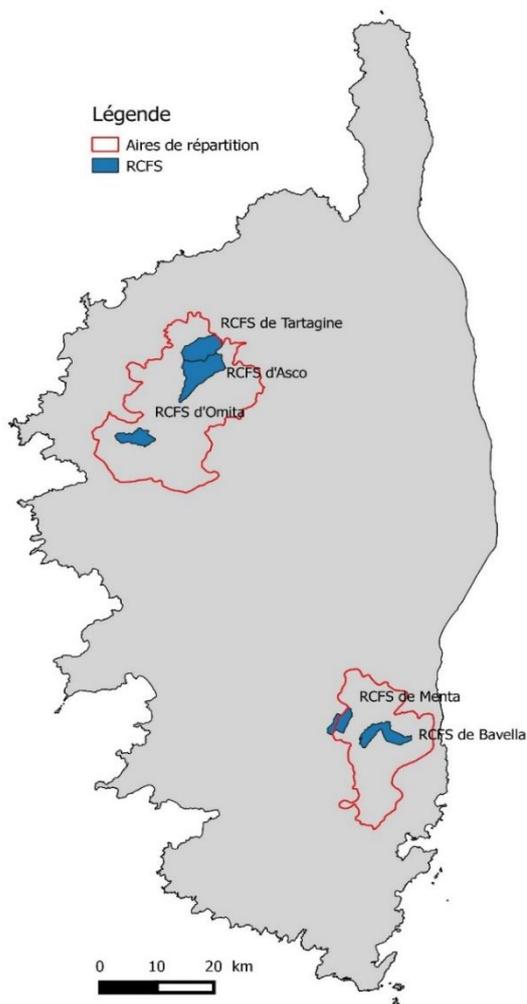
Le taux de survie très bas estimé à Asco doit néanmoins être considéré avec beaucoup de précaution. En effet l'échantillon n'est pas représentatif de l'ensemble des classes d'âge de la population (âge médian 9 ans, alors que la longévité maximale des mâles se situe autour de 12 ans). Par ailleurs, les captures interviennent en hiver, à une période où les animaux sont affaiblis par la disponibilité limitée des ressources alimentaires et le parasitisme qui peut être très intense. Par conséquent, il est possible que nous capturons les animaux les plus faibles, en quête de ressources alimentaires, et que de fait l'échantillonnage s'en trouve biaisé. Pour autant, ces valeurs illustrent malgré tout les conditions difficiles auxquelles sont confrontés les animaux en période hivernale, qui entraînent une mortalité importante chez les individus les plus faibles.

Les indices de reproduction et les taux de survie très bas observés chez le mouflon de Corse expliquent la faible dynamique de population de l'espèce et l'expansion limitée de son aire de répartition. Mais elles n'apportent pas de réponses pour autant sur les causes de cette faiblesse. Pour répondre à ces questions, une des voies consiste à étudier l'environnement dans lequel évoluent les animaux pour comprendre la façon dont ils occupent et exploitent le milieu : comment les animaux sélectionnent-ils leur habitat, quels comportements adoptent-ils face aux dérangements, de quoi se compose leur régime alimentaire aux différentes saisons ? Notre étude s'intègre dans cette démarche et ce questionnement scientifique.

Populations et sites d'études

1. Populations de Corse et programmes associés

Le mouflon occupe en Corse deux aires de répartition disjointes (Figure 11).



La **population dite du Cintu**, située dans le nord-ouest de l'île, occupe une surface de 55 000 ha, dont 7000 ha sont classés en Réserve de Chasse et de Faune Sauvage (3 RCFS, Figure 11). Dans le sud-est, la **population dite de Bavella** couvre une superficie d'environ 30 000 ha, avec 2 588 ha placés sous la protection de 2 RCFS. Ces populations sont suivies et étudiées dans le cadre d'un Programme de Recherche et de développement débuté en 2011, qui comporte trois volets : (i) études et recherche, (ii) gestion et développement et (iii) communication. Il est piloté par l'Office national de la Chasse et de faune Sauvage (ONCFS) et l'Office de l'Environnement de la Corse (OEC) et les missions sont réalisées avec l'appui des établissements partenaires opérationnels (PNRC², ONF³, LDA 2B⁴) et financiers (OEC, DREAL⁵).

La population du Cinto a été suivie jusqu'en 2015 par le biais d'un protocole de Capture Marquage Recapture réalisé dans le cadre du programme de recherche.

Figure 11 : aires de répartition des populations de mouflons en Corse et réserves de chasses et de faune sauvage incluses dans les limites

Les données issues de ce protocole ont été utilisées dans l'analyse à l'échelle individuelle (voir Partie IV : étude de la sélection à l'échelle individuelle). Les données traitées à l'échelle

² PNRC : Parc Naturel Régional de Corse

³ Office National des Forêts

⁴ LDA2B : Laboratoire départemental d'Analyse de Haute-Corse

⁵ DREAL : Direction Régionale de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement

populationnelle proviennent en revanche d'un protocole mis en œuvre spécifiquement pour cette étude (Partie III : étude de la sélection à l'échelle populationnelle).

La population de Bavella est suivie par comptages aériens depuis 2011 (8 vols identiques répétés tous les ans entre le 15 mai et le 15 juin). Entre 2003 et 2007, 18 mouflons ont été capturés au sein de cette population de Bavella, dans le cadre du programme Life « Conservation et extension des populations de mouflons corses en Corse », pour être placés dans un enclos d'élevage situé sur la commune de Quenza. Ce programme avait pour objectif de réintroduire des animaux *in natura*, au sein ou en limite de l'aire de répartition, afin d'aider à la conservation de cette population vulnérable. Aujourd'hui, les effectifs enregistrés dans l'enclos géré par le Parc Naturel Régional de Corse permettent d'envisager les premiers relâchers, prévus pour le début de l'année 2020. L'ONCFS est chargé en amont de définir des sites écologiquement favorables. Une étude a pour cela été mise en place en 2017, qui utilise différentes approches méthodologiques (Charrier et al., 2018). Nous y avons intégré l'approche développée à l'échelle populationnelle pour proposer des cartes d'habitats favorables sur les futures zones de relâcher (*Habitats Suitability Maps, HSM*) (voir Cartes d'habitats favorables (HSM)).

2. Description des sites d'études

Notre étude repose sur des données acquises sur deux sites à des échelles spatiales différentes, au sein de l'aire de répartition de la population du Cinto (Figure 12). Le site « populationnel » englobant le site « individuel », la description qui suit est globale et commune aux deux sites. Nous utiliserons le terme générique de zone d'étude.

Situation et topographie

La zone d'étude est localisée sur le grand massif du Cinto (42°22'44"N, 8°56'44"E), dans le département de Haute Corse (2B).

Le relief est très accidenté, avec des altitudes qui varient entre 800m et 2706m et des pentes très fortes (plus de 25% de la zone présente une pente > 30°, avec un maximum à 77°)

Climat

La Corse est marquée climatiquement par un creux estival important des précipitations, associé à des températures élevées, ce qui la classe dans les climats de type méditerranéens.

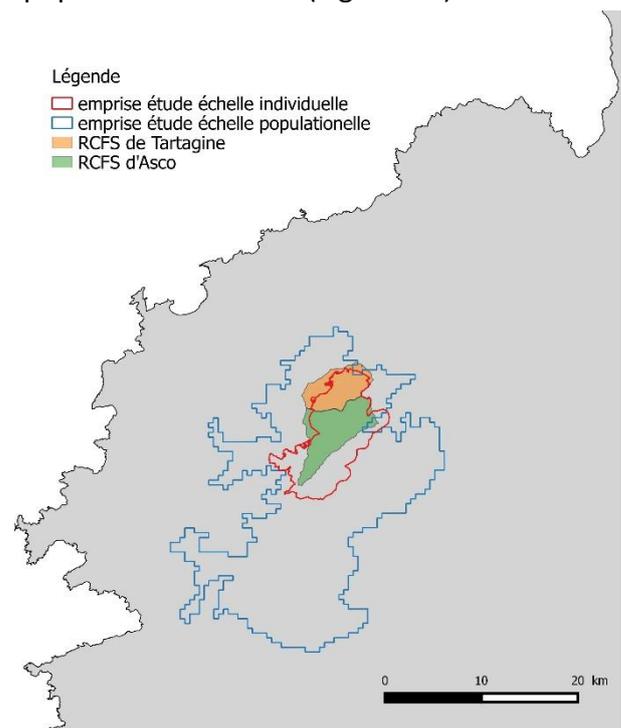


Figure 12 : localisation et emprise des sites d'études aux deux échelles d'analyse

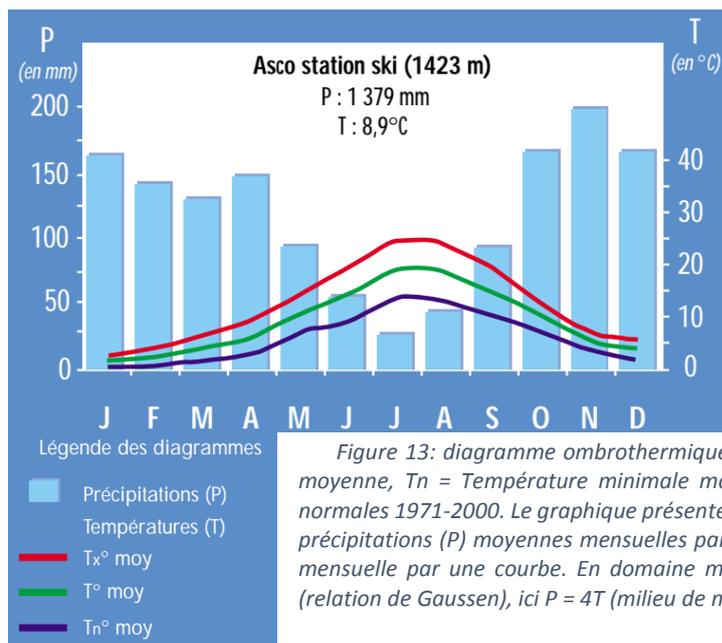


Figure 13: diagramme ombrothermique de la station d'Asco (Tx = Température maximale moyenne, Tn = Température minimale moyenne). Le diagramme est construit à partir des normales 1971-2000. Le graphique présente, sur une échelle à double graduation, la hauteur de précipitations (P) moyennes mensuelles par des histogrammes et la température (T) moyenne mensuelle par une courbe. En domaine méditerranéen, l'échelle respecte la relation $P = 2T$ (relation de Gaussen), ici $P = 4T$ (milieu de montagne) (d'après Rome and Giorgetti, 2007)

Toutefois les variations importantes de températures et de précipitations lorsque l'on passe du littoral aux hauts sommets, permettent de distinguer plusieurs ensembles climatiques. Simi (1964) a proposé de distinguer deux ensembles pour les secteurs d'altitude :

- un climat méditerranéen d'altitude (600-1200m), à températures moyennes annuelles comprises entre 13°C et 10°C (température moyenne sur la zone : 12.35°C) avec des variations saisonnières marquées (amplitude sur la zone : -5.5°C – 46°C), une saison estivale très chaude et des hivers rigoureux. Les précipitations varient entre 800mm à 1500mm, avec une longue saison sèche (plus de trois mois) et des chutes de neige hivernales régulières (Figure 13).

- un climat à tonalité alpine (au-dessus de 1200m), à hiver rigoureux, avec des contrastes saisonniers et quotidiens de températures (température moyenne sur la zone : 10.51°C ; amplitude sur la zone : -6.5°C – 42.5°C). Le manteau neigeux peut être important (>3m à 2360m cet hiver par exemple -nivose Cinto-Rotondo).

Végétation

Les données de végétation détaillées ici sont issues des cartes produites dans le cadre de ce projet, avec l'appui du Conservatoire Botanique National de Corse (voir Partie III , Covariables environnementales étudiées).

Notre zone d'étude, qui se situe au-dessus de 800m d'altitude, s'étend de l'étage supraméditerranéen à l'étage alpin (Figure 14). Les forêts de pins (Pin Laricio *Pinus nigra* subsp. *Laricio*, accompagné du Pin maritime *Pinus maritimus* en versant sud) sont les formations les plus abondantes (22% de la surface totale de la zone) dans les étages inférieurs (supraméditerranéens et montagnards). Dans les secteurs les plus frais, des formations de type hêtraie peuvent se mettre en place (*Fagus sylvatica*), mais elles occupent des surfaces limitées (2%). Les différentes formations de maquis haut ou bas rencontrées à ces étages représentent 27% de la surface. Elles sont dominées par les formations à genêts de Salzmann (*Genista salzmannii*, var *salzmannii* 5.4%) et la bruyère arborescente dans certains secteurs (*Erica arborea*, 4.8%). En remontant vers les étages montagnards et cryo-roméditerranéens, on trouve majoritairement, souvent en mélange, les formations à genévriers nains (*Juniperus communis* subsp. *Alpina*, 10.9%) et les formations à genêts de Lobel (*Genista salzmannii* var *lobelioides* 11.4%). L'étage subalpin, le plus souvent en versant nord, est le domaine de l'aulne odorant (*Alnus alnobetula* subsp. *Suaveolens*, 8%), où l'espèce domine largement. Il est intéressant de noter que les formations de type pelouses sont très peu représentées (2%).

Activités humaines

Les dernières décennies ont enregistré une déprise agricole et pastorale importante dans de nombreux secteurs qui a conduit à l'extension de certaines forêts et de vastes zones de maquis. Les élevages caprins et ovins qui demeurent dans ces montagnes sont extensifs et limités en effectif. Les bovins posent en revanche un réel problème écologique car il s'agit le plus souvent d'animaux divagants, en nombre important. Il n'y a pas à notre connaissance de littérature qui traite de la compétition alimentaire qui pourrait exister entre ongulés sauvages et domestiques, sur des territoires de montagne méditerranéens. Cependant ce type de compétition a pu être observé dans d'autres zones géographiques (Etats-Unis: Beck and Peek, 2005; Asie : Mishra et al., 2004; Afrique :Prins, 2000).

Enfin, il faut évoquer la présence du GR20, qui traverse notre zone d'étude du Nord au Sud. Ce sentier très prisé, des randonneurs attire chaque année un peu plus de monde. En 2017, ils étaient près de 30000 à l'avoir emprunté.

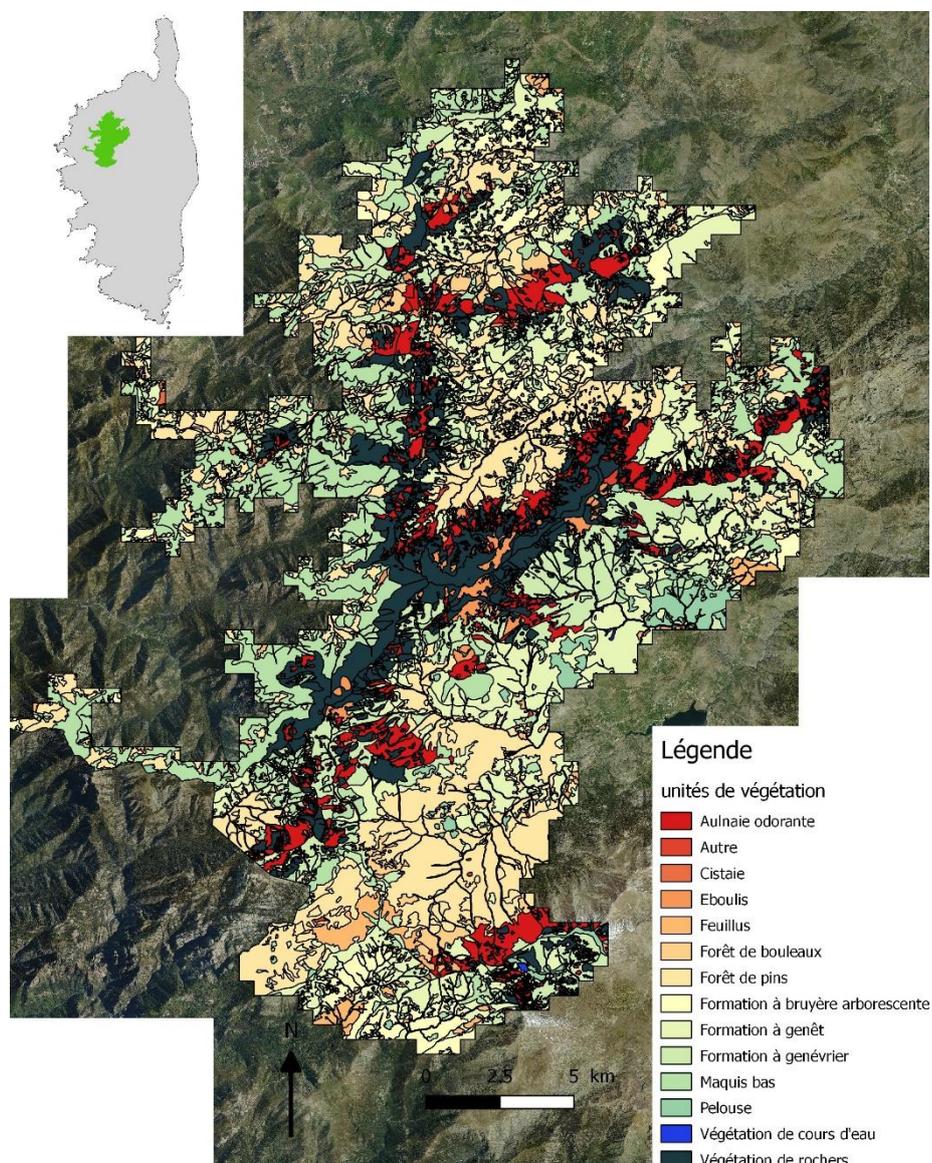


Figure 14 : unités de végétation présentes sur la zone d'étude

Partie III : étude de la sélection à l'échelle populationnelle

Introduction

Pendant longtemps, les scientifiques se sont intéressés aux dynamiques de population des espèces afin d'estimer leur abondance et les différents paramètres démographiques associés. Lorsqu'on travaille à une large échelle, ces méthodes peuvent s'avérer lourdes et coûteuses à mettre en place (MacKenzie et al., 2005; Williams et al., 2002), ce qui dans le contexte actuel de réduction de moyens est très préjudiciable (Whitaker, 2003). Dans bien des cas, une estimation de la probabilité de présence peut constituer une approche suffisante, en particulier si le protocole mis en place permet d'assurer un suivi pérenne à une large échelle spatiale et temporelle. Dans ce contexte, différentes méthodes permettant de modéliser la distribution des espèces sont apparues, souvent regroupées sous le terme d'« *habitat suitability models* » (HSM) (voir Elith et al., 2006; Thuiller and Münkemüller, 2010 pour une revue des méthodes et une comparaison). Bien qu'elles reposent sur des outils statistiques différents, ces méthodes concourent au même objectif, à savoir caractériser l'occupation du milieu par une espèce en fonction de variables environnementales clés et proposer des cartes prédictives de cette probabilité de présence (Hirzel and Le Lay, 2008). Face aux changements climatiques qui s'opèrent et aux problématiques de conservation des espèces que cela entraîne, ce type d'outil apporte une information précieuse aux gestionnaires et conservateurs (voir Une gestion complexe mais nécessaire).

Parmi les HSM, on distingue (1) les modèles basés sur des données de présence seule (i.e. seules les données de présence sont enregistrées sur le terrain) (2) des modèles basés sur des données de type présence/absence (i.e. chaque site échantillonné est parcouru ou observé pour déterminer la présence ou l'absence de l'espèce) (Hirzel et al., 2006; Tsoar et al., 2007). Les deuxièmes peuvent nécessiter de mettre en place des protocoles plus lourds mais ils sont plus informatifs et de fait aboutissent bien souvent à des modèles plus précis (Brotons et al., 2004). Un des principaux écueils de ces modèles réside cependant dans la notion de détection imparfaite des animaux. Ainsi l'absence d'une espèce sur un site peut provenir de trois raisons : (1) l'habitat est inadéquat (2) l'habitat est adéquat mais n'a pas encore été colonisé ; dans ces deux cas l'espèce est bien absente ; (3) l'espèce est présente mais n'a pas été détectée. Occupation du milieu et détectabilité sont donc intimement liés et indissociables dans les données collectées sur le terrain. Les deux derniers cas, souvent dénommés « fausses absences », peuvent influencer sérieusement les modèles de type présence/absence. Au début des années deux mille, de nouveaux modèles (*occupancy models* ou *site occupancy*) ont été développés pour répondre à cette problématique de détection imparfaite des espèces sur des sites (MacKenzie et al., 2002, 2003, 2004). Ils reposent sur l'observation répétée de sites échantillonnés où l'opérateur note la détection/non détection de l'espèce cible (voir Principe de la méthode), ce qui permet d'estimer indépendamment les probabilités de détection et d'occupation du site. Ces modèles ont été largement éprouvés et utilisés pour étudier la sélection d'habitat à une large échelle dans différents groupes d'espèces (amphibiens : Bailey et al., 2004; ongulés : MacKenzie, 2006; oiseaux : MacKenzie et al., 2003).

Cette méthode nous a semblé très adaptée pour étudier la sélection d'habitat du Mouflon en Corse à l'échelle populationnelle. Nous avons choisi de l'appliquer en période estivale, en zone ouverte d'altitude, en raison des contraintes méthodologiques (voir Principe de la méthode et Protocole d'échantillonnage mis en place). A cette période de l'année, trois contraintes majeures s'imposent aux animaux qui sont susceptibles d'influencer leur

comportement spatial : l'alimentation, la thermorégulation et le dérangement d'origine anthropique (Bourgoin et al., 2011; Marchand et al., 2015b).

La problématique du meilleur compromis entre alimentation et protection thermique (*food/cover trade-off*) est déterminante à cette période de l'année (Mysterud and Østbye, 1999). Pour y faire face, le mouflon comme d'autres espèces sélectionne des habitats adaptés en terme de topographie et de végétation (Cransac and Hewison, 1997; Marchand et al., 2015b; Rueda et al., 2008; Walker et al., 2007). Dans les zones ouvertes ou semi ouvertes d'altitude, les animaux recherchent en particulier les secteurs frais, occupés notamment par les formations à aulne odorant (*obs. pers.*). Cet habitat leur procure un couvert thermique et une protection contre les insectes piqueurs. Ils peuvent également lutter contre les fortes chaleurs en adaptant leur rythme d'activité journalier pour utiliser les habitats les plus exposés durant les heures les plus fraîches (Aublet et al., 2009; Van Beest et al., 2012). De telles adaptations ont été mises en évidence chez le mouflon (Langbein et al., 1997), et notamment au sein des populations les plus méridionales (Bourgoin et al., 2011; Ciuti et al., 2009; Marchand et al., 2015a; Pipia et al., 2008).

L'eau peut en outre constituer un facteur limitant qui influence l'utilisation du milieu par la faune sauvage. Il a été montré que la dépendance des ongulés dans les milieux arides vis-à-vis de l'eau libre est associée à la quantité d'eau contenue dans le fourrage (Cain et al., 2006; Jarman, 1973). La faible teneur en humidité du fourrage consommé par les paiseurs par rapport aux cueilleurs pourrait rendre les premiers plus dépendant à l'eau libre (Kay, 1997). Ainsi, certains auteurs suggèrent que le mouflon du désert (*Ovis canadensis nelsoni*) se limiterait aux apports hydriques contenus dans les végétaux (Alderman et al., 1989; Warrick and Krausman, 1989), quand d'autres auteurs mettent en évidence l'importance de la proximité de points d'eau pour cette espèce (Bleich et al., 2010; Longshore et al., 2009) ainsi que pour le cerf hémione (*Odocoileus hemionus*). Bien que le climat soit moins aride en Corse que dans les régions occupées par ces espèces, les conditions deviennent de plus en plus chaudes et sèches, avec des sécheresses estivales longues et marquées (<http://www.meteofrance.fr/climat-passe-et-futur/climathd>). Ces situations peuvent avoir des conséquences sur la mortalité des agneaux, comme cela a été observé sur d'autres territoires (Garel et al., 2004). Dans ce contexte, les cours d'eau permanents, à travers les îlots de fraîcheur qu'ils représentent et l'accès à l'eau libre qu'ils autorisent, pourraient participer au processus de sélection d'habitat en Corse.

Le dérangement constitue la troisième contrainte majeure que nous identifions, en particulier durant la période estivale. Le sentier GR20 traverse l'aire de répartition de la population du Cinto du nord au sud. En été, le flux de randonneurs qui parcourent cet itinéraire de grande randonnée est très important (autour de 30000 personnes). Plusieurs études ont montré que les activités de pleine nature pouvaient avoir une incidence directe sur la sélection d'habitat des grands herbivores (cerf- Ciuti et al., 2012; chamois-Duparc, 2016; Duparc et al., 2017; mouflon- Marchand et al., 2014; Martinetto and Cugnasse, 2001; Benoist et al., 2013). On observe par ailleurs chez plusieurs espèce un comportement d'évitement vis-à-vis des routes (chevreuil- Bonnot et al., 2013; cerf-Ciuti et al., 2012; Elan-Eldegard et al., 2012; mouflon-Marchand et al., 2017). On peut donc s'attendre à ce que les mouflons aient tendance à éviter les zones où le dérangement est important.

Sur la base de nos connaissances et des travaux existants, nous prédisons donc, en zone ouverte d'altitude sur la période estivale, que (1) les mouflons sélectionnent préférentiellement des habitats frais et pentus, où les formations à aulne odorant occupent de grandes surfaces, (2) que la présence de cours d'eaux pourrait influencer positivement

l'occupation du milieu, (3) que les mouflons évitent de s'approcher des secteurs où le dérangement est important.

Pour évaluer ces prédictions nous avons mis en place un **protocole de type « site occupancy »**, (MacKenzie et al., 2002, 2005) à l'échelle de l'aire de répartition de la population du Cinto, en testant l'effet de différentes covariables environnementales à la fois sur la probabilité de détection et la probabilité d'occupation. Ce type de protocole n'ayant jamais été mis en œuvre sur des ongulés de montagne en France, nous avons procédé en trois étapes : (i) mise en place d'une pré-étude d'échantillonnage pour tester certains paramètres du protocole en juillet et août 2015 (ii) définition du plan d'échantillonnage au printemps 2016 (iii) relevés de présence/absence entre juillet et septembre 2016.

Matériel et méthode

1. Principe de la méthode

La méthode développée par MacKenzie et al. (2002) s'appuie sur des outils statistiques proches de ceux utilisés en capture-marquage-recapture sur des individus, mais dans ce cas à l'échelle de sites.

Les paramètres d'intérêts que l'on cherche ici à estimer sont (1) Ψ , la probabilité qu'un site soit occupé par l'espèce cible (2) p_j , la probabilité de détecter l'espèce au cours du $j^{\text{ème}}$ passage, sachant que l'espèce est présente (probabilité de détection).

Afin d'estimer ces paramètres, plusieurs passages sont réalisés sur chaque site, au cours desquels sont simplement enregistrés la détection (=1) ou l'absence de détection (=0) de l'espèce (Tableau 1).

Chaque enregistrement (=lignes du tableau) correspond à une histoire de détection (i.e. une succession de 0 et de 1) propre à chaque site qui peut être convertie en probabilité. Par exemple pour le site 1 du tableau 1, son histoire de détection peut s'écrire : $\Pr(H_1=010) = \Psi(1 - p_1)p_2(1 - p_3)$

Tableau 1 : exemple de tableau illustrant les histoires de détection sur x sites dans le cadre d'un protocole site occupancy

	passages		
	1	2	3
Site1	0	1	0
Site2	1	1	1
Site3	0	0	1
...			
site x	0	0	0

Les histoires de détection de l'ensemble des sites peuvent alors être combinées dans un modèle tel que $L(\Psi, p|H_1 \dots H_x) = \prod_{i=1}^x \Pr(H_i)$, à partir duquel les paramètres d'intérêt Ψ et p peuvent être estimés en utilisant des techniques de maximum de vraisemblance. Ces paramètres (probabilités d'occupation ou de détection) peuvent être liés à des covariables de sites ou de passages, en utilisant des fonctions de lien logit.

Les modèles d'occupation comportent un certain nombre d'hypothèses :

- 1- Les sites sont « clos » : le statut d'occupation d'un site ne change pas au cours de la période d'observation (entre le premier et le dernier passage sur un site)
- 2- Les sites sont indépendants : la détection de l'espèce cible sur un site est indépendante de la détection de l'espèce sur un autre site
- 3- Pas d'hétérogénéité dans l'occupation non expliquée : la probabilité d'occupation est la même sur tous les sites ou peut être expliquée à l'aide de covariables explicatives de site qui sont intégrées dans le modèle
- 4- Pas d'hétérogénéité dans la détection non expliquée : la probabilité de détection est la même sur tous les sites ou peut être expliquée à l'aide de covariables explicatives de passage ou de site qui sont intégrées dans le modèle

2. Protocole d'échantillonnage mis en place

La première hypothèse de la méthode *site occupancy* considère que les sites doivent être « clos » (voir Principe de la méthode) au cours de la saison d'observation (MacKenzie et al., 2002). Afin de respecter au mieux cette hypothèse forte, nous avons choisi de mettre en place ce protocole sur la **période juillet/août/septembre**, lorsque les animaux limitent leurs déplacements et occupent majoritairement les secteurs d'altitude ouverts (voir Domaines vitaux). Une part importante de ce travail a consisté à mettre en place un plan d'échantillonnage cohérent et conforme à la méthode retenue. En amont de la définition de ce plan, nous avons réalisé une pré-étude en 2015, afin notamment de préciser la taille la plus adaptée pour la définition des sites.

Pré-étude d'échantillonnage

Deux grilles de sites de différentes dimensions (500x500m et 800x800m) couvrant l'aire de répartition de la population du Cinto ont été générées sous SIG. L'analyse des données GPS (18 animaux, 13311 localisations) disponibles sur la période retenue, indiquait que l'ensemble des localisations estivales des animaux se situaient au-dessus de 800m d'altitude (amplitude : 829m – 2327m). Par ailleurs, en dessous de cette limite, le milieu est majoritairement fermé ce qui limite fortement la détection des animaux. Nous avons de ce fait exclu les sites en dessous de ce seuil minimal d'altitude. Cinq sites de chaque dimension (500m et 800m), répartis dans trois vallées différentes, ont été sélectionnés, sur lesquels nous avons réalisé deux relevés de présence espacés d'un mois.

La mise en pratique sur le terrain a révélé que les sites de 800m étaient trop grands pour la topographie très accidentée de la zone d'étude car bien souvent ils n'étaient pas visibles dans leur globalité depuis un point d'observation ou un transect. Nous avons donc opté pour une grille de sites de 500mx500m, qui comporte 1804 sites potentiels, sur lesquels nous avons défini notre plan d'échantillonnage (Figure 17).

Définition du plan d'échantillonnage

MacKenzie et Royle (2005), dans leur article sur la définition des études de type présence/absence, insistent sur la nécessité de définir un nombre de répétition suffisant afin d'optimiser la précision dans l'estimation de la probabilité d'occupation. Ils recommandent au minimum trois passages lorsque la probabilité de détection est élevée ($p > 0.5$). Ils concluent sur le fait que la stratégie optimale pour une espèce rare est de conduire moins de passages sur plus de sites, et inversement pour une espèce plus commune.

En l'absence d'éléments chiffrés, nous avons estimé les probabilités de détection et d'occupation du mouflon sur les sites en nous appuyant sur notre expérience de terrain et nos observations ($\Psi < 0.5$ et $p > 0.5$), **ce qui nous a amené à opter pour trois répétitions**. Par ailleurs, le mouflon est une espèce assez peu commune. Sa densité estimée est faible (probablement < 2500 individus sur environ 55000 ha). Dans ce contexte, nous avons cherché à **optimiser notre plan d'échantillonnage afin de traiter le plus de sites possible sur la période retenue (n>150)**. Quatre contraintes majeures se posaient sur notre zone d'étude: (1) l'obligation de pouvoir observer les sites à distance dans leur globalité, afin d'avoir une détectabilité la plus proche possible de 100% (2) l'accessibilité limitée des sites en zone de montagne (3) l'obligation de travailler par binôme pour des questions de sécurité et de logistique (4) le nombre limité de journée/agent dédié à cette étude.

Pour atteindre une taille d'échantillon suffisante, tout en intégrant ces contraintes, nous avons mis en place une procédure en plusieurs étapes, qui met en œuvre les logiciels Qgis,

GRASS, R et Google Earth Pro. Le plan d'échantillonnage a été défini à partir de la grille de sites de 500mx500m (25ha) (voir Pré-étude d'échantillonnage, **N=1804**) :

1) Pour satisfaire à la contrainte de visibilité et de détection, seuls les sites **ouverts** ont été conservés pour l'étude (**N=1168, 65% de l'ensemble des sites potentiels**). Ces sites n'ont pas besoin d'être parcourus et peuvent être observés à distance depuis un ou plusieurs points fixes. Nous avons effectué un premier filtre sur la base du ratio forestier (% de couverture forestière, données BD Forêt© de l'IGN), puis une validation visuelle en nous appuyant sur les orthophotos en Infra Rouge.

2) Parmi les 1168 sites potentiels de l'étape précédente, nous ne pouvions pas faire un simple tirage aléatoire de 150 sites sur lesquels porterait le protocole. En effet, un pourcentage inconnu de ces sites ne sont pas visibles à distance, en raison du nombre limité d'accès (sentiers, pistes, routes). Pour contourner ce problème, nous avons choisi d'effectuer ce tirage aléatoire, non pas sur les sites mais plutôt sur les accès qui rendent visibles les sites à distance. Nous avons défini pour cela une couche regroupant l'ensemble des accès présents sur la zone d'étude, pouvant être parcourus à pied (données sources : Base de donnée sentiers du PNRC, BD Carto© de l'IGN). Les entités ont ensuite été découpées en **transects** de longueurs égales pour chaque type d'élément (sentier : 500m ; piste/route : 1500m).

3) A l'aide d'une routine utilisant la fonction `r.viewshed` de GRASS nous avons généré les cartes des paysages visibles depuis chaque transect (Figure 15) à partir desquelles les éléments redondants en terme de visibilité ont été supprimés.

4) Les contraintes de sécurité et de logistique imposées nous ont conduits à définir des **paires de transects** à partir des éléments restants, afin de pouvoir fonctionner en binôme sur le terrain. Les deux transects constituant une paire devaient à la fois être suffisamment proches (covoiturage des opérateurs du binôme, liaison radio possible, pour la sécurité) tout en offrant la meilleure complémentarité possible en terme de visibilité sur la zone traversée afin d'optimiser le nombre de sites observés (les sites observés par chaque opérateur depuis son transect sont différents). Nous avons ainsi constitué **102 paires de transects**, réparties sur l'ensemble de la zone d'étude, sur lesquelles a été réalisé le tirage aléatoire.

5) Pour définir le nombre maximum de paires de transects que nous pouvions traiter sur la période choisie, nous avons combiné le nombre de passages ($n=3$), le nombre de jours ouvrés sur la période ($n=64$) et le nombre de journée/agent disponibles ($n=90$). Ce nombre maximum a été estimée à **18**, il correspond au nombre de paires de transects échantillonnées parmi les 102 paires disponibles.

6) Pour chaque paire échantillonnée, des plans de situations présentant les sites visibles depuis chaque transect ont été élaborés (Figure 15). Nous avons également créé des cartes 3D pour aider l'opérateur à situer précisément les limites des sites sur le terrain (Figure 16).

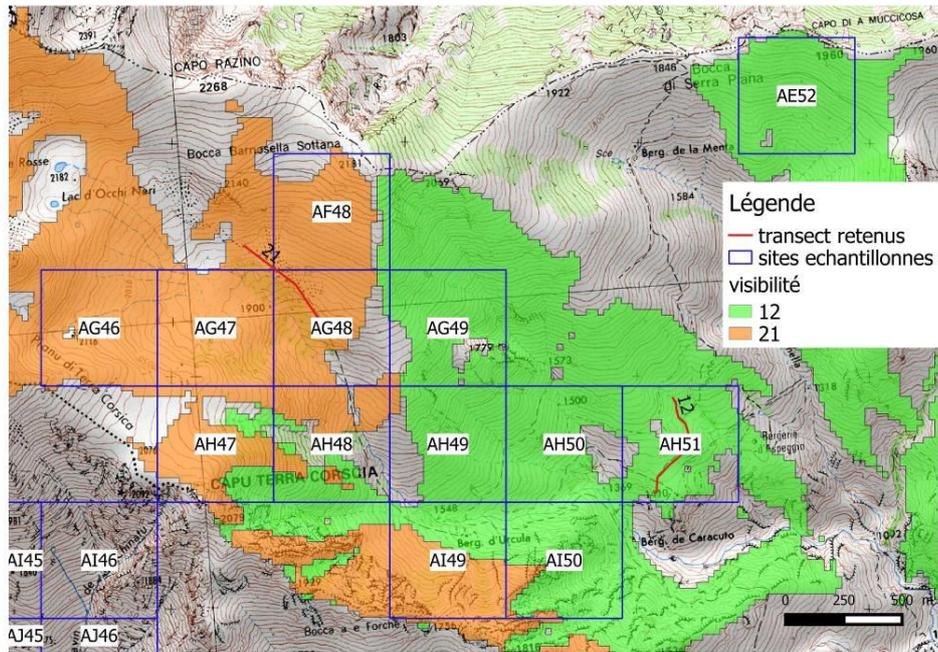


Figure 15 : extrait de carte de visibilité permettant de définir les sites observables (ici pour les transects 12 et 21)



Figure 16 : 'extrait de carte 3D permettant de repérer les limites sites sur le terrain (ici pour le transect 149 permettant d'observer les sites U33 et T33. Vue Google earth.

Relevés de terrain

Les relevés de détection/non détection ont été réalisés entre 6h et 8h ou entre 19h et 21h, périodes de la journée où les animaux présentent un pic d'activité (Bourgoin et al., 2011). La durée d'observation était constante et limitée à 10 minutes par site.

En tenant compte des différentes contraintes, nous avons essayé de réaliser les trois passages sur un intervalle de temps court afin de respecter au mieux l'hypothèse de sites clos (min = 2 jours ; max = 70 jours ; médiane = 28 jours). Le calendrier des sorties est présenté en annexe 1.

Nous avons utilisé la valeur médiane de cet intervalle (med=28) pour simuler, sur la base des données GPS disponibles, la surface parcourue par un animal sur un intervalle de temps comparable, afin de vérifier l'hypothèse de site clos (surface d'un site = 25h). Nous nous sommes limités aux animaux présentant un domaine vital estival d'altitude, en zone ouverte (voir Domaines vitaux). Pour la simulation, nous avons utilisé une fenêtre glissante, avec un pas de 28 jours, sur la période allant du 1^{er} juillet au 30 septembre des cinq années de suivis (N=640). Cette simulation montre qu'en moyenne les animaux parcourent en 28 jours 132.94 ±3.4 ha, avec une valeur médiane de 113 ha. Ces valeurs et les répercussions sur les résultats, en lien avec l'hypothèse de sites clos, sont discutées plus loin.

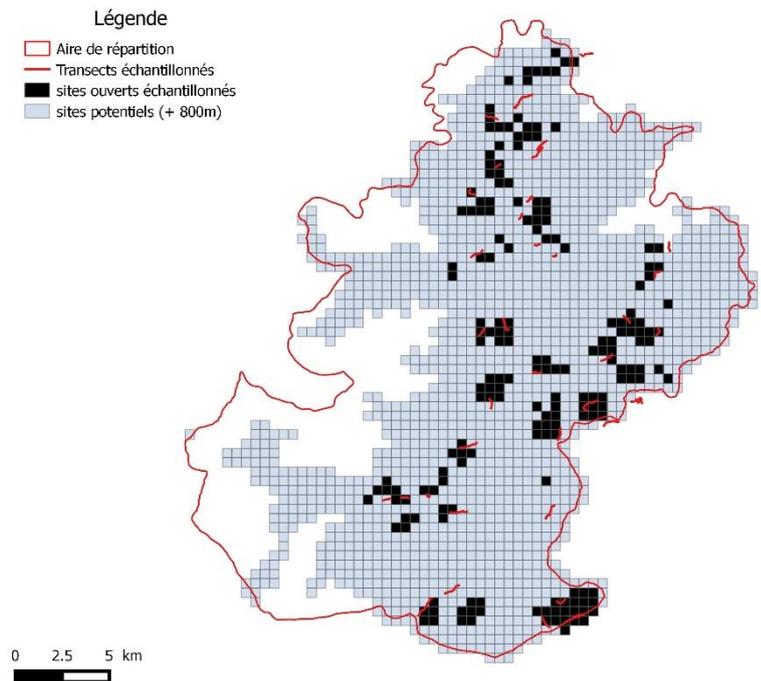


Figure 17 : distribution géographique des 190 sites échantillonnés dans le cadre du protocole site occupancy. Les sites potentiels correspondent aux sites ouverts situés à plus de 800m d'altitude

3. Données

Jeu de données présence/absence obtenu

Les 18 paires de transects échantillonnées nous ont permis d'effectuer des relevés de présence sur **190 sites** répartis de façon aléatoire au sein de l'aire de répartition (Figure 17).

Cette valeur dépasse largement les objectifs que nous nous étions fixés initialement ($n \geq 150$).

Covariables environnementales étudiées

Des covariables environnementales peuvent être intégrées dans les modèles d'occupation pour expliquer l'hétérogénéité des paramètres de détection (p) et d'occupation (ψ) de l'espèce cible entre les différents sites (voir hypothèses d'hétérogénéité dans Principe de la méthode). Pour mettre en évidence les facteurs qui influencent l'occupation de l'espace par le mouflon, nous avons construit deux matrices : (1) Une matrice liée aux passages contenant les covariables susceptibles d'influencer la probabilité de détection (2) une matrice liée aux sites contenant les covariables susceptibles d'influencer la probabilité d'occupation.

Le logiciel de SIG QGIS (version 2.14.19) a été utilisé pour la digitalisation des habitats naturels (voir données de végétation), le logiciel R (R Core Team, 2018) avec les packages associés (maptools-Bivand and Lewin-Koh, 2017; rgeos-Bivand and Rundel, 2018; rgdal et sp-Bivand et al., 2018, 2013; spatialEco-Evans, 2017; Hijmans, 2017) pour les analyses et les calculs dérivés.

Covariables liées à l'occupation

-Données de végétation-

La carte de végétation de la zone d'étude a été élaborée avec l'appui du conservatoire botanique national de Corse (CBNC), qui a mis à disposition des cartes issues de deux sources :

- Des cartes issues du programme CARHAB (<https://inpn.mnhn.fr/actualites/lire/1241/> ; IGN, 2013) , piloté par le ministère en charge de l'écologie
- Des cartes issues de la thèse de Pauline Delbosc sur la phytosociologie des végétations de la Corse (Delbosc, 2015)

Tableau 2: unités de végétation simplifiées présentes sur la zone d'étude du protocole site occupancy et code associés

Ces cartes sources ont été conçues à partir d'orthophotos (couleur et Infra Rouge) de résolution 25m associées à des validations de terrain et recouvrent environ 80% de notre zone d'étude. Le mode opératoire retenu dans le cadre du programme CARHAB repose sur une logique dynamique, de série de végétation. Nos besoins plus fonctionnels nous ont obligé à retravailler et à compléter sous SIG ces couches en agrégeant ou en scindant certains éléments. Nous avons digitalisé les 20% manquants de la zone d'étude, selon la même méthodologie, avec validation du CBNC. La carte de végétation résultante comporte 25 unités différentes. Une version simplifiée à 15 unités a été utilisée en regroupant les unités qui présentaient une distribution trop faible pour être exploitable dans l'analyse (Tableau 2).

unité de végétation simplifiée	code végétation	Variable associée (surface)
Aulnaie odorante	AO	Surf_AO
Eboulis	EB	Surf_EB
Feuillus	FEU	Surf_FEU
Forêt de bouleaux	FB	Surf_FB
Forêt de pins	FP	Surf_FP
Formation à bruyère arborescente	FBA	Surf_FBA
Formation à fétuque sarde et raiponce dentée en scie	FFR	Surf_FFR
Formation à genêt	FG	Surf_FG
Formation à genévrier nain	FGN	Surf_FGN
Formation à orpin et saxifrage	FOS	Surf_FOS
Fourré d'épineux pelouse	FE	Surf_FE
	PE	Surf_PE
Végétation de cours d'eau	VCE	Surf_VCE
Végétation de rochers d'ubac	VRU	Surf_VRU
Végétation des rochers d'adret d'altitude	VRA	Surf_VRA

Les sites définis pour cette analyse peuvent former des mosaïques d'habitat en raison de leur taille. Afin de prendre en compte cette hétérogénéité, nous avons choisi de calculer la surface de chaque type d'habitat contenu dans les sites.

-Données NDVI-

Le NDVI (normalized difference vegetation index) fournit une estimation de la productivité de la végétation, sur la base des émissions dans le canal rouge et proche infrarouge. Ses valeurs sont comprises entre 0 et 1 (0= absence d'activité photosynthétique ; 1 = activité maximale). Les données brutes sont issues des images MOD13Q1 du satellite MODIS TERRA fournies par la NASA (<http://modis.gsfc.nasa.gov>), sur la période 2000-2017 (résolution temporelle : 16 jours ; résolution spatiale : 250m). A partir des séries brutes de valeurs, nous avons calculé une valeur moyenne pour chaque site, sur l'intervalle de temps compris entre le premier et le dernier passage.

-Données Topographiques-

Les valeurs topographiques d'altitude, de pente et d'exposition sont dérivées du Modèle Numérique de Terrain (source : BDALTI© données de l'Institut Géographique National (IGN) ; résolution = 25m). Des indices de diversité ont été calculés en utilisant l'indice de Shannon-

Wiener (Hanski, 1978) pour deux variables topographiques (pente, exposition). Une valeur surfacique a également été calculée pour chaque type d'exposition.

-Données Climatiques-

Nous avons calculé le nombre annuel moyen de jours où la neige était présente. Les données brutes ayant servi au calcul sont issues des images MOD10A1 du satellite MODIS TERRA, fournies par la NASA (<http://modis.gsfc.nasa.gov>), sur la période 2000-2017 (résolution temporelle : 8 jours ; résolution spatiale : 500m ; codification : 1= présence de neige, 0= absence de neige). Les zones présentant un fort cumul bénéficient d'un apport hydrique important dont on peut supposer qu'il a un impact positif sur la végétation, et en cascade sur la disponibilité pour le mouflon.

-Structures linéaires-

Les données hydrographiques et routières sont issues de la BD Carto© de l'IGN. Les données brutes concernant sentiers de randonnées et pistes ont été mises à disposition par le Parc Naturels Régional de Corse (PNRC). La variable de proximité au dérangement fort que nous avons calculée concerne les itinéraires de randonnée très fréquentés (ex GR20) ainsi que les routes (voir ci-dessous pour une définition de la proximité). Les longueurs cumulées des cours d'eau qui traversent les sites ont été calculées à partir des données IGN.

-Dispersion-

La population du Cinto a entamé une recolonisation du massif après l'arrêt des tirs en 1953 à partir d'un noyau d'individus situé dans la RCFS d'Asco (voir Le mouflon de Corse : histoire récente et statut). Nous avons défini Le barycentre de la RCFS d'Asco comme le foyer central de dispersion de la population et nous avons calculé pour chaque site la distance qui le sépare de ce point. L'influence de la proximité de ce foyer sur la probabilité d'occupation des sites par le mouflon a ainsi pu être testée.

Un habitat peut être caractérisé par son type (l'animal est dans tel ou tel habitat) ou par la distance de l'animal à cet habitat. Plutôt que d'utiliser la distance, nous avons choisi ici de calculer pour certaines variables la proximité (i.e. la valeur contenue dans chaque pixel correspond à la valeur de proximité par rapport à l'élément concerné) afin d'intégrer la perception probablement non linéaire que l'animal a de son environnement. Elle s'obtient à partir de l'équation suivante :

$$P = e^{-ax^2}$$

Avec $a = \frac{\log\left(\frac{1}{100}\right)}{s^2}$

x = distance à l'élément concerné

s= valeur seuil

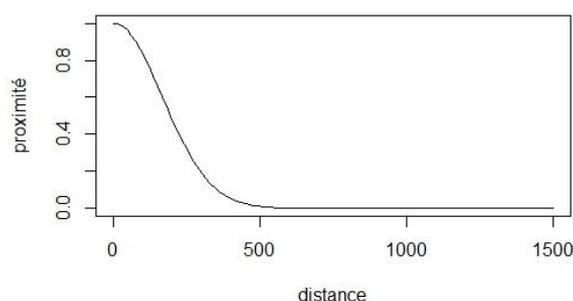


Figure 18 : calcul de la valeur de proximité en fonction de la distance à un objet au seuil de 500m

Au-delà de la valeur seuil s choisie, la proximité à l'objet est nulle (Figure 18). Nous avons retenu dans nos calculs une valeur seuil s de 500m.

Des analyses préliminaires ont été entreprises en codant les variables topographiques et de végétation sous la forme factorielle afin de mieux intégrer une potentielle non linéarité dans les réponses mais ces essais non pas été concluant. Dans les analyses qui suivent, nous travaillerons donc uniquement sur des variables continues. L'ensemble des variables testées sont présentées en annexe 2.

Covariables liées à la détection

Nous avons testé l'effet de trois covariables sur la probabilité de détection (Tableau 3). La variable observateur a été codée en fonction du pourcentage de passages réalisés : $\geq 30\%$ (de l'ensemble des passages réalisés) codé 1 , $\geq 5\%$ codé 2 , $< 5\%$ codé 3.

Nous avons testé pour l'ensemble des variables décrites précédemment leur effet sur les probabilités de détection et d'occupation. Ces variables sont reprises de manière synthétique dans les Tableau 3 et Tableau 4 accompagnées des hypothèses biologiques qui sous-tendent leur inclusion dans les modèles testés ainsi que les références bibliographiques qui supportent les effets attendus.

Tableau 3: covariables environnementales de la matrice session utilisées dans l'estimation de la probabilité de détection

variable	description	hypothèses prédictives	références bibliographiques
temp	température enregistrée lors du relevé	la probabilité de détection diminue avec la température	(Garel et al., 2005a)
obs_type	observateur classé en fonction du nombre de passage réalisé sur l'ensemble de la mission de terrain	La probabilité de détection augmente avec le nombre de sorties réalisées par l'observateur (entraînement)	(Garel et al., 2005b)
periode_jour	période de la journée où s'effectue le relevé (matin ou soir)	La probabilité de détection est plus forte le matin	

4. Analyses statistiques

Nous avons construit un ensemble de modèles incluant les différentes combinaisons possibles des variables présentée dans les Tableau 3 et Tableau 4 à l'aide du package unmarked (Fiske et al., 2011). Nous avons également réalisé une ACP sur les données de ressources disponibles, afin d'intégrer les composantes 1 et 2 comme variables explicatives dans les modèles. Seuls des modèles avec des effets additifs ont été considérés, dans la mesure où nous n'avons pas d'attendu particulier sur l'existence d'interactions entre variables. De plus, lorsque deux variables présentaient un niveau de corrélation > 0.3 , elles n'ont pas été incluses dans le même modèle pour éviter les problèmes d'interprétation inhérents à la colinéarité entre covariables (Graham, 2003). Les différents modèles ainsi obtenus ont été comparés en utilisant le critère d'AIC (Burnham and Anderson, 2003). La colinéarité des variables explicatives du modèle sélectionné a été vérifiée par un facteur de gonflement (Package car , Fox and Weisberg, 2011) L'ajustement du modèle retenu a finalement été testé par bootstrap en utilisant un test de χ^2 (Fiske et al., 2011).

Tableau 4 : variables environnementales de la matrice sites utilisées dans l'estimation de la probabilité d'occupation

type	variable	description	hypothèses prédictives	références bibliographiques
végétation	Surf_unitédevégétation*	surface des différentes unités de végétation simplifiées (voir tableau 11)	sélection préférentielle de certains habitats (thermorégulation+alimentation)	(Ciuti et al., 2009; Cransac and Hewison, 1997; Dubois et al., 1992; Festa-Bianchet, 1988; Marchand et al., 2015; Rueda et al., 2008; Walker et al., 2007)
	ndvi	valeur moyenne sur la période ou ont été réalisées les 3 répétitions	sélection préférentielle des sites présentant des indices de végétation élevés (alimentation)	(Aikens et al., 2017; Bischof et al., 2012; Gaudry, 2015; Merkle et al., 2016; Rivrud et al., 2016)
topographie	altitude	altitude moyenne du site (en mètres)	sélection préférentielle des sites d'altitude (thermorégulation+alimentation)	(Festa-Bianchet, 1988; Gaudry, 2015; Mysterud et al., 2001; Nicholson et al., 1997; Shannon et al., 1975; Walker et al., 2007)
	pente	pente moyenne du site (en degrés)	sélection préférentielle des sites les plus pentus (dérangement)	(Alvarez-Cárdenas et al., 2001; Bailey et al., 1996; Berger, 1991; Frair et al., 2005; Hamel and Côté, 2007; Mysterud et al., 2001)
	surf_N	surface en exposition nord	sélection préférentielle des sites avec de larges expositions nord (thermorégulation+alimentation)	(Ager et al., 2003; Cransac and Hewison, 1997; Marchand et al., 2014a; McKee et al., 2015; Mysterud et al., 2001; Walker et al., 2007)
	div_expo	diversité d'exposition	sélection préférentielle des sites avec des expositions variées	(Marchand et al., 2014b; Mysterud et al., 2001)
	div_pente	diversité de pente	évitement des sites avec des profils de pentes variés	(Marchand et al., 2014b)
climat	snow	nombre moyen annuel de jours où la neige est enregistrée comme présente	sélection préférentielle des sites bénéficiant d'un apport hydrique hivernal important (alimentation)	
structures linéaires	der_fort_pr	proximité aux dérangements forts	évitement des sites les plus proches des zones dérangées (dérangement)	(Benoist et al., 2013; Bonnot et al., 2013; Ciuti et al., 2012; Duparc, 2016; Eldegard et al., 2012; Marchand et al., 2014b)
	hydrop	longueur estimée de cours d'eau permanent traversant le site	sélection préférentielle des sites où il y a présence d'eau libre (thermorégulation+alimentation)	(Bleich et al., 2010; Cain et al., 2006; Longshore et al., 2009; Rueda et al., 2008)
dispersion	dist_bary	distance au barycentre de la RCFS d'Asco	probabilité d'occupation plus forte à proximité du foyer de dispersion de la population	

5. Application : cartes d'habitats favorables pour les futurs relâchers

L'ONCFS a été missionnée pour définir des zones de relâcher écologiquement favorables pour les mouflons en limite de l'aire de répartition de Bavella (voir Populations de Corse et programmes associés). L'étude mise en œuvre s'appuie sur différentes méthodes (Charrier et al., 2018), notamment les modèles d'occupation que nous avons développés pour la population du Cinto.

Cinq zones potentielles de tailles équivalentes ont été définies sur la base de critères écologiques et topographiques (Charrier et al., 2018)(Figure 19). Sur l'ensemble de ces zones, nous avons appliqué une grille de sites (au sens site occupancy, N=12093) de résolution 250m, pour lesquels une matrice a été générée, en retenant les variables clés identifiées dans le meilleur modèle prédictif. Il n'existe pas de cartes de végétation de type CARHAB à cette échelle.

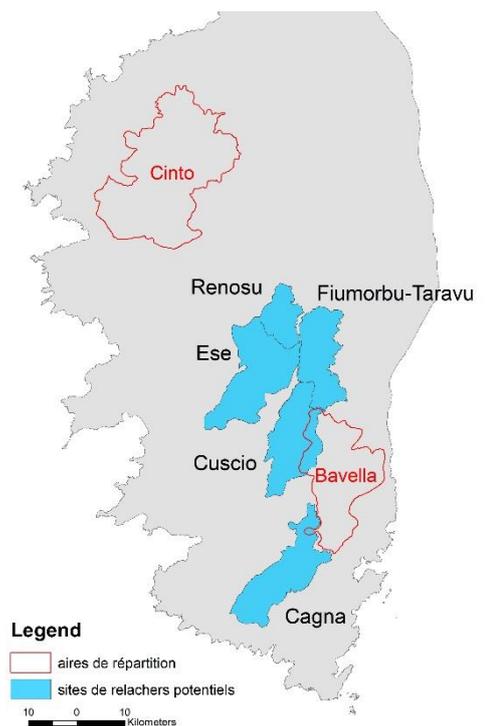


Figure 19 : zones de relâchers potentiels définis dans le cadre de l'étude sur les sites écologiquement favorables pour le mouflon en Corse

Une carte de végétation plus généraliste mais homogène a donc dû être créée en combinant différentes sources (Charrier et al., 2018), à partir desquelles nous avons pu tirer des valeurs surfaciques pour les habitats d'intérêt (aulnaie, maquis, lande rase, pelouse, pozzine, ripisylve, végétation de rochers). Les modèles ont été relancés après avoir intégré ces nouvelles variables de végétation dans la matrice de sites de l'échantillon. Parmi les 12093 sites contenus dans les cinq zones, seuls les sites ouverts situés à plus de 800m d'altitude ont été conservés pour la prédiction (n=5501), afin de rester cohérent avec l'échantillon à partir desquels ont été générés les modèles. Les cartes résultantes présentent la probabilité d'occupation en période estivale, sur ces zones.

Résultats

1. Sélection de modèles

Probabilité de détection

Lors des trois passages réalisés au cours de l'été 2016, 43 % des sites étaient occupés au moins une fois. A partir du modèle nul $p(\cdot)\Psi(\cdot)$ (i.e. sans aucune covariable), la probabilité de détection par passage est estimée à 0.67 (IC95% = 0.60|0.73) et la probabilité d'occupation à 0.45 (IC95% = 0.38|0.53).

Deux modèles sont équivalents en terme d'AIC_c ($\Delta AIC_c < 2$, Tableau 5) mais seule la température a effet significatif sur la probabilité de détection ($\beta_{temp} = -0.08$ IC95% = -0.015|-0.01 ; $\beta_{periode_2} = -0.4$ IC95% = -1.07|0.26). Nous retenons le modèle n°1 $p(temp)\Psi(\cdot)$, qui prédit une baisse de la probabilité de détection avec l'augmentation des températures (Figure 20). A la température moyenne de 15.1°C, la probabilité de détection est estimée à 0.64 (IC95% =

0.51|0.68). Elle varie de 0.13 à 42°C (IC95% = 0.02|0.53) à 0.82 à 4°C (IC95% = 0.69|0.91) (extrêmes de températures enregistrées sur les colliers GPS entre juillet et septembre).

Tableau 5 : Comparaison de modèles décrivant la probabilité de détection en fonction de covariables de passages. La probabilité d'occupation est considérée comme constante (modèle nul). Les modèles sont classés selon le critère d'information Akaike corrigé (AICc).

	Modèle	k	AICc	Delta_AICc	AICcWt
1	p(temp)Ψ(.)	3	555,74	0,00	0,46
4	p(temp+periode)Ψ(.)	4	556,43	0,69	0,33
2	p(periode)Ψ(.)	3	559,46	3,72	0,07
6	p(.)Ψ(.)	2	559,72	3,98	0,06
5	p(temp+periode+obs)Ψ(.)	6	560,14	4,39	0,05
3	p(obs)Ψ(.)	4	562,12	6,38	0,02

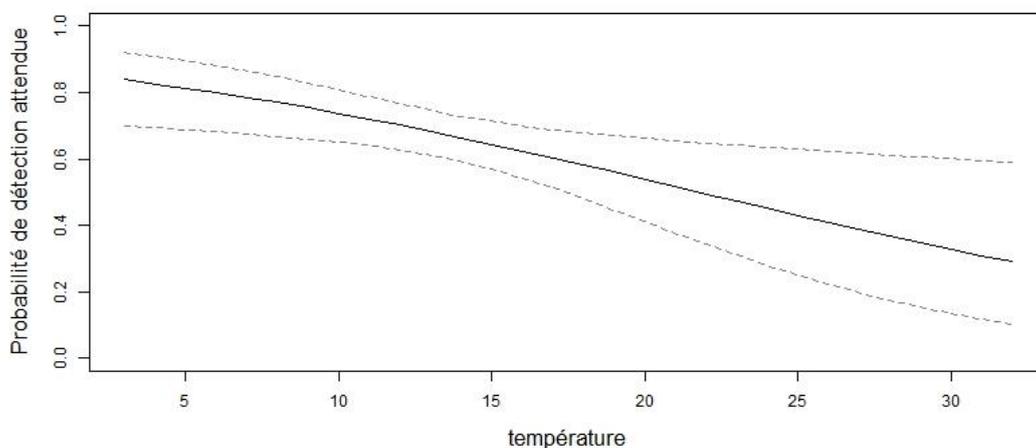


Figure 20 : Prédiction de la probabilité de détection en fonction de la température

ACP

Le premier axe de l'ACP ($\Theta_1=18.8\%$) oppose (sur les valeurs négatives de l'axe) les secteurs d'altitude, en versant nord, proches des zones de dérangement, occupés majoritairement par l'aulnaie, aux secteurs de plus basse altitude en exposition sud (Figure 21a). Les aulnaies sont très présentes dans les secteurs frais en altitude. Le deuxième axe ($\Theta_2=15.34\%$) caractérise, sur ses valeurs négatives, les secteurs d'altitude, avec des pentes fortes occupées par des habitats de type végétation de rocher et formation à genévrier et de faibles longueurs de cours d'eau permanents (conditions plus sèches que sur l'axe 1).

Probabilité d'occupation

Nous avons retenu les modèles dont le delta AICc est inférieur à 4. Lorsque plusieurs modèles avaient un delta AICc < 2, nous avons considéré le modèle avec le moins de paramètre comme le meilleur modèle afin d'être conservateur sur les effets discutés. Le modèle nul et les modèles incluant les composantes de l'ACP ont également été conservés, malgré des valeurs > 4 (Tableau 6). La variable température a été intégrée comme variable explicative de la probabilité de détection.

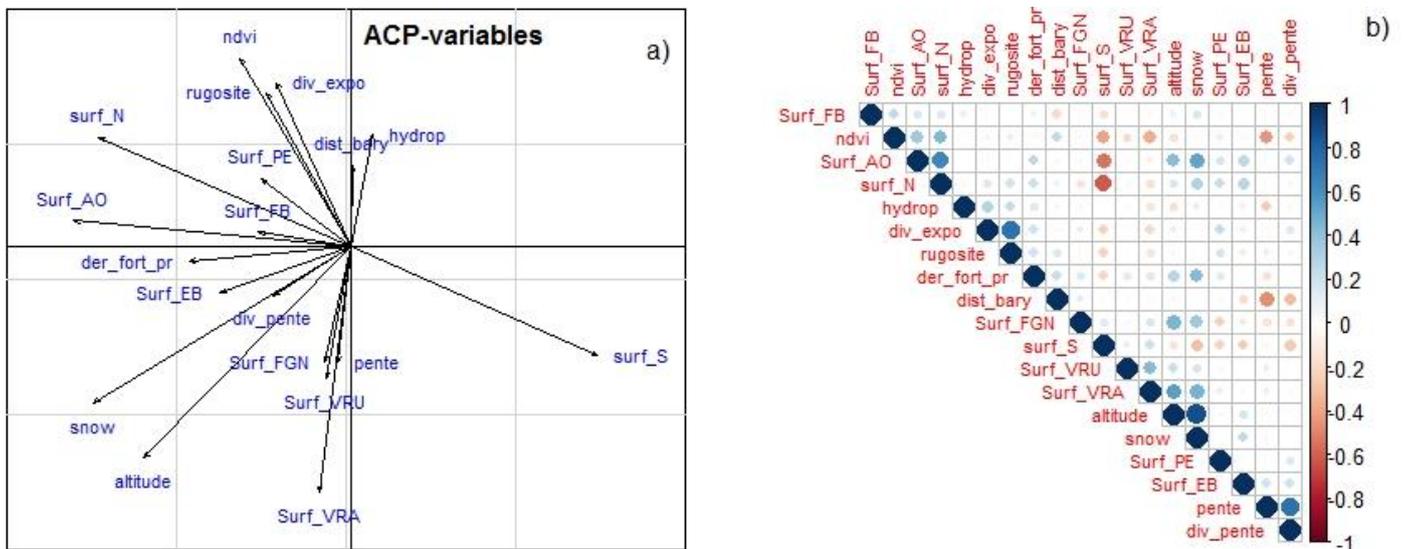


Figure 21 : Analyse en Composante Principale et diagramme de corrélation portant sur les covariables issues de la matrice de sites dans le cadre du protocole site occupancy. a) Projection des variables sur les axes 1 et 2 b) diagramme de corrélation

Les quatre premiers modèles sont équivalents en terme d’AIC ($\Delta AIC < 2$). La colinéarité a été vérifiée à l’aide des facteurs d’inflation de la variance et ne pose pas de problème ($vif < 2$ pour l’ensemble des variables). Les quatre modèles sont ajustés ($P > 0.88$).

Le modèle retenu inclut les variables de surface d’aulnaie, de diversité de pente, d’enneigement, de dérangement fort. Il montre l’influence positive de la surface d’aulnaie ($\beta_{\text{surf_AO}} = 0.14$ IC95% = 0.02 | 0.27), de la diversité de pentes ($\beta_{\text{div_pente}} = 5$ IC95% = 2.94 | 7.05) et de l’enneigement ($\beta_{\text{snow}} = 0.29$ IC95% = 0.16 | 0.42) sur la probabilité d’occupation du milieu. Ainsi à partir de 12 ha d’aulnaie, la probabilité d’occupation estimée du site dépasse 0.75 (Figure 22a). Cette probabilité d’occupation est atteinte pour un indice de diversité de pente de 1.15 et à partir de 15 jours d’enneigement enregistrés (Figure 22 b et c).

Tableau 6 : Comparaison de modèles décrivant la probabilité d’occupation en fonction des covariables de sites. La probabilité de détection est expliquée par la variable température. Les modèles sont classés selon le critère d’information Akaike corrigé (AICc). Lorsque le delta AIC < 2, Le modèle avec le moins de paramètre est retenu. Il est figuré ici en gras

modèle	K	AICc	Delta_AICc	AICcWt
p (temp) psi(Surf_AO+div_pente+snow+der_fort_pr+hydrop)	8	466,98	0,00	0,22
p (temp) psi(Surf_AO+div_pente+snow+der_fort_pr)	7	467,95	0,97	0,14
p (temp) psi(Surf_AO+Surf_EB+div_pente+snow+der_fort_pr+hydrop)	9	468,13	1,16	0,12
p (temp) psi(Surf_AO+div_pente+pente+snow+der_fort_pr+hydrop)	9	468,58	1,61	0,10
p (temp) psi(Surf_AO+Surf_EB+div_pente+snow+der_fort_pr)	8	469,09	2,11	0,08
p (temp) psi(Surf_AO+Surf_EB+div_pente+pente+snow+der_fort_pr+hydrop)	10	469,92	2,94	0,05
p (temp) psi(Surf_AO+div_pente+altitude+snow+der_fort_pr+hydrop)	9	470,92	3,95	0,03
p (temp) psi(RS1+RS2)	5	508,11	41,14	0,00
p (temp) psi(RS1)	4	516,13	49,15	0,00
p (temp) psi(RS2)	4	552,53	85,55	0,00
p (temp) psi(.)	3	555,74	88,77	0,00

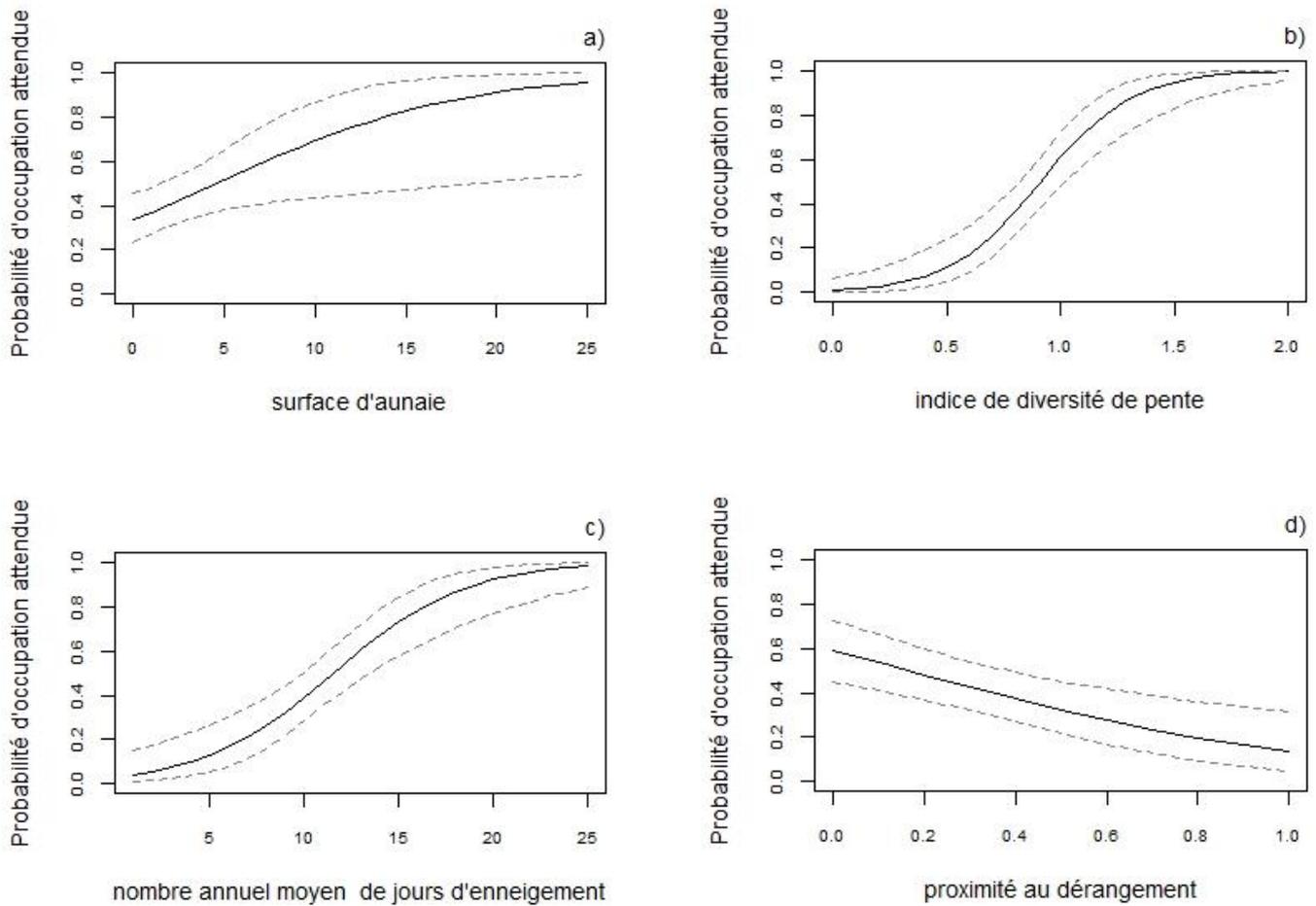


Figure 22: prédiction de probabilité d'occupation des sites en fonction a) de la surface d'aunaie en ha b) de la valeur d'indice de diversité de pente c) du nombre moyen annuel de jours d'enneigement d) de la proximité au dérangement.

La variable proximité au dérangement a un effet négatif sur la probabilité d'occupation ($\beta_{\text{der_fort_pr}} = -2.23$ IC95% = -3.06 | -0.86).

Les modèles incluant les composantes de l'ACP ainsi que le modèle nul ont été présentés dans le Tableau 6 malgré des valeurs de delta AIC fortes (>40).

2. Cartes d'habitats favorables (HSM)

Pour définir les cartes d'habitats favorables dans les zones de relâcher potentielles en période estivale sur zones ouvertes d'altitude, nous avons utilisé le modèle qui intègre la surface d'aunaie, la diversité de pente, l'enneigement et le dérangement (ρ (temp) $\psi(\text{Surf_AO} + \text{div_pente} + \text{snow} + \text{der_fort_pr})$, $\Delta \text{AIC} < 2$, Tableau 6). La variable de longueur de cours d'eau (hydrop), dont l'effet n'est pas significatif, n'a pas été conservée.

La Figure 23 présente les cartes prédictives des cinq zones de relâcher potentiels issues du modèle. Nous avons classé les zones écologiquement les plus favorables en calculant le pourcentage de surface où la probabilité d'occupation prédite est supérieur à 75% (Figure 24). Avec 17% de sa surface totale qui présente une probabilité d'occupation >75%, la zone du Renoso (Figure 25) apparaît comme la zone la plus favorable, devant celle de Ese (7.3%).

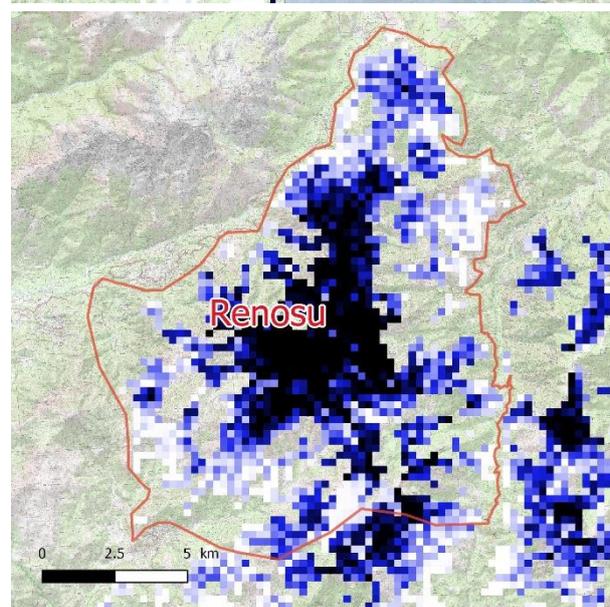
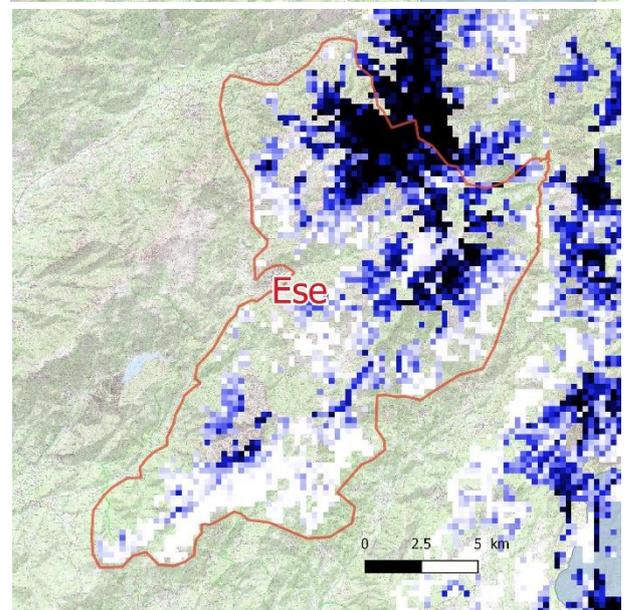
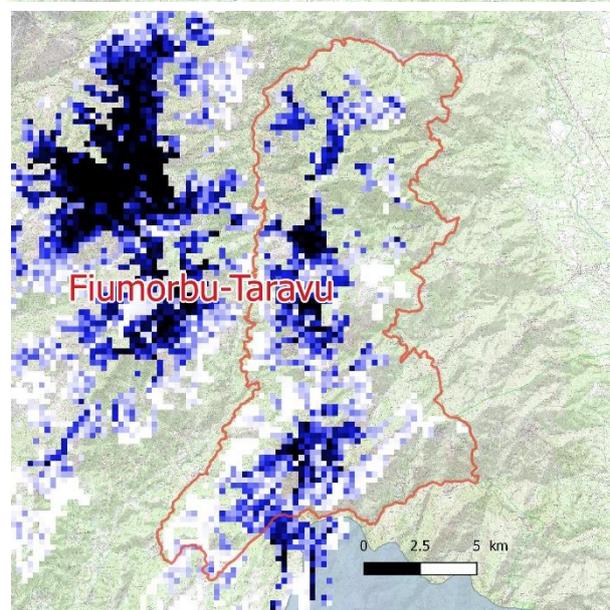
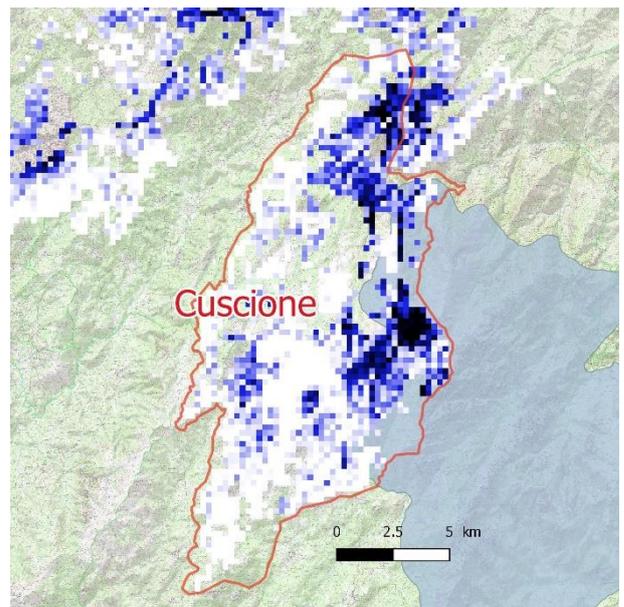
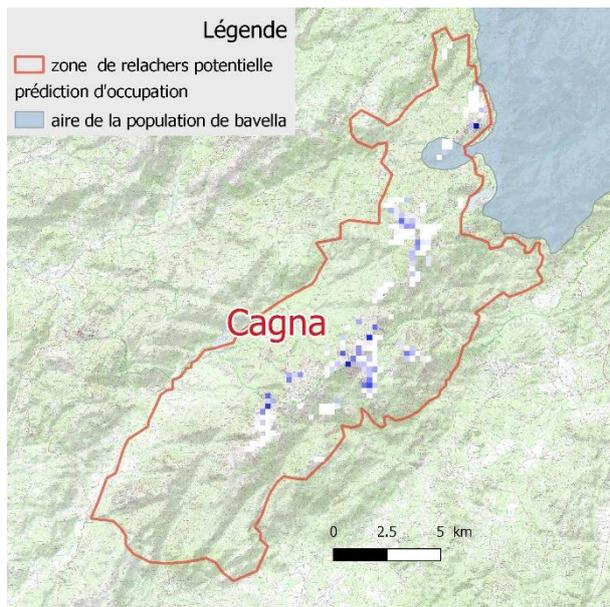


Figure 23 : cartes d'habitats favorables en zones ouvertes au-dessus de 800m d'altitude sur les différentes zones de relâcher prédéfinies. Les probabilités d'occupation sont figurées dans un dégradé allant du blanc (faible probabilité) vers le bleu (forte probabilité)

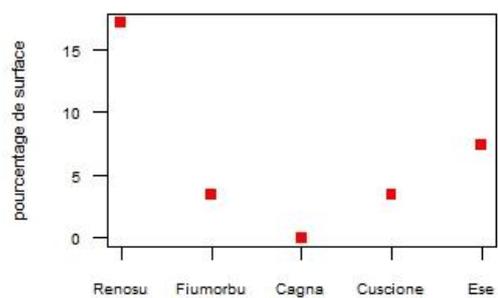


Figure 24 : pourcentage de surface de chaque zone de relâcher présentant une probabilité d'occupation > 0.75%

Légende

- sites avec une probabilité d'occupation > 75%
- zone de relachers potentielle

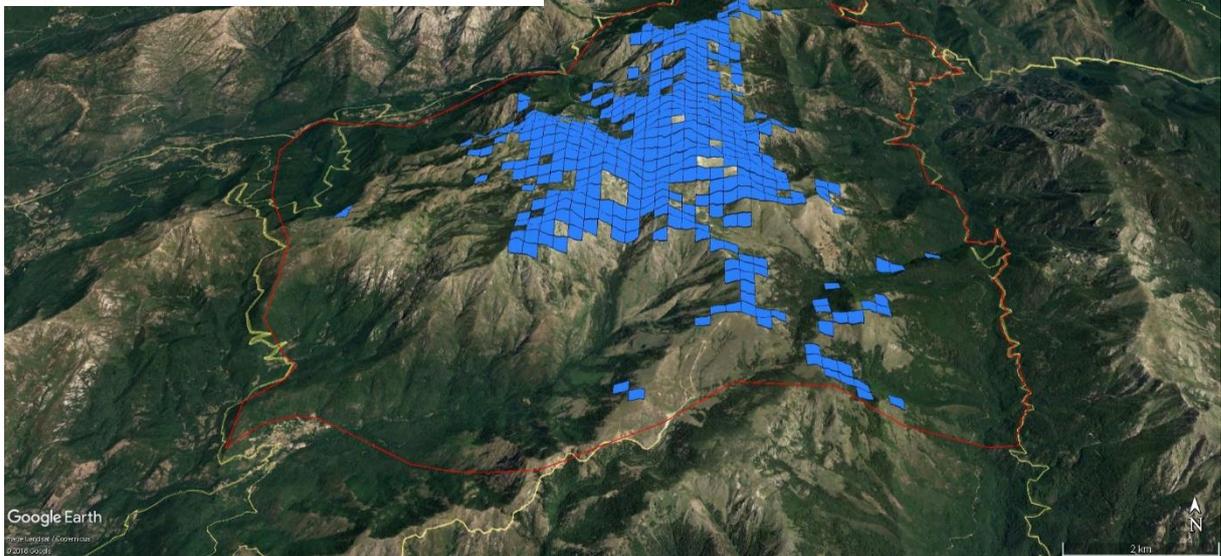


Figure 25 : cartes des sites de la zone du Renoso avec une probabilité d'occupation 75%

Discussion

-Déterminants de la sélection d'habitats à l'échelle populationnelle-

Les protocoles de type présence/absence (MacKenzie et al., 2002), comme celui qui a été mis en place ici à l'échelle populationnelle, ont été utilisés dans différents groupes d'espèces, en particulier chez les amphibiens, pour caractériser l'occupation du milieu par les animaux (Mazerolle et al., 2007; Pellet and Schmidt, 2005). A notre connaissance, la mise en œuvre d'un tel protocole sur des ongulés sauvages en France est inédite. Cette approche nous a permis pour la première fois de tester un certain nombre d'hypothèses concernant la sélection d'habitat du mouflon en Corse en période estivale, en zones ouvertes d'altitude. Les limites méthodologiques de la méthode sont discutées en conclusion.

Avec l'augmentation des températures observée ces dernières décennies, la recherche du compromis entre thermorégulation et accès aux ressources alimentaires (*food/cover trade off*) apparaît comme un facteur clé de la sélection d'habitat pour les ongulés des régions tempérées (Myserud and Østbye, 1999). Elle peut conditionner lors d'épisodes d'intense sécheresse la survie des jeunes (Garel et al., 2004). Comme nous le prédisions, la température influence fortement le patron d'activité journalier des animaux, avec une incidence directe sur la probabilité de détection qui baisse avec l'augmentation des températures (Bourgoin et al., 2011). En terme d'habitat, les animaux sélectionnent les secteurs frais d'altitude, qui reçoivent des apports de neige importants en hiver. Au sein de ces zones prédomine l'aulnaie odorante (*Alnus alnobetula* subsp. *Suaveolens*), qui forme une strate arbustive très dense dont la hauteur varie entre 1 et 3m (Gamisans, 1999), offrant ainsi un couvert thermique et une protection face aux insectes piqueurs en journée. Ce type de sélection a déjà été identifié chez d'autres ongulés des régions montagneuses ou boréales (Aublet et al., 2009; Van Beest et al., 2012). Elle est observée également chez le mouflon méditerranéen, où les mâles

sélectionnent préférentiellement les habitats forestiers pour éviter les températures trop élevées en période estivale (Marchand et al., 2015a). Pour les femelles, la recherche de compromis entre sécurité et couvert thermique les pousse à sélectionner des habitats sûrs pour élever les jeunes mais où les ressources alimentaires et la protection thermique peuvent être plus faibles (Marchand et al., 2015a). Nous n'avons pas intégré de distinction de sexe dans cette partie, bien que l'information ait été enregistrée lors des relevés de terrains. Des développements ultérieurs pourront être faits pour tester une éventuelle ségrégation sexuelle dans la sélection d'habitat en lien avec ces compromis (Bourgoin et al., 2018).

Au sein de ces habitats frais d'altitude, nous avons identifié une très forte sélection des sites offrant une diversité de pente importante. Nous n'avons pas trouvé de patron similaire dans d'autres études. Dans le massif de Caroux à l'inverse Marchand et al. (2014) ont montré que le poids des carcasses de mouflon chassés en automne diminuait avec l'indice de diversité de pente, suggérant que ce paramètre pourrait avoir une influence négative sur la valeur sélective des animaux. D'autres auteurs ont néanmoins mis en évidence que des variables topographiques telles que diversité d'exposition et pente pouvaient avoir un effet positif sur la masse des cerfs (Mysterud et al., 2001), en lien avec la phénologie de la végétation. Les variables topographiques, en créant des micro reliefs, pourraient favoriser le maintien de la neige, rallongeant ainsi l'accès à une alimentation de qualité en décalant la phénologie de la végétation.

Dans son étude sur le mouflon de Corse, Pfeffer (1967) s'étonnait de la faible part prise par la strate herbacée dans son régime alimentaire (25%), l'essentiel pouvant être assimilé à des pousses et des feuillages de plantes ligneuses (75%). Il est notable de constater que ces pourcentages sont proches de ceux enregistrés en automne par l'analyse des fèces (respectivement 36 et 64%, (Josa, 2018)). Ils sont confirmés par nos résultats puisque nous n'observons pas d'effet significatif de la proximité d'habitats de type pelouse sur la probabilité d'occupation. Bien que ces conclusions puissent à première vue surprendre au regard de ce qui a été montré sur le mouflon dans d'autres territoires d'études d'influence méditerranéenne (Cransac and Hewison, 1997; Marchand et al., 2015b), ils illustrent la plasticité alimentaire de l'espèce (Marchand et al., 2013) et ses capacités d'adaptation dans un environnement où le pourcentage d'habitats de type pelouse est très faible (2 % d'habitats classés en formation de type pelouse sur la zone d'étude, voir Végétation). Dans ce contexte, nous pouvons nous interroger sur la part que pourrait prendre l'aulne odorant dans le régime alimentaire de l'espèce, compte tenu de l'importance de ces formations à cette période de l'année. En effet la strate herbacée que cette formation abrite présente un faible recouvrement (10 à 30%) et une richesse floristique limitée, en dépit de l'enrichissement des sols en azote lié à la présence de *frankia* dans le système racinaire de l'aulne odorant (Gamisans, 1999). Nous savons par ailleurs que des espèces végétales proches de l'aulne odorant sont consommées par les animaux de la population de Bavella (*Alnus glutinosa*, Pfeffer, 1967). Néanmoins, la nature poisseuse du feuillage de l'aulne odorant et l'absence d'observation de sa consommation (*obs. pers.*) posent question quant à son utilisation par le mouflon. Une analyse des fèces en période estivale, en ciblant une liste de taxons locaux que nous pensons pouvoir être consommés, permettrait d'y voir plus clair sur le sujet. En tout état de cause, la faiblesse des ressources alimentaires semble peser sur la dynamique de population de l'espèce (Ciuti et al., 2009; Dubray, 1988). Garel et al. (2005) ont montré dans une étude comparant des populations des Alpes et du Caroux que 40% des femelles de la 1^{ère} année (agnelles) portaient un fœtus dans les deux populations des Alpes

étudiées où les ressources sont abondantes, alors qu'aucune n'en portait dans la population du Caroux. Ces résultats illustrent le fait que le manque de ressource alimentaire peut affecter des composantes de la dynamique de reproduction, pouvant aller jusqu'à compromettre le succès reproducteur des femelles (Festa-Bianchet et al., 1995). La relation mise en évidence par Ciuti et al., (2009) entre latitude et productivité des femelles (=IR) semble confirmer ces hypothèses, les populations de Corse affichant des IR < 0.5 (Figure 26).

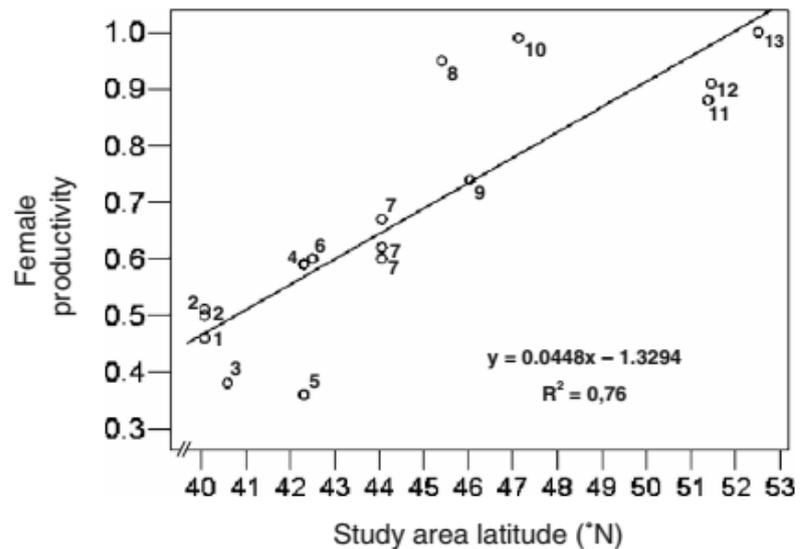


Figure 26 : relation entre latitude et productivité des femelles mouflon (nombre d'agneaux /nombre de femelles) (d'après Ciuti, 2009)

Parmi les facteurs susceptibles d'aider le mouflon à lutter contre les fortes chaleurs, nous avons identifié la présence des cours d'eau permanents sur le site. La présence d'eau libre est un facteur qui peut influencer la sélection d'habitat des grands herbivores dans certains environnements arides (Bleich et al., 2010; Longshore et al., 2009). Nous avons appuyé nos prédictions sur les nombreuses observations de mâles que nous avons faites à proximité des cours d'eau d'altitude lors des suivi CMR (*obs. pers.*). Les résultats du modèle d'occupation ne font pas apparaître de sélection préférentielle des sites où l'eau est présente en quantité (=longueur de cours d'eau cumulée). Il est toutefois possible que l'échelle de mesure ne soit pas adaptée et la confrontation de ces résultats avec ceux obtenus à l'échelle individuelle (voir Step Selection Function en période estivale) devrait nous permettre de confirmer ou infirmer ces conclusions.

Le dérangement anthropique, par le biais des infrastructures ou des activités de loisir, influence la sélection d'habitat chez de nombreux ongulés (chamois - Duparc, 2016; cerf hémione -Miller et al., 2001; cerf élaphe - Ciuti et al., 2012; Naylor et al., 2009; cerf sika -Uzal et al., 2013). A l'échelle populationnelle, nos résultats montrent un évitement clair par le mouflon des sites les plus proches des routes et des sentiers à haute fréquentation. Ces résultats corroborent ce qui peut être observé chez d'autres espèces de mouflons (Papouchis et al., 2001; Pelletier, 2014). Ils vont également dans le sens de ce qui a été montré chez le mouflon méditerranéen où l'impact de la chasse sur l'utilisation de son habitat paraît bien plus fort que le dérangement occasionné par les activités liées au tourisme (Marchand et al., 2014a). Le dérangement indirect qui pourrait être généré par les activités cynégétiques en Corse (battues au sanglier en montagne) n'a pas été étudié ici en raison de la période d'investigation (i.e. la chasse est fermée une bonne partie de l'été). Son évaluation nécessiterait la mise en place d'un protocole adapté à la question posée. La réponse au

dérangement que nous avons observé à l'échelle de la saison estivale pourrait également se manifester à une échelle temporelle plus fine, par adaptation du rythme circadien par exemple (Langbein et al., 1997; Marchand et al., 2014a; Ohashi et al., 2013; Tolon et al., 2009) mais le dispositif d'étude mis en place ici ne permet pas d'aborder ce type de questions. Nous verrons dans la quatrième partie (voir Focus sur le dérangement lié au GR20) qu'une réponse de ce type a pu être identifiée sur un groupe de mâles équipés de colliers GPS dont le GR20 traverse le domaine vital estival.

-Application directe à travers le projet de relâcher-

Le projet de relâcher de mouflons de la Population de Bavella a été initié après le démarrage de cette étude, mais nous avons tout de suite perçu l'utilité et l'intérêt des modèles d'occupation dans la mise en œuvre de l'étude écologique réalisée en amont. Pour les cinq zones présélectionnées, ils ont permis de produire des cartes d'habitats favorables en zones ouvertes d'altitude, reposant sur une dimension strictement écologique. En s'appuyant sur ces cartes, il est possible de proposer un classement objectif et neutre des zones sur la base du potentiel d'accueil dans ce type de milieux. Pour être complet, il aurait fallu pouvoir proposer des modèles en période hivernale, et en milieux fermés (sur les deux périodes). Cette première approche en période estivale est néanmoins déjà prometteuse, car les prédictions apparaissent très cohérentes par rapport au ressenti des experts et aux visites de terrains. Notre approche par modèles d'occupation a été complétée dans l'étude écologique par d'autres approches méthodologiques (exploratoire, fonctionnelle) (Charrier et al., 2018). Associée à l'étude sociologique menée par le PNRC, elle permet d'apporter aux instances décisionnaires tous les éléments nécessaires au choix du site de relâcher qui présentera le meilleur compromis entre écologie, acceptation locale et moyens humains et matériels.

Partie IV : étude de la sélection à l'échelle individuelle

Introduction

La migration saisonnière entre domaines vitaux d'été et d'hiver est une stratégie répandue chez les animaux, qui leur permet de s'accommoder aux variations spatio-temporelles de disponibilité alimentaire (Bischof et al., 2012; Fryxell and Sinclair, 1988; Fryxell et al., 1988; Mysterud et al., 2001). Pour les ongulés des zones tempérées qui vivent en montagne, le patron le plus courant de migration est altitudinal, entre les zones de basse altitude occupées en hiver et les zones de plus haute altitude que rejoignent les animaux l'été (chez le cerf élaphe- Mysterud et al., 2001; le cerf hémione - Nicholson et al., 1997; le chevreuil - Gaudry, 2015; le mouflon canadien - Festa-Bianchet, 1988). Dans l'esprit de beaucoup de gens, le mouflon est une espèce montagnarde qui ne vit qu'en altitude dans des milieux escarpés. Or il s'agit en fait d'un animal qui est capable de s'adapter à différents types d'habitats selon les saisons (Bon et al., 1991; Pfeffer, 1967). Lorsque leur domaine vital présente un fort gradient altitudinal, les déplacements annuels sont rythmés par ces migrations entre domaines vitaux estivaux et hivernaux, aussi bien sur le continent (Gonzalez, 1984; Pfeffer and Settimo, 1973; Rigaud, 1985) qu'en Corse (voir Définition des saisons et des stratégies migratrices). Ce patron de migration n'est toutefois pas général et certains animaux demeurent toute l'année en fond de vallées forestières (Pfeffer, 1967).

En période hivernale, le *food/cover trade-off* s'exerce toujours mais cette fois ci pour limiter les déperditions énergétiques (Mysterud and Østbye, 1999; Schmitz, 1991). La neige constitue par ailleurs un facteur limitant majeur pour les mouflons, qui évitent les secteurs où elle s'accumule (Gonzalez, 1984; Pfeffer, 1967). En effet la distance du sabot au poitrail ne dépasse pas 40cm chez un adulte, et au-delà de 30cm d'épaisseur de neige, les déplacements par bonds deviennent épuisants.

Au printemps, une partie des animaux migre en altitude vers le domaine vital estival. L'hypothèse de la vague verte ou *Green Wave Hypothesis* (GWH) suggère que les herbivores migrants synchroniseraient leur déplacement avec la pousse de la végétation, en quête du meilleur compromis entre qualité et quantité de fourrage (voir Spécificités liées aux grands herbivores). Cette théorie de la GWH a déjà été mise en évidence sur le mouflon (*Ovis canadensis* - Merkle et al., 2016) et il y a tout lieu de penser qu'elle puisse expliquer au moins en partie le phénomène de migration altitudinale observé en Corse sur l'espèce.

La sélection d'habitat, comme nous l'avons vu précédemment (voir Cadre conceptuel), est le résultat d'un processus de décisions complexe, hiérarchisé, qui se joue à différentes échelles spatio-temporelles. Ainsi, certains mécanismes de sélection peuvent ne pas se révéler à certaines échelles et se révéler à d'autres (Mayor et al., 2009). Après avoir étudié les covariables qui influencent l'occupation estivale du milieu par le mouflon à l'échelle populationnelle (ordre I de Johnson) nous nous sommes placés à l'échelle individuelle (ordres II et III de Johnson), avec des données GPS collectées sur une année complète. Ces données annuelles permettent de comparer la sélection d'habitat à différentes saisons et différentes échelles temporelles, et de mettre en évidence d'éventuels facteurs qui ne seraient pas apparus à l'échelle populationnelle, où d'en préciser certains, tels que le dérangement, qui peuvent se manifester différemment selon l'échelle temporelle où on les appréhende (Marchand et al., 2014a; McLoughlin et al., 2011). En l'absence de ségrégation sexuelle dans notre échantillon de données (voir plus loin Données issues des colliers GPS) nous pensons par ailleurs pouvoir mettre en évidence des stratégies d'occupation et des comportements

différents selon les individus, comme cela est observé chez d'autres ongulés sauvages, en lien notamment avec la migration (Hebblewhite and Merrill, 2009, 2011; Walker et al., 2007). Enfin nous chercherons à vérifier si la théorie de la vague verte (*green wave hypothesis*, GWH) s'applique au phénomène migratoire du mouflon de Corse.

Matériel et méthode

1. Données

Site et méthode de capture

Entre 2011 et 2015, **85** individus ont été capturés à l'aide de cages pièges (Figure 27) disséminées au sein de la RCFS d'Asco (Figure 28). Les captures s'effectuent en hiver, entre janvier et mars, lorsque les animaux descendent dans les vallées et sont présents dans la réserve. Le Gui (*Viscum album*) constitue le principal appât utilisé pour les attirer dans les cages.



Figure 27 : exemple de cage de capture utilisée dans la RCFS d'Asco

Durant cinq ans, chaque animal capturé a fait l'objet de mesures biométriques (poids, mesure des cornes, mesure de tarse) et de prélèvements (fèces, tiques, poils, sang) qui ont contribué à définir le statut génétique (différences entre populations) et ont permis d'assurer une veille sanitaire de l'espèce.

Différents dispositifs de marquage (bandes colorées, boucles auriculaires) ont été utilisés afin de pouvoir distinguer les individus lors des suivis. Les recaptures visuelles ultérieures ont permis d'obtenir des estimations des paramètres de dynamique de population (taux de survie et de reproduction, voir Description et biologie).

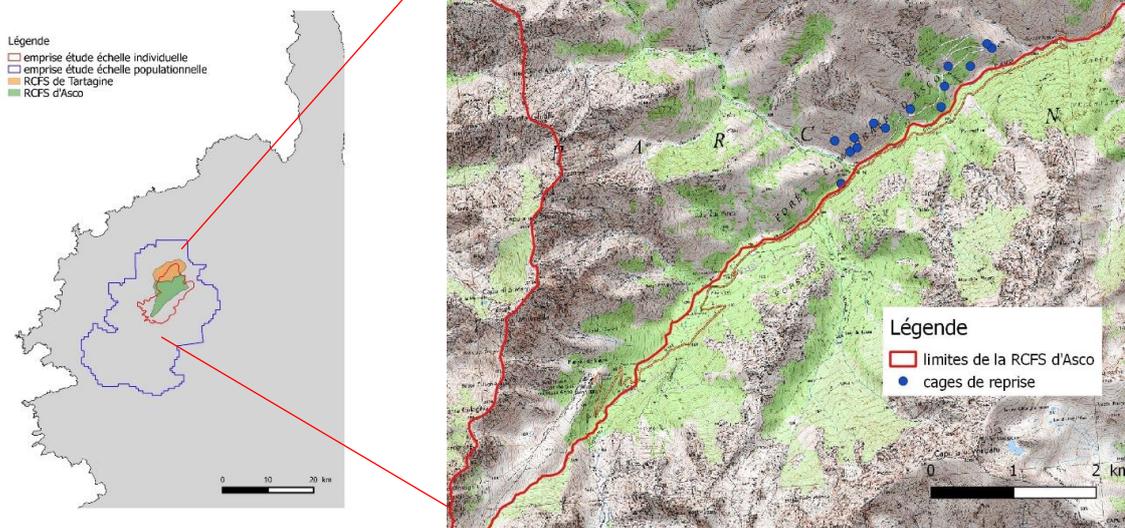


Figure 28 : localisation des cages de reprise au sein de la RCFS d'Asco

Dix huit de ces animaux ont également été équipés de colliers GPS de type Lotek 3300S (Lotek Engineering Inc., Newmarket, Ontario, Canada) (Figure 29). En théorie, ces colliers étaient paramétrés pour acquérir la localisation des individus toutes les 2h, tous les jours (avec alternance entre heures paires les jours J, J+2...et heures impaires les jours J+1, J+3...,) pendant une année complète. Au terme de cette période, un dispositif de largage (*drop-off*) permettait la récupération du collier GPS. Trente-deux autres individus ont par ailleurs été équipés d'émetteurs VHF.

A noter que depuis 2016, les captures se poursuivent, en se limitant aux mesures et aux prélèvements, essentiellement dans un but de veille sanitaire. L'identification ne porte plus que sur la boucle auriculaire et aucun suivi de recaptures visuelles n'est réalisé.

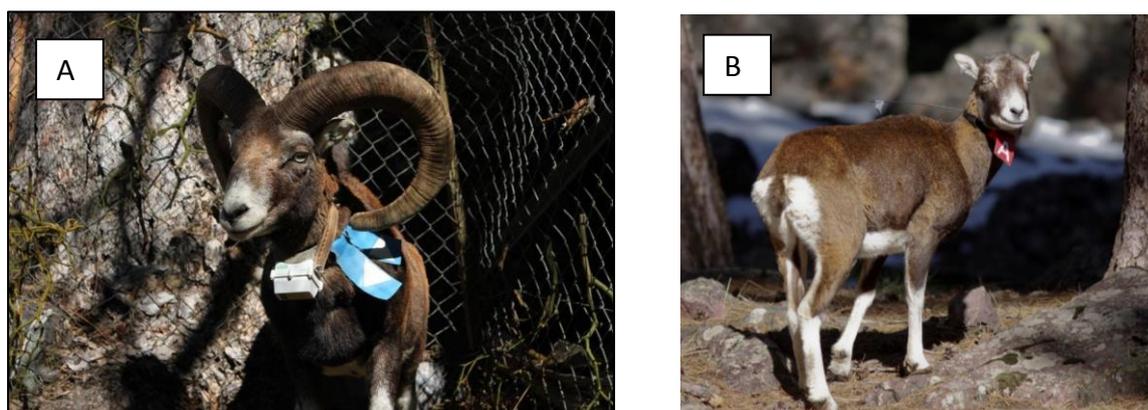


Figure 29 : Animaux équipés d'émetteurs et de marques optiques dans le cadre du protocole CMR. A/ Male avec récepteur GPS et marques optiques. B/ Femelle avec émetteur VHF et marques optiques

Données issues des colliers GPS

Tableau 7 : nombre de localisations enregistrées, nombre de jour de suivi et taux de réussite de localisation des animaux équipés de GPS

L'échantillon de données porte sur **18 animaux**, 13 mâles et 5 femelles, pour un total de 48814 localisations qui nous permettent de définir les unités de ressources **utilisées** par les animaux (voir Cadre conceptuel) dans notre analyse de sélection d'habitat (Tableau 7).

Nous avons vu précédemment qu'il existe chez de nombreuses espèces (et notamment chez le mouflon) une ségrégation sexuelle liée à l'habitat, qui se traduit par une utilisation de l'espace différente entre mâles et femelles (voir

id	sexe	nombre de localisations	nombre de jours de suivi	taux réussite de localisation
11-2709	M	3079	329	77,99%
12-3722	M	3168	363	72,73%
21-3556	M	3435	365	78,42%
21-3724	M	2790	313	74,28%
21-4071	M	558	69	67,39%
24-3555	M	3095	320	80,60%
26-3547	F	2467	307	66,97%
27-3552	M	3354	355	78,73%
28-3549	M	3147	336	78,05%
31-3725	M	3385	363	77,71%
35-3553	M	2279	233	81,51%
35-3726	M	767	339	18,85%
41-3719	F	3125	358	72,74%
44-3720	F	3447	348	82,54%
52-4067	F	796	89	74,53%
54-4065	M	3412	332	85,64%
7-2706	F	2777	297	77,92%
73-4066	M	3733	378	82,30%

Mécanismes entrant en jeu dans la sélection d'habitat). Compte tenu du ratio déséquilibré entre les deux sexes dans notre échantillon, **nous avons décidé de porter notre analyse uniquement sur les 13 mâles**. L'échantillon comprend des animaux qui ont été équipés plusieurs années de suite de collier GPS : c'est le cas du n° 21 (3 années avec seulement 4 mois de suivi la 3eme année) et du n°35 (2 années de suivi). Ils nous ont permis notamment de comparer la sélection au cours de différentes années.

De nombreux facteurs peuvent affecter la capacité du collier à se localiser et la qualité de ces localisations (Frair et al., 2010). Le taux de réussite de localisation moyen enregistré sur nos colliers est de 0.74 (IC95% : 0.71 | 0.76). Pour s'affranchir des localisations GPS de mauvaise qualité, nous avons utilisé une méthode qui repose sur l'identification de mouvements improbables (localisations très éloignées des précédentes, aller-retours à des vitesses impossible pour l'espèce - Bjørneraas et al., 2010).

A noter enfin que les colliers sont également équipés d'un capteur qui enregistre la température ambiante associée à chaque localisation. Ces données nous ont permis de modéliser les températures sur la zone aux différents mois de l'année (voir Covariables environnementales étudiées).

Covariables environnementales étudiées

Les sources de données de base qui ont servi au calcul des covariables sont identiques à celles utilisées à l'échelle populationnelle (cartes d'habitat, données IGN, données MODIS, données PNRG-voir Partie III Matériel et méthode). La carte globale de disponibilité qui rassemble l'ensemble des variables testées se présente ici sous la forme d'un raster multicouches de résolution 25m.

Tableau 8 : unités de végétation simplifiées sur la zone d'étude à l'échelle individuelle et code associés

-Données de végétation-

La version simplifiée de la carte de végétation de la zone comporte ici 13 unités (Tableau 8). Une variable factorielle a été définie codant pour l'unité de végétation portée par chaque pixel. Une variable de proximité a également été calculée pour chaque unité selon la même

unité de végétation simplifiée	code végétation	Variable proximité associée
Aulnaie odorante	AO	aulnaie_pr
Eboulis	EB	eboulis_pr
Forêt de bouleaux	FB	bouleau_pr
Forêt de pins	FP	pin_pr
Formation à bruyère arborescente	FBA	bruyere_pr
Formation à féтуque sарde et raiponce dentée en scie	FFR	ffr_pr
Formation à genêt	FG	genet_pr
Formation à genévrier nain	FGN	genevrier_pr
Formation à immortelle d'Italie	FI	immortelle_pr
Formation à orpin et saxifrage	FOS	fos_pr
Végétation de cours d'eau	VCE	vce_pr
Végétation de rochers d'ubac	VRU	vra_pr
Végétation des rochers d'adret d'altitude	VRA	vru_pr

formule que celle présentée en partie III (voir Covariables environnementales étudiées).

-Données NDVI-

Les séries temporelles de NDVI brutes (Données NASA MODIS TERRA-<http://modis.gsfc.nasa.gov>) ont été utilisées pour obtenir la valeur de NDVI la plus proche dans le temps et dans l'espace du point considéré. Elles ont également permis de dériver la métrique de végétation (date de début de saison de végétation, *start of season sos*) sur lesquelles nous nous sommes basés dans l'approche migratoire (voir Etude de la relation entre migration et vague verte par régression) (Pettorelli et al., 2005). La sos correspond plus

exactement à la date où la courbe NDVI d'une série temporelle annuelle montre un point d'inflexion. (voir annexe 3)

-Données Topographiques-

La variable d'exposition a été déclinée sous une forme factorielle (N, S, E, O) et sous une forme numérique (proximité aux expositions nord ou sud). Une proximité aux pentes fortes (>40°) a également été calculée. L'indice de rugosité a été estimé en utilisant la mesure moyenne du vecteur de rugosité (Sappington et al., 2007).

-Données Climatiques-

Nous avons calculé le nombre annuel moyen de jours où la neige est présente (Données NASA MODIS TERRA-<http://modis.gsfc.nasa.gov>). En l'absence d'un maillage de stations météo, les températures mensuelles sur notre zone d'étude ont été modélisées (Modèle additif généralisé) à partir des valeurs enregistrées par les capteurs sur les colliers GPS. Le modèle inclut les données des variables végétation, pente, exposition et altitude associée à chaque mesure.

-Structures linéaires

Des variables de proximité aux cours d'eau et aux sentiers ont été calculées sur la zone.

Les variables décrites précédemment sont reprises de manière synthétique dans le Tableau 9. L'ensemble de ces variables a été utilisé dans l'approche exploratoire afin de tester leur effet sur la sélection d'habitat à deux saisons différentes. Les variables testées dans l'approche inférentielle (saison estivale uniquement, voir Step Selection Function) sont figurées en bleu dans le Tableau 9. Elles sont accompagnées des hypothèses biologiques qui sous-tendent leur inclusion dans les modèles testés, ainsi que les références bibliographiques qui supportent les effets attendus.

2. Analyses

Définition des saisons et des stratégies migratrices

Nous avons vu précédemment que l'utilisation de l'habitat chez le mouflon est rythmée par les saisons. Afin d'identifier ces dernières, nous avons utilisé la métrique du déplacement net élevé au carré (NSD= Net Square Displacement), permettant de distinguer les périodes de relative stabilité dans l'utilisation de l'espace par les mouflons, ou au contraire les changements nets marqués par des déplacements importants. Cette métrique prend en compte le déplacement des animaux de façon arbitraire (Börger and Fryxell, 2012; Bunnefeld et al., 2011; Gaudry, 2015) en déterminant pour chaque localisation d'un individu, la distance (considérée en ligne droite) euclidienne au carré qui la sépare de la première localisation enregistrée. Les calculs ont été effectués à l'aide du package adehabitatLT (Calenge, 2006).

En étudiant l'évolution temporelle du NSD, il est possible de déterminer visuellement la période où l'individu effectue sa migration (exemple avec deux individus ; Figure 30).

Tableau 9: variables environnementales utilisées dans l'étude de sélection d'habitat à l'échelle individuelle (design type III) du mouflon de Corse entre 2011 et 2015. Les variables en bleu ont été testées en période estivale par approche inférentielle

type	variable	type	description	hypothèses prédictives	références bibliographiques
végétation	veg_simp	factoriel	intitulés des unités de végétations agrégées	sélection préférentielle de certains habitats en fonction des saisons (refuge thermique+ressource)	(Ciuti et al., 2009; Cransac and Hewison, 1997; Dubois et al., 1992; Festa-Bianchet, 1988; Marchand et al., 2015; Rueda et al., 2008; Walker et al., 2007)
	unitédevégétation_pr*	numérique	proximité aux différentes unités de végétation simplifiées (voir tableau 3)	sélection préférentielle de certains habitats en fonction des saisons (refuge thermique+ressource)	voir veg_simp
	ndvi	numérique	valeur de ndvi la plus proche dans le temps et dans l'espace	sélection des secteurs présentant les indices de végétation les plus élevés (ressource)	(Aikens et al., 2017; Bischof et al., 2012; Gaudry, 2015; Merkle et al., 2016; Rivrud et al., 2016)
	sos	numérique	date où la courbe NDVI d'une série temporelle annuelle montre un point d'inflexion (i.e. où la croissance de la végétation est la plus forte)	une synchronisation pourrait exister entre déplacement migratoire et pousse de la végétation au printemps, le long du gradient altitudinal	(Aikens et al., 2017; Bischof et al., 2012; Gaudry, 2015; Merkle et al., 2016; Rivrud et al., 2016)
topographie	alti	numérique	altitude en mètre	occupation de différents étages altitudinaux en fonction des saisons (refuge thermique+ressource)	(Festa-Bianchet, 1988; Gaudry, 2015; Mysterud et al., 2001; Nicholson et al., 1997; Shannon et al., 1975; Walker et al., 2007)
	expocl	factoriel	exposition discrétisée en classes	sélection préférentielle de certaines expositions en fonction des saisons (refuge thermique+ressource)	(Ager et al., 2003; Cransac and Hewison, 1997; Marchand et al., 2014a; McKee et al., 2015; Mysterud et al., 2001; Walker et al., 2007)
	N_pr	numérique	proximité aux expositions Nord	sélection préférentielle des expositions nord en été (refuge thermique+ressource)	voir expocl
	S_pr	numérique	proximité aux expositions Sud	sélection préférentielle des expositions sud en hiver (refuge thermique+ressource)	voir expocl
	penteforte_pr	numérique	proximité aux pentes >=40°	sélection préférentielle des pentes les plus fortes en été, évitement en hiver	(Alvarez-Cádenas et al., 2001; Bailey et al., 1996; Berger, 1991; Frair et al., 2005; Hamel and Côté, 2007; Mysterud et al., 2001)
	rugosite	numérique	indice de rugosité	sélection préférentielle des secteurs les plus accidentés	(Longshore et al., 2009; Marchand et al., 2014b; Sappington et al., 2007)
climat	snow	numérique	nombre moyen annuel de jours d enneigement	évitement des secteurs les plus enneigés en hiver(refuge thermique+ déplacement)	(Shannon et al., 1975)
	temp_hiver	numérique	température moyenne sur la période hivernale (janvier, février, mars)	sélection des secteurs aux températures les plus élevées en hiver (refuge thermique)	(Bowyer and Kie, 2009; Pipia et al., 2008; Poole et al., 2016; Schmitz, 1991; Van Beest et al., 2012)
	temp_ete	numérique	température moyenne sur la période estivale (juillet,aout,septembre)	sélection des secteurs aux températures les plus basses en été (refuge thermique)	(Bourgoin et al., 2011; Broders et al., 2012; Marchand et al., 2015; Pipia et al., 2008; Van Beest et al., 2012)
structures linéaires	hydro_pr	numérique	proximité aux cours d'eau	sélection des secteurs proches des cours d'eau en été (refuge thermique)	(Bleich et al., 2010; Cain et al., 2006; Longshore et al., 2009; Rueda et al., 2008)
	sentiers_pr	numérique	proximité aux sentiers	évitement des secteurs proches des sentiers (dérangement)	(Benoist et al., 2013; Bonnot et al., 2013; Ciuti et al., 2012; Duparc, 2016; Eldegard et al., 2012; Marchand et al., 2014b)

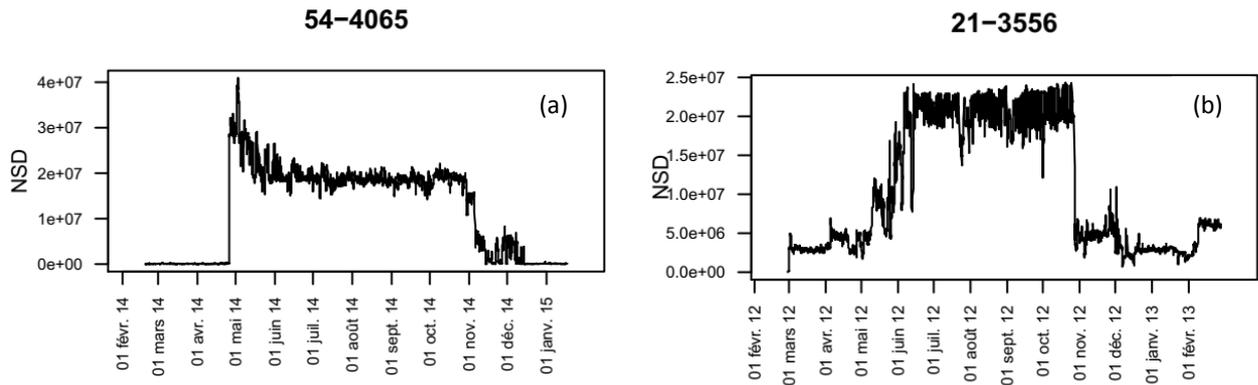


Figure 30 : évolution dans le temps du NSD. Exemple avec 2 individus (a) 54-4065 et (b) 21-3556

Sur l'ensemble des mâles de notre échantillon la migration s'effectue le plus souvent sur la période avril à juin, s'étalant sur une durée qui varie selon les individus, de quelques jours (Figure 30a) à plusieurs semaines (Figure 30b). Pour la partie d'étude consacrée à la sélection d'habitat, nous avons donc scindé l'analyse en deux périodes, où les animaux sont fixés géographiquement:

- Une période ante migratoire, hivernale, de janvier à mars
- Une période post migratoire, estivale, de juillet à septembre

Afin de vérifier si la théorie de la vague verte (*green wave hypothesis*) pouvait s'appliquer sur les mouflons en Corse, nous avons pris en compte les profils NSD des mâles échantillonnés. Nous avons exclu les animaux non migrants (valeur de NSD faible et constante toute l'année) et ceux qui effectuent leur migration en quelques jours (intervalle de temps trop court). L'analyse porte donc uniquement sur le n° 21, qui est le seul à effectuer, deux années de suite, une migration altitudinale étalée sur la période avril- juin (inclus).

Analyses statistiques

Une analyse de sélection d'habitat poursuit au moins deux objectifs :

- mettre en évidence les variables environnementales qui vont avoir une influence majeure sur la distribution des animaux
- prédire, à partir de ces variables, des cartes de la qualité de l'habitat

Pour atteindre ces deux objectifs, ce sont principalement des méthodes de modélisation statistique qui sont utilisées, telles que le modèle linéaire généralisé (Calenge, 2005). Le principal problème pratique de ces méthodes est de déterminer quelles variables environnementales inclure dans le modèle et comment définir ce qui est disponible. Pour augmenter le pouvoir prédictif du modèle, il est nécessaire de minimiser le nombre de variables explicatives (McCullagh and Nelder, 1989). Ces méthodes de modélisation supposent, en outre, que les variables susceptibles d'influencer la distribution de l'espèce étudiée soient connues (Boyce and McDonald, 1999), car elles ne sont pas prévues pour explorer les données afin d'identifier ces variables (Burnham and Anderson, 2003).

Nous avons donc décomposé notre analyse en deux phases :

- approche exploratoire dans un premier temps, afin d'identifier les variables susceptibles d'influencer la sélection d'habitat à l'échelle individuelle (design type III). Elle porte sur les deux saisons définies précédemment (hivernale et estivale)

- approche inférentielle dans un deuxième temps, sur la base des variables identifiées dans la phase précédente, afin de modéliser la sélection d'habitat. Cette approche ne porte que sur la saison estivale, afin notamment de pouvoir comparer avec les résultats obtenus à l'échelle populationnelle.

L'ensemble des analyses statistiques qui suivent ont été mises en œuvre à l'aide du logiciel R (R Core Team, 2018) et des packages associés (adehabitatHS, adehabitatHR, adehabitatMA, adehabitatLT - Calenge, 2006 ; amt- Signer, 2018 ; hab- Basille, 2015 ; ade4- Dray and Dufour, 2007, car- Fox and Weisberg, 2011; survival- Therneau, 2015; MuMIn- ,Barton, 2018; greenbrown- Reichstein et al., 2013).

Approches exploratoires

La sélection d'habitat nécessite le plus souvent de disposer des ressources environnementales disponibles pour l'animal afin de les comparer à son utilisation (voir Cadre conceptuel). En design de type III, l'approche la plus fréquente consiste à utiliser les domaines vitaux des individus pour estimer les ressources disponibles pour chaque animal (Erickson et al., 2001; Manly et al., 2002; Thomas and Taylor, 2006). Nous avons défini ces domaines vitaux pour les deux périodes d'étude, à l'aide de la méthode de kernel, au seuil 95% (Worton, 1989). Nous les avons ensuite utilisé comme emprise de découpage du raster de covariables, afin de définir les ressources disponibles individuelles entrant dans les analyses.

Bien que le concept d'habitat soit par essence un concept multivarié (Hall et al., 1997), il est intéressant d'analyser dans un premier temps comment les animaux utilisent certaines variables séparément. Nous nous sommes intéressés à la façon dont les animaux sélectionnaient certaines variables factorielles, à savoir les unités de végétation (et les types d'exposition). Nous avons, pour cela, utilisé l'indice de sélectivité w_i de Manly et al. (Manly et al., 2002) qui est basé sur un rapport de l'habitat utilisé sur l'habitat disponible.

$$w_i = o_i/p_i \text{ avec } o_i = u_i/N$$

Avec I types d'habitats

N localisations détectées

u_i le nombre de localisations détectées dans le type d'habitat i (=utilisé)

p_i le pourcentage de la zone d'étude recouverte par ce type d'habitat, avec i variant de 1 à I (= disponible)

Sous l'hypothèse d'une absence de sélection de l'habitat i, l'indice de sélectivité w_i devrait être égal à 1. w_i **est supérieur à 1 si l'habitat est préféré, et inférieur à 1 s'il est évité**. La sélection d'habitat est testée pour chaque individu et de façon globale à l'aide d'un test du χ^2 , au seuil 95%.

Pour l'approche multivariée, nous nous appuyons sur une analyse de type K-select (Calenge et al., 2005), dans laquelle les ressources utilisées sont comparées au disponible, tout en tenant compte des corrélations spatiales entre variables. Elle repose sur la notion de marginalité, définie par Doledec et al (2000) comme une mesure du vecteur reliant le centre de gravité du nuage de points disponibles au centre de gravité de nuage de points utilisés (Figure 31). Ce vecteur mesure donc l'écart qu'il peut exister entre les conditions rencontrées en moyenne sur la zone et celles qui sont utilisées par l'espèce (i.e. sa niche écologique).

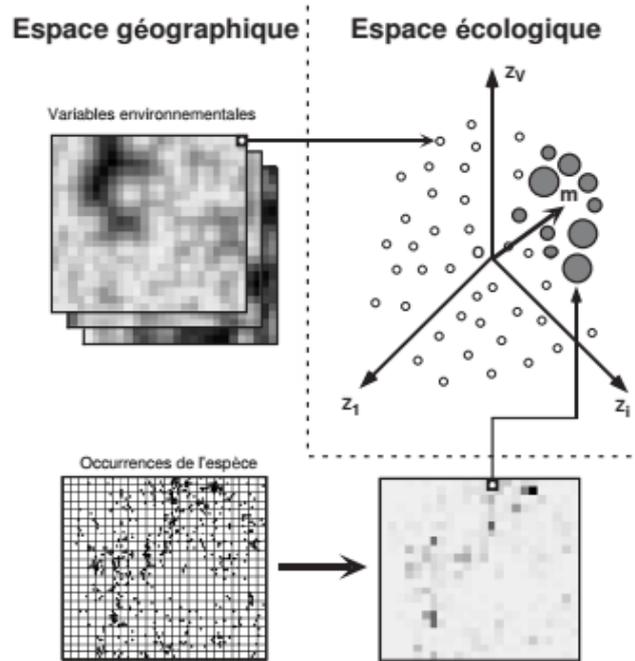
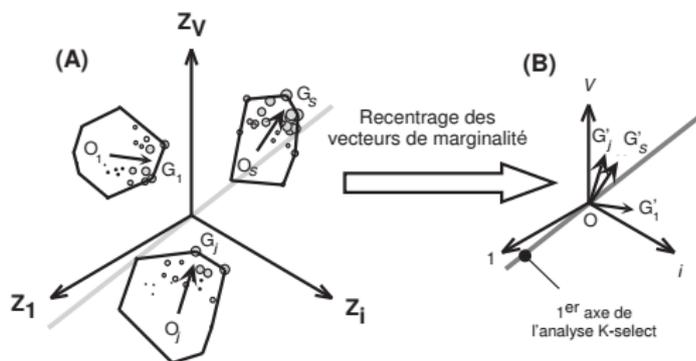


Figure 31 : modèle utilisé pour l'étude de la niche écologique. Les variables z_i les points disponibles dans l'espace écologique. Le vecteur de marginalité m indique la position de l'optimum pour l'espèce (Calenge, 2005)

Notre jeu de données étant basé sur un protocole de type III (design III), nous disposons d'une mesure de l'utilisation et de la disponibilité **pour chaque individu**. Or tous les individus



ne sélectionnent pas nécessairement les mêmes habitats, car il peut exister des "types" de sélection définissant des stratégies de sélection d'habitat différentes (Figure 32) et une réponse fonctionnelle (i.e. des critères de sélection qui évoluent en fonction du disponible auquel l'individu est confronté, Mysterud and Ims, 1998).

Figure 32 : Principe de l'analyse K-select. Chacun des S individus possède son propre espace disponible dans l'espace écologique défini par les variables z_i et chaque point disponible (non représentés ici dans un souci de lisibilité) est associé à un poids d'utilisation. Il est donc possible, pour un individu donné j , de calculer un vecteur de marginalité reliant le barycentre des points disponibles O_j au barycentre des points utilisés G (Calenge, 2005)

Grace à l'analyse K-select nous avons pu définir à partir des vecteurs de marginalité des individus, plusieurs groupe d'animaux présentant des stratégies de sélection de l'habitat différentes. Cette typologie de groupe a permis ainsi d'injecter du contexte écologique dans les approches inférentielles qui ont suivi afin de les rendre biologiquement plus pertinentes.

La significativité de la sélection d'habitat à travers cette analyse est testée à trois niveaux, à partir de tests de randomisation (500 répétitions), au seuil 95%, sous l'hypothèse nulle d'une utilisation aléatoire de l'habitat disponible par les individus: (i) pertinence de l'analyse sur la base de la première valeur propre (ii) significativité du vecteur de marginalité de chaque individu (iii) effet de chaque variable d'habitat sur les vecteurs de marginalité individuels (Calenge et al., 2005).

Step Selection Function

Lorsque le pas de temps d'enregistrement des données GPS est court, un phénomène d'autocorrélation spatiale peut apparaître qui peut biaiser l'estimation des paramètres dans les fonctions de sélections de ressource (RSF) statiques (Dray et al., 2010; Fieberg et al., 2010; Martin et al., 2009; Otis and White, 1999). Nous avons testé l'autocorrélation sur les paramètres linéaires de nos données (dx, dy, distances entre points successifs) à l'aide d'un test de Wald et Wolfowitz (Wald and Wolfowitz, 1943) (fonction Wawotest, package adehabitatLT). Les localisations étaient positivement corrélées pour les 13 individus étudiés ($P < 0.001$).

Nous avons donc opté plutôt pour une approche **dynamique**, appelée *Step Selection Function* (SSF), qui estime la sélection des ressources sur la base des mouvements de l'animal (Fortin et al., 2005; Thurfjell et al., 2014) en intégrant l'autocorrélation spatiale au modèle au lieu de l'exclure (Martin et al., 2009). Ces fonctions reposent sur la notion de trajet (i.e. *steps*), défini comme le segment reliant deux localisations successives prises à intervalle de temps régulier (pour nous deux heures, voir Données issues des colliers GPS). Nous cherchons alors à déterminer si ces trajets sont influencés par l'hétérogénéité environnementale du milieu. L'analyse du biais lié au mouvement est basé sur un design de type *case-control* (Compton et al., 2002), où l'unité d'échantillonnage n'est pas la localisation mais le trajet. Ce dernier est défini par sa longueur et l'angle de rotation qu'il fait avec le trajet suivant (Figure 33). Pour chaque trajet réalisé par l'animal, nous avons choisi de générer 10 trajets aléatoires en utilisant la distribution empirique de longueur et d'angle des autres animaux. Nous avons contraint ces trajets potentiels dans une emprise géographique et environnementale correspondant au domaine vital (kernel, 100%) du groupe d'animaux étudiés (groupe au sens stratégie identifiée par la voie exploratoire, voir Approches exploratoires). Les caractéristiques environnementales des points où se termine chaque trajet (réalisé et potentiels) ont ensuite été comparées à l'aide d'une régression logistique conditionnelle.

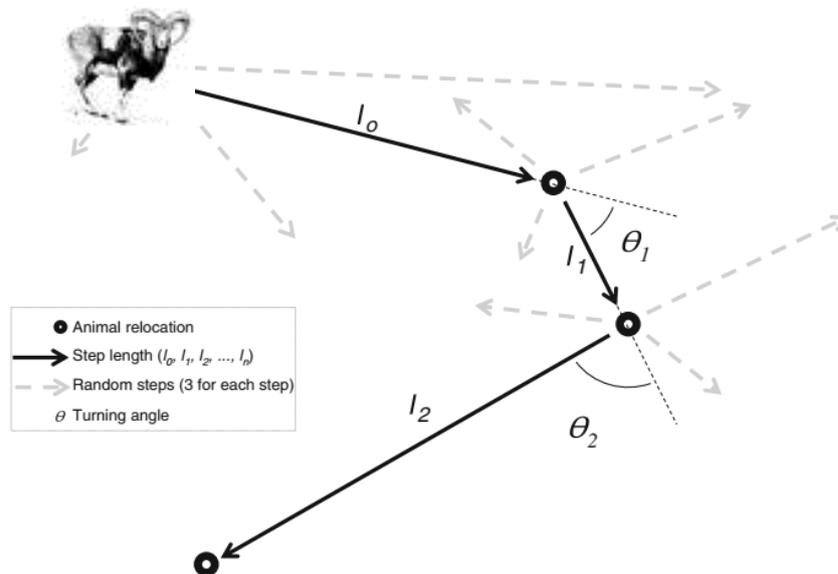


Figure 33 : illustration de la notion de trajet (ie step) dans analyse SSF, ici avec 3 trajets aléatoires possibles pour chaque trajet (d'après [Thurfjell et al., 2014](#))

Similairement à une Resource Selection Function (RSF), une Step Selection Function (SSF) prend la forme suivante :

$$w(x_1 \dots, x_j \dots, x_p) = \exp(\beta_0 + \beta_1 x_1 + \dots + \beta_j x_j + \dots + \beta_p x_p)$$

Où β_1 à β_p sont les coefficients estimés par la régression pour les covariables x_1 à x_p respectivement. Les trajets avec les scores SSF ($w[x]$) les plus élevés ont plus de chance d'être choisis. Les SSF illustrent ainsi l'influence des différentes covariables sur le mouvement des animaux en estimant où les animaux ont le plus de chance de se trouver 2h après.

Les modèles de régression doivent être estimés sur des groupes d'animaux présentant des stratégies de sélection similaires pour être pertinents. Pour définir ces groupes, nous nous sommes appuyés sur les résultats de la K-select en comparant les vecteurs de marginalités des individus (voir Approches exploratoires). Nous avons complété ces résultats en réalisant une Analyse inter-classes (Between-Class Analysis ou BCA) sur les données utilisées (i.e. caractéristiques environnementales associées aux localisations), afin de prendre en compte les individus présentant des vecteurs de marginalité réduits. La combinaison de ces deux analyses nous a permis de mettre en évidence les différences entre-individus au sein de notre échantillon et d'isoler des stratégies d'utilisation de l'espace. Nous avons choisi de limiter dans ce mémoire la modélisation au groupe d'animaux présentant une stratégie estivale d'altitude (voir Analyses K-select et Step Selection Function en période estivale), afin de comparer nos résultats avec ceux obtenus à l'échelle populationnelle et pour pouvoir tester l'effet du sentier GR20, qui traverse leur domaine vital. Toutefois la modélisation aurait pu s'appliquer sur tout autre groupe d'animaux présentant une stratégie de sélection homogène.

Nous avons construit un ensemble de modèles incluant les différentes combinaisons possibles des variables figurées en bleu dans Tableau 9. Nous avons également réalisé une ACP sur les données de ressources disponibles pour le groupe d'animaux étudié (voir plus haut), afin d'intégrer les composantes 1 et 2 comme variables explicatives dans les modèles. Seuls des modèles avec des effets additifs ont été considérés dans la mesure où nous n'avons pas d'attendu particulier sur l'existence d'interactions entre variables. De plus lorsque, deux variables présentaient un niveau de corrélation > 0.3 , elles n'ont pas été incluses dans le même modèle pour éviter les problèmes d'interprétation inhérents à la colinéarité entre covariables (Graham, 2003). Les différents modèles ainsi obtenus ont été comparés en utilisant le critère d'AIC. La colinéarité des variables explicatives du modèle sélectionné a été vérifiée par un facteur de gonflement (Package car) et son ajustement aux données a été évalué à l'aide d'un test d'Hosmer-Lemeshow.

Focus sur dérangement du GR20 en changeant d'échelle temporelle

Nous avons souhaité faire un focus sur l'influence que le sentier GR20 pouvait avoir sur la sélection d'habitat de ce groupe présentant une stratégie estivale d'altitude. L'analyse sur un pas de temps journalier de la distance moyenne des localisations au sentier a mis en évidence que ces distances augmentaient sensiblement aux heures où la fréquentation des randonneurs est la plus forte [5h - 17h] (voir Focus sur le dérangement lié au GR20). Nous avons tenté de modéliser cette tendance à l'aide d'une SSF en recentrant les données de localisations du groupe sur les heures de la journée où la distance aux sentiers est la plus forte [5h-17]. Les variables qui montraient un effet significatif dans le modèle retenu dans l'analyse générale ont été intégrées en tant que variables explicatives. Pour évaluer l'influence du sentier, nous avons testé deux variables : (i) la variable proximité aux sentiers (i) une variable factorielle (`dir_sent`) qui code pour chaque trajet si l'animal s'est éloigné (1) ou approché (0) des sentiers.

Etude de la relation entre migration et vague verte par régression

L'analyse porte sur les données de localisations de l'animal 21 (deux années d'enregistrement), entre avril et juin (voir Définition des saisons et des stratégies migratrices). Pour étudier l'influence supposée de la pousse de végétation sur les patrons de migration (théorie de la *green wave*), nous nous sommes inspirés de l'approche développée par Aikens et al. (2017). Elle met en relation, durant la période de migration, la date où l'animal occupe l'unité de ressource (=UR i.e. pixel) avec la date où la croissance de la végétation dans cette unité est la plus rapide, qui correspond au stade de développement intermédiaire de la plante (voir FMH dans Spécificités liées aux grands herbivores). Si le mouflon « surfe » la vague verte, on s'attend à une relation linéaire positive avec une pente de 1. Pour définir la date du pic végétatif des UR, Aikens et al. ont utilisé la métrique de taux instantané de croissance (*Instantaneous rate of green up, IRG*) développée par Bischof et al. (2012).

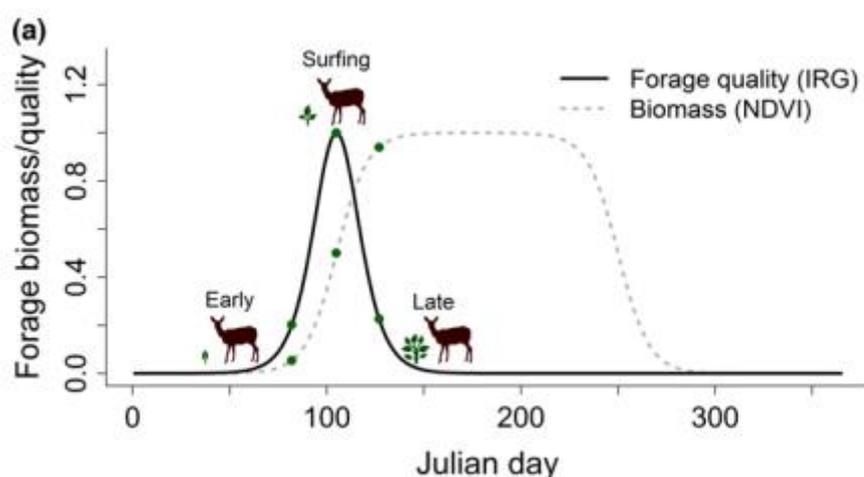


Figure 34 : Illustration de la variation annuelle de la biomasse fourragère (ligne pointillée grise) estimée par une double courbe logistique appliquée à une série temporelle NDVI et de la qualité du fourrage (ligne noire continue) représentée par le taux instantané de croissance (IRG) pour un patch le long d'une route migratoire (d'après Aikens et al., 2017)

L'IRG est obtenue en calculant la première dérivée de la fonction logistique appliquée sur la série temporelle NDVI. Elle forme une courbe qui atteint un pic lorsque la courbe NDVI atteint son point d'inflexion, correspondant à la période où la croissance du végétal est la plus forte (i.e. biomasse intermédiaire, voir FMH) (Figure 34).

Pour rester cohérent avec cette méthode, nous avons utilisé dans nos calculs la métrique *start of season* obtenue à l'aide du package *greenbrown*, qui correspondent à la date où la courbe NDVI d'une série temporelle annuelle montre un point d'inflexion. Plusieurs approches sont possibles pour calculer cette métrique, nous avons opté pour l'approche de Beck et al. (2006). L'intercept et la pente ont été estimés à partir d'une régression linéaire entre le *start of season* et la date d'utilisation (calculées en jours julien sur l'année), pour chaque année de migration et pour chaque individu. Les régressions ont été classées comme suit : i) surf théorique (i.e. IC 95% de la pente contient la valeur 1) ii) surf explique mieux que l'aléatoire (i.e. pente positive et IC 95% de la pente ne contient pas la valeur 0) (iii) absence de surf (i.e. pente négative ou IC 95% de la pente contient la valeur 0).

Résultats

1. Approche exploratoire en période estivale et hivernale

Domaines vitaux

-période hivernale-

De janvier à mars, on observe que l'ensemble des mâles capturés est resté cantonné dans la vallée d'Asco, où ils occupent le fond de vallée (Figure 35). La taille de leur domaine vital est estimée en moyenne à 405 ± 97 ha, avec des valeurs comprises entre 35 et 1149 ha (Kernel, 95%). A noter à titre d'information, que celui des femelles se situe autour de 406 ± 103 ha, avec une amplitude allant de 161 à 777 ha (Kernel, 95%).

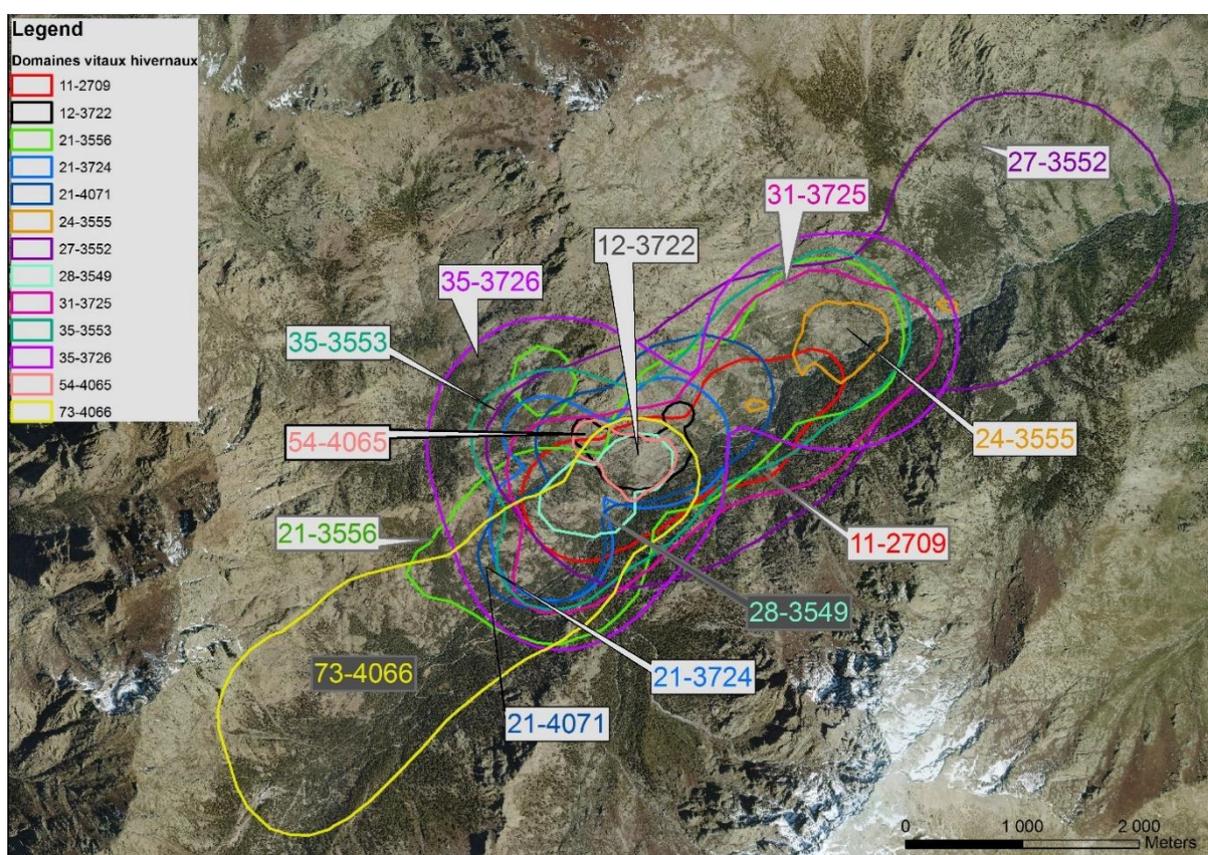


Figure 35 : estimation des domaines vitaux des mâles échantillonnés sur la période hivernale, entre janvier et mars (Kernel, 95%)

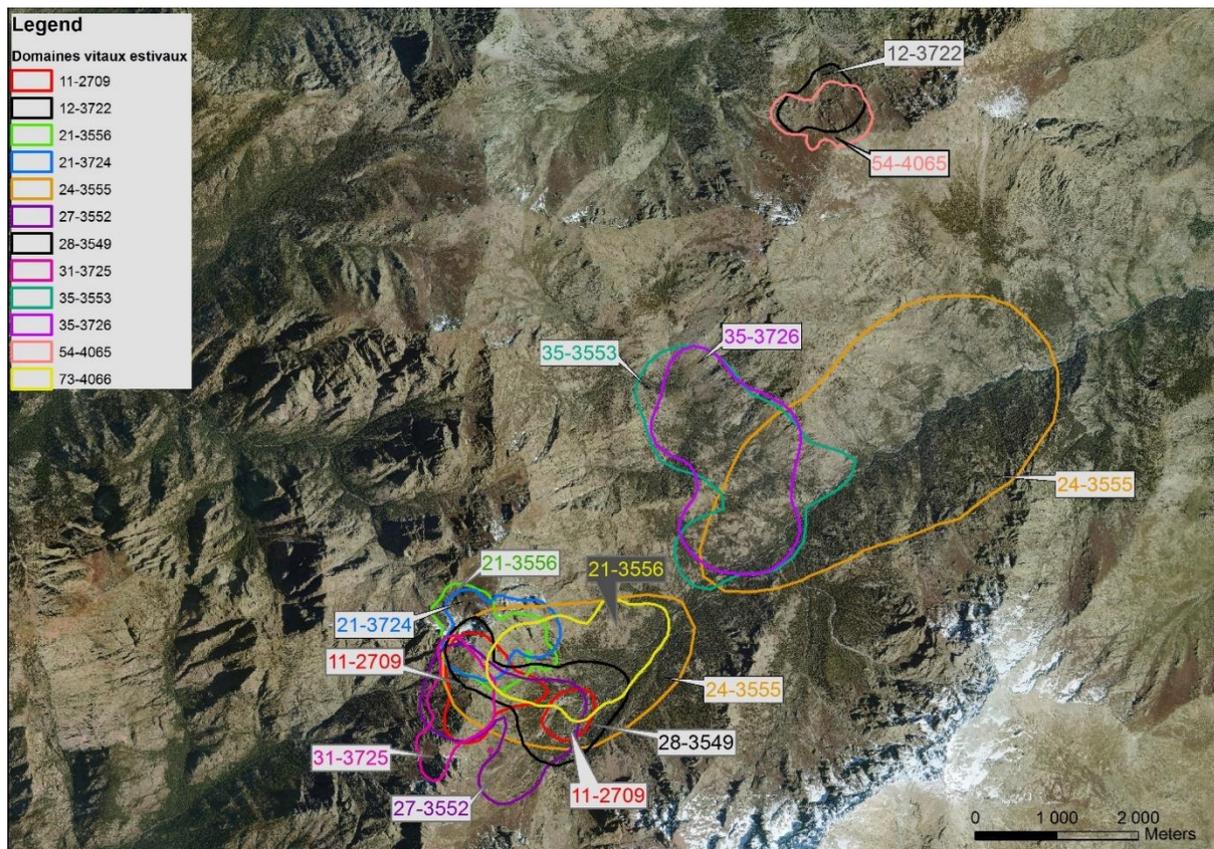


Figure 36 : estimation des domaines vitaux des mâles échantillonnés sur la période estivale, entre juillet et septembre (Kernel, 95%)

-période estivale-

L'analyse des domaines vitaux estivaux des mâles, montre en première lecture, une plus grande hétérogénéité en terme de milieux et d'amplitude altitudinale qu'avant la migration (Figure 36). Il semble se dessiner deux stratégies, résident en fond de vallée (24-3555, 35-3553, 35-3726) *versus* migrant en zones d'altitude. On note par ailleurs que deux animaux (12-3722 et 54-4065) ont basculé dans la vallée voisine de Tartagine, pour rejoindre leur domaine vital d'été. Cette migration a été réalisée dans les deux cas en une seule journée (Figure 37), avec un dénivelé positif de 722m pour le premier et de 763m pour le second. La taille moyenne du domaine vital est de 285 ± 107 ha, avec des valeurs comprises entre 59 et 1416 ha (Kernel, 95%). La valeur maximale (1416ha) attribuée au 24-3555 s'explique par le fait que cet animal a adopté une stratégie assez singulière puisqu'il a effectué une migration en altitude dans le courant du mois de mai pour redescendre vers son domaine vital hivernal dès le mois de juillet (Figure 38), ce qui explique ce domaine vital en deux parties (Figure 36).

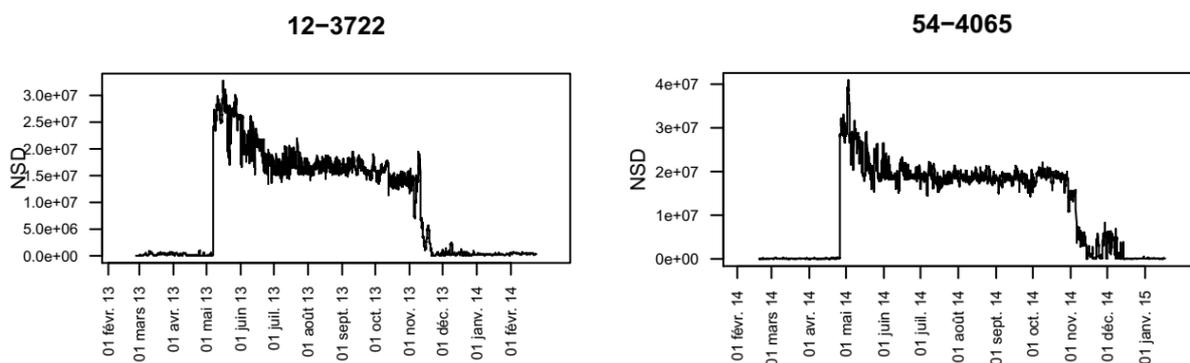


Figure 37 : évolution des valeurs de NSD au cours de l'année pour deux individus qui effectuent leur migration estivale en une journée

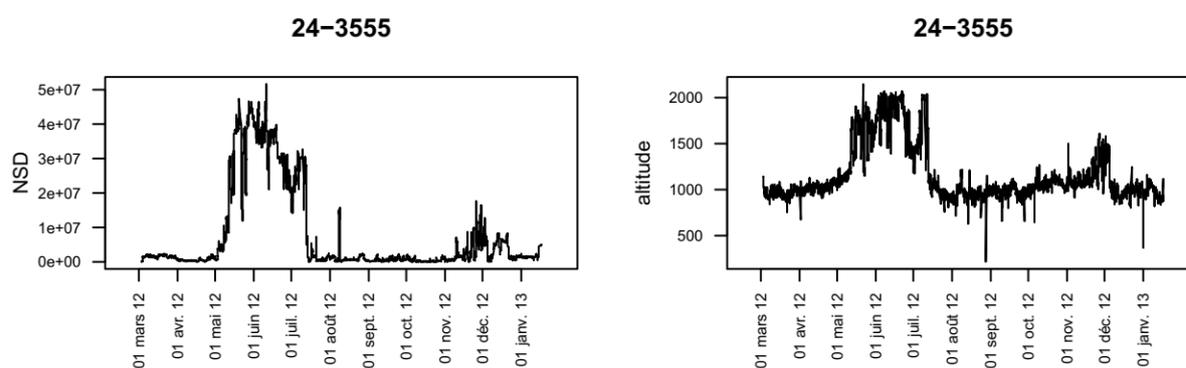


Figure 38 : évolution des valeurs de NSD et d'altitude occupée au cours de l'année pour l'animal 24-3555

Indices de sélectivité

Les indices de sélectivité ont été calculés pour les variables factorielles de végétation (veg_simp) et d'exposition (expocl).

-période hivernale-

L'indice de sélectivité (design III) appliqué à la variable végétation simplifiée fait ressortir qu'entre janvier et mars, les mouflons équipés sélectionnent de façon préférentielle ($w_i > 1$) les formations à bruyère arborescente (12 animaux, $w_{FBA} = 1.35$), les formations à genets (4 animaux, $w_{FG} = 1.52$) et les formations à orpin et saxifrage (10 animaux, $w_{FOS} = 1.93$) (Figure 39a). Les forêts de pin laricio en revanche sont évitées par l'ensemble des individus (13 animaux, $w_{FP} = 0.52$).

Au niveau de l'exposition, les animaux sélectionnent très largement les versants en exposition sud (12 animaux, $w_{sud} = 1.42$), et de façon plus modéré les versants exposition est (5 animaux, $w_{est} = 1.11$) (Figure 39b)

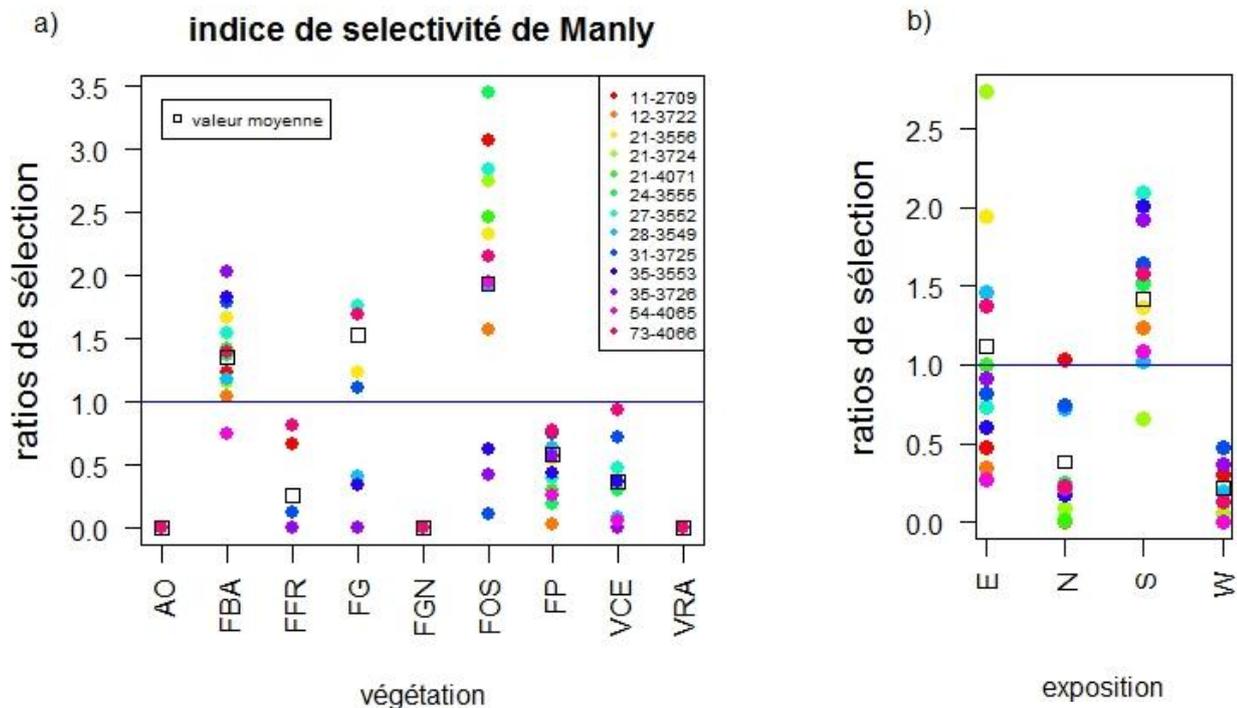


Figure 39 : indice de sélectivité (design III) appliqué aux variables végétation simplifiée (a) et exposition (b), en période hivernale. Voir Tableau 8 pour codification de la végétation

-période estivale-

En période estivale, six unités de végétation simplifiée présentent un indice moyen $w_i > 1$ (AO, EB, FBA, FGN, FP et VCE) (Figure 40a). La sélection des formations à aulnaie odorante (6 animaux, $w_{AO} = 1.33$) à genévriers nains (3 animaux, $w_{FGN} = 1.01$) et des formations d'éboulis (1 animal, $w_{EB} = 1.03$) illustre la stratégie de domaines vitaux d'altitude (migrants), dans les étages subalpins et oro-méditerranéens. Les animaux qui sélectionnent les forêts de pins (3 animaux, $w_{FP} = 1.01$) et formations à bruyère arborescentes (3 animaux, $w_{FBA} = 1.17$) occupent des étages de végétation plus bas en altitude (mésio et supraméditerranéens) et ont choisi une stratégie estivale de basse vallée (résident). La valeur moyenne d'indice la plus forte est observée pour les formations de végétation de cours d'eau (VCE), qui sont indépendantes de toute stratégie liée à l'altitude (5 animaux, $w_{VCE} = 1.79$). Cette valeur est à nuancer en raison de la très forte valeur observée pour le 24 ($w_{i24-3555} = 4.77$), qui influence la valeur moyenne.

En ce qui concerne l'exposition, le patron de sélection est peu marqué. Seules les expositions Est (6 animaux, $w_{est} = 1.02$) et Ouest (4 animaux, $w_{est} = 1.11$) sont sélectionnées préférentiellement, mais avec des indices moyens légèrement supérieurs à 1 (Figure 40b).

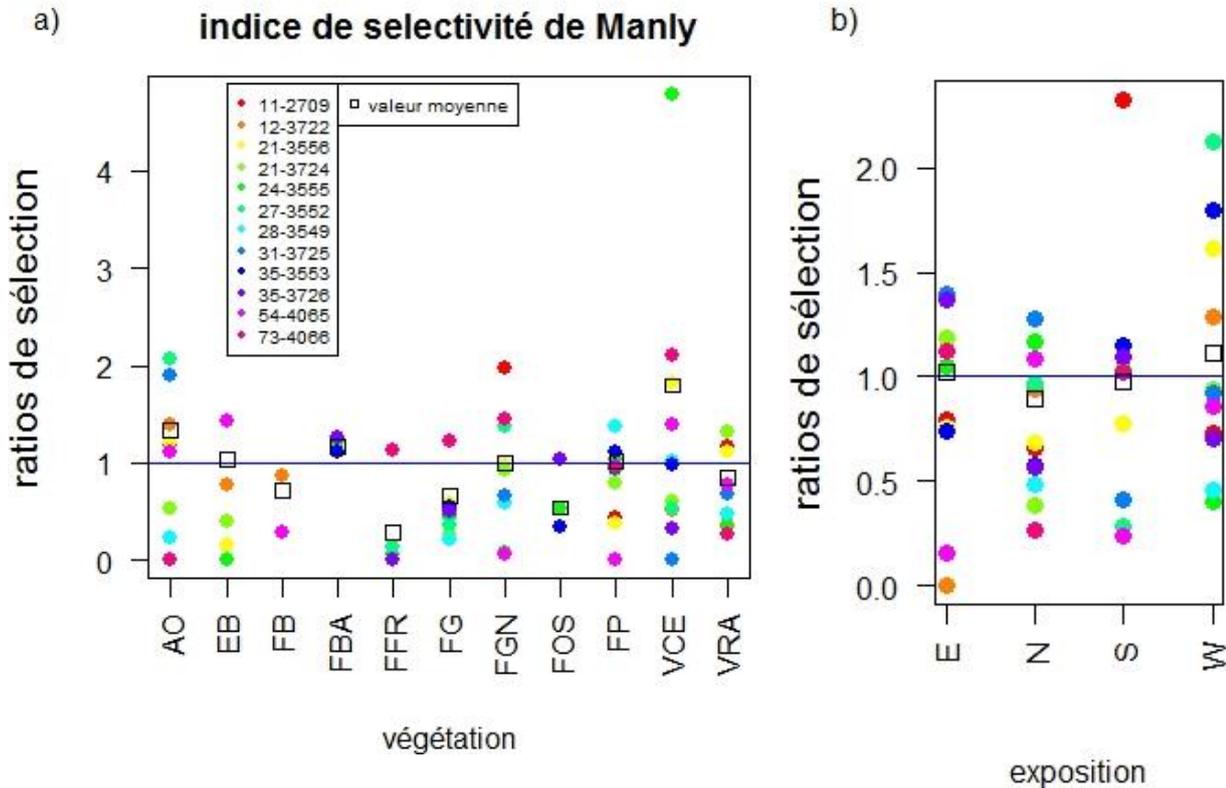


Figure 40: indice de sélectivité (design III) appliqué aux variables végétation simplifiée (a) et exposition (b), en période estivale. Voir Tableau 8 pour codification de la végétation

Les tests du χ^2 réalisés, sous l'hypothèse nulle d'une sélection aléatoire; montrent que les résultats d'indice de sélectivité obtenus sont significatifs pour l'ensemble des individus pour les variables de végétation simplifiée et d'exposition, sur les deux saisons étudiées ($P < 0.001$).

Analyses K-select

Pour les variables de proximité à la végétation, nous avons choisi, afin de rester cohérent avec le contexte écologique, de ne conserver dans l'analyse K-select que les formations végétales qui ont été **utilisées** par les animaux d'après l'analyse d'indice de sélectivité.

Pour les variables d'exposition, nous nous sommes concentrés sur les expositions nord et sud, pour répondre aux problématiques posées de température (période estivale) et d'enneigement (période hivernale).

Les variables retenues sont présentées en annexe 5.

-période hivernale-

Sur la période hivernale, les deux premiers axes de l'analyse K-select expriment 80 % de la marginalité du jeu de données. Les tests de randomisation effectués sur les valeurs propres montrent que la sélection de l'habitat est significative pour l'ensemble des individus échantillonnés ($P < 0.05$) (annexe 5)

Le premier axe du plan ($\Theta_1 = 59\%$ de la variance totale) oppose deux types de milieux : (i) les zones situées en basse vallée, en exposition Sud, à proximité des formations à bruyère et des forêts de pins (ii) aux zones situées plus haut en altitude présentant de fortes pentes (Figure 41a). Le deuxième axe ($\Theta_2 = 21\%$ de la variance totale) est largement structuré par la proximité aux formations d'orpins et saxifrage

On note que globalement, les animaux optent pour la stratégie de basse vallée, en exposition sud (10 vecteurs sur 13 orientés dans la même direction) (Figure 41b). Seul l'individu 28.3549 semble privilégier des secteurs un peu plus haut en altitude, mais ce choix n'est pas très marqué. La variable proximité aux expositions sud est très structurante, elle est d'ailleurs sélectionnée par l'ensemble des animaux (annexe 5).

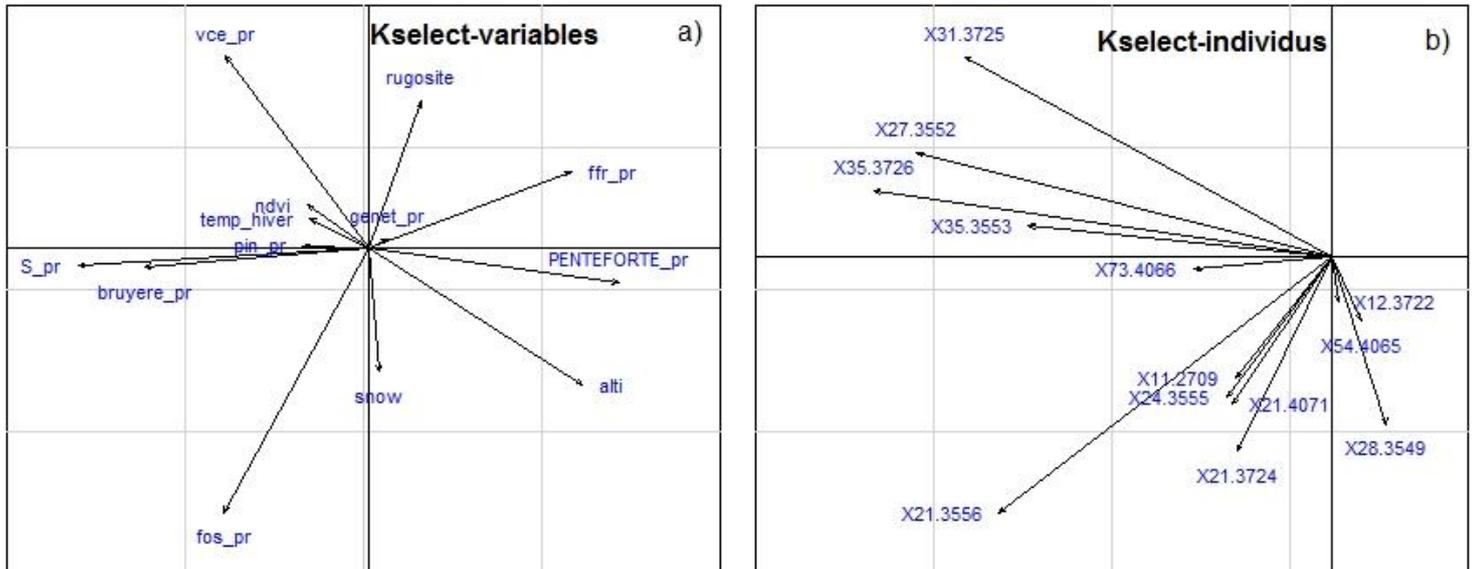


Figure 41 : résultats de l'analyse K-select (données d'utilisation vs disponible) en période hivernale : projection des variables (a) et des individus (b) sur les deux premiers axes de l'analyse K-select.

Au sein de cette stratégie de « basse vallée », il se dégage deux patrons de sélections. Le premier rassemble des animaux qui sélectionnent préférentiellement les formations à bruyère arborescente, en versant sud, proche des cours d'eau (31.3725, 27.3552, 35.3553, 35.3726 et 73.4066). Le deuxième groupe d'animaux semble très lié à la proximité aux formations à orpin et saxifrage, ce qui confirme les résultats des indices de sélectivité (11.2709, 21.3724, 21.3556, 21.4071, 24.3555,). Cette variable est sélectionnée par ailleurs par 12 animaux sur 13 (annexe 5). Il est remarquable de constater que les animaux équipés plusieurs années de suite (21 et 35) présentent des vecteurs de marginalités très proches en terme de direction, ce qui indique une grande fidélité d'une année sur l'autre dans les choix à l'intérieur du domaine vital hivernal (Figure 41b). Le patron de sélection d'habitat du 28.3549 semble quant à lui plutôt lié à l'altitude. Enfin notons que les individus 54.406 et 12.3722 présentent des vecteurs de marginalité réduits, ce qui signifie que la sélection d'habitat est faible sur les deux premiers axes retenus pour ces deux animaux, bien que significative (annexe 5).

-période estivale-

Sur la période estivale, les deux premiers axes de l'analyse K-select expriment 73 % de la marginalité. La sélection d'habitat est significative pour l'ensemble des individus échantillonnés ($P < 0.01$) (annexe 5).

Le premier axe du plan ($\Theta_1 = 55\%$ de la variance totale) distingue deux types de milieux : (i) les zones d'altitude présentant de fortes pentes, avec les unités de végétation associées (aulnaie, formations à genévrier, végétation de rochers d'adret), (ii) les zones de plus basse altitude, proches des cours d'eau et des formations à bruyère arborescente où les valeurs de température moyenne et de ndvi sont plus élevées (Figure 42a)

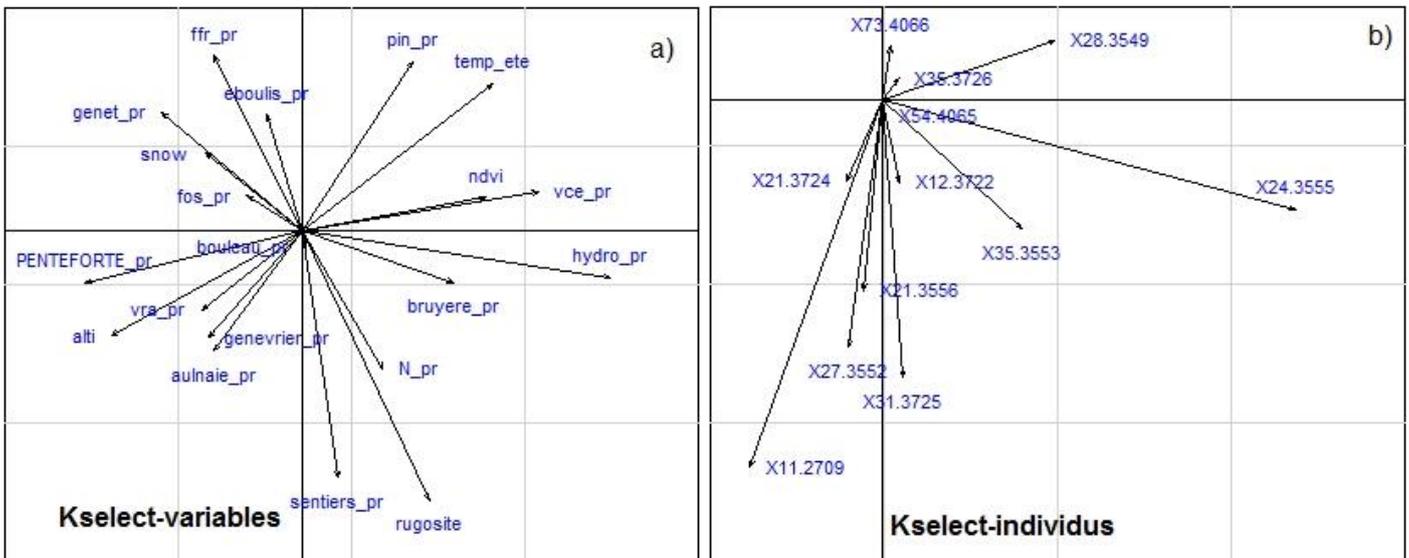


Figure 42: résultats de l'analyse K-select (données d'utilisation vs disponible) en période estivale : projection des variables (a) et des individus (b) sur les deux premiers axes de l'analyse K-select.

Le deuxième axe du plan ($\Theta_2 = 18\%$ de la variance totale) est caractérisé par la rugosité du terrain et la proximité aux sentiers. Les deux stratégies qui avaient été pressenties à l'observation des domaines vitaux (Figure 36) se confirment avec cette analyse : un groupe d'animaux (11.2709, 21.3556, 21.3724, 27.3552, 31.3725, 12.3722) sélectionne les secteurs frais d'altitude, à forte pente, avec des habitats de type formations à genévrier nain, aulnaie ou végétation de rocher (Figure 42 a et b). Ces animaux ne semblent pas dérangés par la proximité des sentiers et l'exposition nord ne semble pas être particulièrement recherchée. La deuxième stratégie identifiée, de basse vallée, concerne les individus 35.3553, 24.3555 et 28.3549. Les deux premiers individus sélectionnent plutôt des habitats proches des cours d'eau, dans des milieux semi fermés (formations à bruyères arborescentes). Le 28.3549 occupe quant à lui préférentiellement les forêts de pins. Si on compare la température moyenne enregistrée au cou d'un animal représentatif de chacune des stratégies identifiées (11.2709 stratégie altitudinale ; 35.3553 stratégie basse vallée), sur les deux mois les plus chauds de l'année (juillet aout), on observe une différence significative ($P < 0.001$). Pour la stratégie d'altitude, la valeur moyenne mesurée est de $15.2 \pm 0.25^\circ\text{C}$ (amplitude : $5.5^\circ\text{C} - 36.5^\circ\text{C}$), contre $20.8 \pm 0.23^\circ\text{C}$ pour la stratégie de basse vallée (amplitude : $10.5^\circ\text{C} - 36.5^\circ\text{C}$). Les individus 73.4066, 35.3726 et 54.4065 ne montrent pas de patron de sélection très clair, bien que la sélection d'habitat soit également significative pour ces trois animaux (annexe 5).

2. Approche inférentielle en période estivale

Step Selection Function en période estivale

L'analyse inter-classe (BCA) nous a permis de préciser le résultats de la K-select et d'affiner la composition des groupes en présentant des patrons d'utilisation de ressources similaires (Figure 43). On retrouve (i) le groupe de 5 animaux présentant une stratégie fond de vallée (73-4066, 28-3549, 24-3555, 35-3553, 35-3726) (ii) le groupes de cinq animaux avec une stratégie d'altitude en milieux ouverts, (11-2709, 27-3552, 31-3725, 21-3724, 21-3556) (iii) un troisième groupe composé de deux animaux (12-3722 et 54-4065) qui ont occupé essentiellement les formations de bouleaux et d'éboulis en versant Nord.

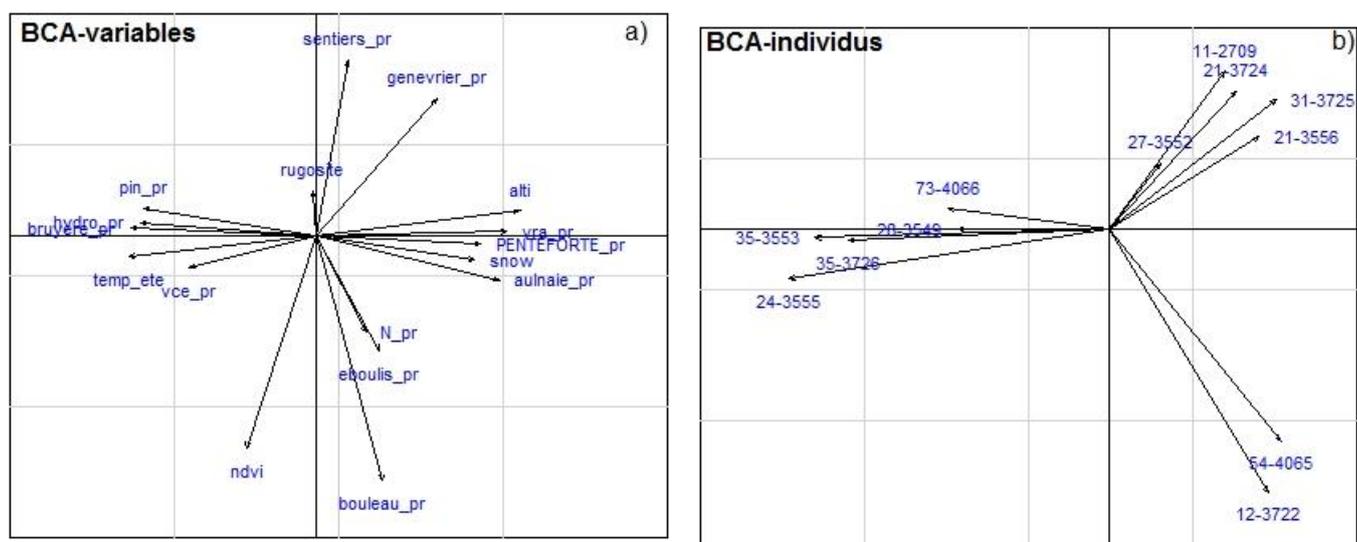


Figure 43 : résultats des analyses Between Class Analysis (données d'utilisation) en période estivale : projection des variables (a) et des individus (b) sur les deux premiers axes de l'analyse BCA,

Nous avons réalisé l'analyse SSF sur le deuxième groupe, qui présente la stratégie d'altitude en milieu ouvert.

L'axe 1 de l'ACP réalisée sur les données de ressources disponibles pour ce groupe exprime 37% de la variabilité. Il oppose sur **ses valeurs négatives** les zones d'altitude, à forte pente, accidentées, avec végétation associée (formation à genévrier, aulnaie, végétation de rocher) aux zones de fond de vallée, proches des cours d'eau aux températures plus élevées. L'axe 2 exprime 16% de la variabilité. Il oppose sur ses valeurs positives les zones en exposition Nord, proches des sentiers aux zones en exposition sud. Nous avons intégré les deux composantes comme variable explicative (RS1 et RS2).

Les différents modèles ont été comparés en utilisant le critère d'AIC. Nous avons considéré les modèles ayant un delta AIC < 2 comme étant ceux les mieux supportés par les données (Tableau 10). Lorsque plusieurs modèles avaient un delta AIC < 2, nous avons considéré le modèle avec le moins de paramètres comme le meilleur modèle afin d'être conservateur sur les effets discutés (modèle en gras dans le Tableau 10).

Tableau 10 : classement des modèles issus de l'analyse par SSF fonction du critère d'information Akaike corrigé AICc. Lorsque le delta AIC < 2, Le modèle avec le moins de paramètre est retenu. Il est figuré ici en gras

modèle	K	AICc	Delta_AICc	AICcWt
hydro_pr + PENTEFORTE_pr + rugosite + sentiers_pr + snow + temp_ete + vra_pr	7	20630,78	0,00	0,26
hydro_pr + PENTEFORTE_pr + rugosite + sentiers_pr + snow + temp_ete	6	20631,58	0,80	0,17
aulnaie_pr + hydro_pr + PENTEFORTE_pr + rugosite + sentiers_pr + snow + temp_ete + vra_pr	8	20632,31	1,53	0,12
genevrier_pr + hydro_pr + PENTEFORTE_pr + rugosite + sentiers_pr + snow + temp_ete + vra_pr	8	20632,66	1,88	0,10
hydro_pr + N_pr + PENTEFORTE_pr + rugosite + sentiers_pr + snow + temp_ete + vra_pr	8	20632,73	1,95	0,10
hydro_pr + ndvi + PENTEFORTE_pr + rugosite + sentiers_pr + snow + temp_ete + vra_pr	8	20632,76	1,98	0,10
hydro_pr + ndvi + PENTEFORTE_pr + rugosite + sentiers_pr + snow + temp_ete	7	20633,54	2,76	0,07
aulnaie_pr + hydro_pr + ndvi + PENTEFORTE_pr + rugosite + sentiers_pr + snow + temp_ete + vra_pr	9	20634,22	3,44	0,05
hydro_pr + N_pr + ndvi + PENTEFORTE_pr + rugosite + sentiers_pr + snow + temp_ete + vra_pr	9	20634,71	3,93	0,04
RS1+RS2	2	20759,30	128,52	0,00
RS2	1	20775,65	144,87	0,00
RS1	1	20799,99	169,21	0,00

Le modèle retenu inclut la proximité aux cours d'eau, aux pentes fortes, aux sentiers, la rugosité, la variable enneigement et la température modélisée (modèle le plus parcimonieux) (Tableau 10). Le modèle est ajusté ($\text{Chi}^2 = 1.47$; $\text{ddl} = 8$; $P=0.99$). Il met en évidence un déplacement vers les zones d'altitude à forte pente ($\beta_{\text{penteforte}} = 0.15$ IC95% = 0.04|0.25) accidentés ($\beta_{\text{rugosite}} = 0.05$ IC95% = 0.02|0.08), proches du GR20 ($\beta_{\text{sentier_pr}} = 0.39$ IC95% = 0.32|0.45) et où le nombre de jours d'enneigement sont les plus élevés ($\beta_{\text{snow}} = 0.20$ IC95% = 0.10|0.30). Les animaux évitent en revanche de se déplacer vers les zones où les températures sont les plus élevées ($\beta_{\text{temp_ete}} = -0.19$ IC95% = 0.04|0.25) et vers les cours d'eau ($\beta_{\text{hydro_pr}} = -0.1$ IC95% = -0.17|-0.02).

Focus sur le dérangement lié au GR20

Les résultats de la SSF, réalisée sur la période juillet aout septembre, semblent montrer que le groupe d'animaux étudié ne cherche pas à éviter le GR20. Toutefois si on passe à une résolution temporelle plus fine, les résultats apparaissent différents. En effet, l'analyse sur un pas de temps journalier de la distance moyenne au sentier des localisations de ce groupe, sur la période évoquée, montre clairement que ces distances augmentent sensiblement aux heures où la fréquentation des randonneurs est la plus forte [5h - 17h] (Figure 44)

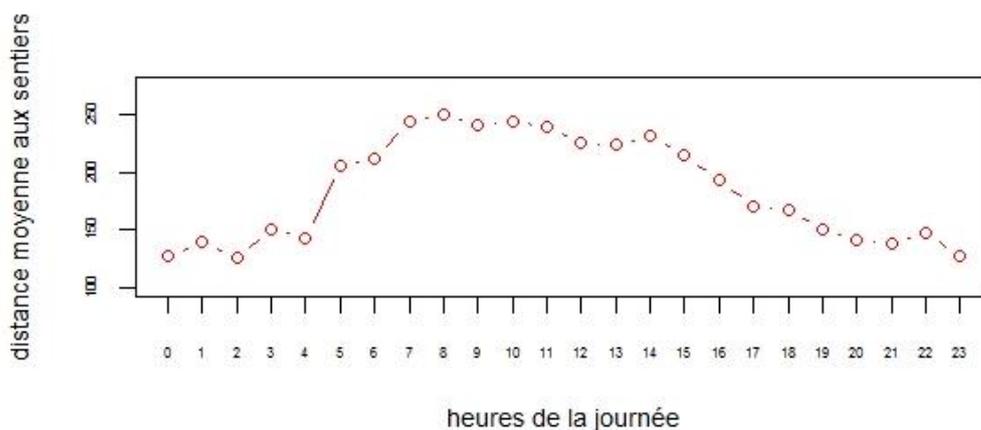


Figure 44 : évolution de la distance moyenne aux sentiers des localisations aux différentes heures de la journée sur la période juillet-août-septembre, pour les animaux dont le domaine vital est traversé par le GR20

Nous avons relancé le modèle retenu précédemment en recentrant sur les heures où la fréquentation est la plus importante (5h-17h). Les résultats ne font toujours pas apparaître d'éloignement au sentier ($\beta_{\text{sentiers_pr}}=0.24$; $\beta_{\text{dir_sent 1}} = -0.25$) (Tableau 11).

Tableau 11 : coefficients de la step selection function réalisée sur le groupe d'animaux en stratégie estivale d'altitude, pour des localisations comprise entre 5h et 17h. Les intervalles de confiances (IC) et Pvalue (P) associées aux coefficients sont définis au risque $\alpha=5\%$

modèle	variables	β	2.5 %	97.5 %	P
avec variable proximité aux sentiers	hydro_pr	-0,08	-0,17	0,01	0,08
	PENTEFORTE_pr	0,14	0,02	0,26	0,02
	rugosite	-0,01	-0,06	0,04	0,61
	sentiers_pr	0,24	0,15	0,32	< 0,001
	snow	0,24	0,12	0,36	< 0,001
	temp_ete	-0,19	-0,27	-0,12	< 0,001
avec variable factorielle (1=éloignement;0=rapprochement)	hydro_pr	-0,07	-0,16	0,02	0,13
	PENTEFORTE_pr	0,13	0,02	0,25	0,02
	rugosite	-0,02	-0,07	0,03	0,51
	dir_sent1	-0,25	-0,34	-0,15	<0,001
	snow	0,21	0,1	0,33	<0,001
	temp_ete	-0,2	-0,28	-0,12	< 0,001

3. Premiers résultats sur le lien entre vague verte et migration

Nous avons utilisé la date de début de végétation (sos) comme variable explicative dans la régression linéaire, avec comme variable réponse la date d'occupation de l'UR. Nous obtenons pour les deux années des pentes positives dont l'intervalle de confiance à 95% ne contient pas la valeur 0 (Figure 45a) ($\beta_{21-3556}=0.58$ IC95% = 0.54|0.62 ; $\beta_{21-3724}=0.7$ IC95% = 0.66|0.73).

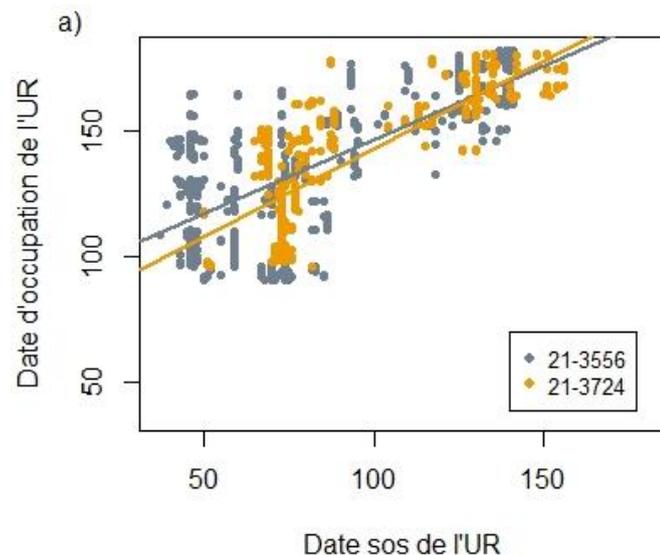


Figure 45 : date d'occupation des unités de ressources en fonction (a) des dates de début de saison de végétation (sos) et (b) des dates de pic de végétation (pop). Les dates sont données en jours julien, avec comme référence le 1^{er} janvier de l'année considérée.

Bien que le « surf » de cet animal le long de la vague verte ne puisse être considéré comme parfait (i.e. IC 95% de la pente contient la valeur 1), il existe une relation très nette entre la migration et la pousse de végétation et la théorie de la vague verte explique mieux les déplacements qu'une occupation aléatoire du milieu à cette période.

Discussion

Dans cette quatrième partie, nous sommes passés aux niveaux II et III de la sélection d'habitat tels que définis par Johnson (1980), en nous appuyant sur des données de localisation GPS. Grâce à l'enregistrement des positions sur une année complète, nous avons pu étudier les facteurs influençant l'occupation du milieu en période hivernale des mouflons, ainsi que le lien éventuel qui pouvait exister entre vague verte et migration printanière. Ce changement d'échelle (population vers individus) nous a permis en outre de mettre en évidence les variations interindividuelles qui peuvent exister au sein de l'échantillon, reflet des différentes stratégies que peuvent adopter les individus, et d'identifier l'effet de déterminants de la sélection d'habitat estivale qui n'étaient pas apparus à l'échelle populationnelle (Mayor et al., 2009).

-sélection d'habitat hivernale-

L'étude de la sélection d'habitat en période hivernale révèle que les mouflons sélectionnent préférentiellement les versants sud, en fond de vallée, où les formations semi ouvertes à bruyère arborescente dominant. Les forêts de pin laricio, abondantes sur le secteur, sont peu sélectionnées (voir indice de sélectivité). Ces résultats peuvent à première vue surprendre. En effet on sait depuis longtemps que les facteurs climatiques influent sur l'utilisation du couvert forestier par les ongulés (Staines, 1976) qui l'utilisent en hiver comme couverture thermique, et protection contre les intempéries (pluie, neige, vent). De nombreuses études menées sur les cervidés démontrent d'ailleurs ce type de sélection (chevreuil -Mysterud and Østbye, 1995; cerf hémione - Ozoga and Gysel, 1972; élan -Schwab and Pitt, 1991; cerf élaphe -Staines, 1976). De même, dans le Massif du Caroux, les mouflons (des deux sexes) recherchent en hiver les forêts de feuillus, qui constituent le meilleur compromis entre sécurité, alimentation et protection climatique (Marchand et al., 2015b). Cette utilisation d'habitats semi-ouverts chez le mouflon de Corse au dépend d'habitats fermés peut s'interpréter par la configuration de la zone d'étude. En effet, du fait de l'orientation des vallées, plus de 40% des forêts de pins sont en exposition nord, contre seulement 15 % en exposition sud. Bien que la canopée intercepte une partie de la neige, ces zones restent enneigées plus longtemps. Quand on sait que la neige est un facteur limitant les déplacements de l'espèce (Dailey and Hobbs, 1989; Pfeffer, 1967), il est vraisemblable que l'évitement des zones exposées au nord soit lié à ce paramètre, à l'instar de ce que l'on observe chez les mouflons nord-américains (Geist, 1971; Goodson et al., 1991; Tilton and Willard, 1982; Walker et al., 2007).

L'analyse par indice de sélectivité de la variable végétation simplifiée a par ailleurs fait ressortir une forte sélection par une majorité d'animaux (10 sur 13) des formations à orpin et saxifrage. Nous avons rassemblé dans cet intitulé les formations à orpin à feuilles courtes et oeillet sauvage de moyenne montagne et les formations à saxifrage à trois doigts et orpin blanc. Ces résultats sont intéressants car ces formations pourraient constituer des habitats importants pour l'espèce sur le plan alimentaire, à une période où les ressources sont limitées. Une analyse plus précise de la flore qui compose ces communautés végétales associée à une analyse du régime alimentaire en hiver pourrait nous permettre d'en savoir plus.

-Variabilité inter et intra individuelles -

En période hivernale, les mouflons qui vivent en vallée d'Asco sont très contraints dans leur choix par les conditions météorologiques et la neige. Ces conditions expliquent que les animaux ont des domaines vitaux centrés et similaires, avec une variabilité inter individuelle

plutôt limitée. En effet plusieurs auteurs ont montré que la variabilité inter individuelle dans la stratégie d'utilisation de l'habitat par les animaux était d'autant plus faible que les territoires étaient moins favorables, ou que les années étaient moins bonnes (Godvik et al., 2009; Pellerin et al., 2010). En revanche, comme nous le supposions, les stratégies peuvent être plus diversifiées en été, lorsque les opportunités sont plus grandes. Deux grandes stratégies de sélection d'habitat en période estivale ont pu être mises en évidence pour la première fois sur le mouflon en Corse : elles opposent les animaux qui migrent au printemps pour rejoindre leur domaine vital estival d'altitude (migrants), à ceux qui choisissent de rester sur place, en fond de vallée (résidents). Ces différences de stratégies entre sédentarité et dispersion saisonnière sont fréquentes chez les ongulés sauvages (Dubois et al., 1993; Gaudry, 2015; Hebblewhite and Merrill, 2009; Nicholson et al., 1997). Au-delà de ces grands patrons de sélection, de fortes variabilités inter-individuelles peuvent exister au sein des populations, comme cela a été mis en évidence chez le élan (Mabille et al., 2012) ou chez le mouflon de stone (Walker et al., 2007). Ces résultats sont importants car ils nous rappellent la nécessité de prendre en compte cette variabilité dans les études de sélection d'habitat. L'identification de groupes d'individus qui adoptent des stratégies comparables, par exemple par une approche exploratoire, permet ainsi d'injecter dans les approches inférentielles du contexte écologique et de les rendre biologiquement plus pertinentes en travaillant sur des jeux de données homogènes.

Un deuxième résultat intéressant concerne la variabilité intra individuelle. Sur les deux périodes étudiées (hiver et été), on observe, tant à travers l'étude des domaines vitaux que les approches exploratoires que les animaux équipés deux années de suite sélectionnent des sites similaires d'une année sur l'autre. Cette fidélité aux sites saisonniers s'observe également chez le mouflon de Stone (Walker et al., 2007).

- changement d'échelle et sélection d'habitat estivale -

L'analyse exploratoire nous a permis d'identifier deux grandes stratégies de sélection d'habitat en période estivale au sein de notre échantillon (migrants vs résidents). Nous nous sommes focalisés sur le groupe d'individus présentant une stratégie en milieu ouvert d'altitude pour réaliser l'approche inférentielle (*SSF, Step Selection Function*), afin de pouvoir comparer les résultats avec ceux obtenus à l'échelle populationnelle. Le changement d'échelle nous a permis de confirmer le rôle clé du facteur thermique dans la sélection d'habitats du mouflon en période estivale. Nos résultats montrent en effet que les animaux recherchent activement les secteurs frais, avec les températures les plus faibles et où le nombre de jours d'enneigement est le plus élevé. Ils sélectionnent également les secteurs les plus accidentés, avec de fortes pentes. En revanche, la sélection des formations à aulne odorant n'apparaît pas de façon significative dans nos modèles. Cette absence de sélection, en comparaison de ce que nous avons observé à l'échelle populationnelle, peut s'interpréter comme une réponse fonctionnelle des animaux (i.e. changement des préférences d'utilisation en fonction de la disponibilité des habitats) (Mysterud and Ims, 1998). En effet pour l'analyse SSF, nous avons recentré les ressources disponibles sur le domaine vital calculé pour le groupe d'animaux étudiés. Dans ce domaine vital d'altitude, aulnaie et formations à genévrier sont ultra dominantes et disponibles. Il est probable alors que cette saturation du milieu ne permette pas de faire ressortir de sélection de ces habitats. En élargissant le disponible, ou en analysant les coefficients en fonction du disponible (Mysterud and Ims, 1998), il est probable que les aulnaies seraient apparues sélectionnées. Ces résultats mettent en lumière la problématique

récurrente de la définition du disponible dans les études de sélection d'habitat (Erickson et al., 2001; Thomas and Taylor, 2006).

Nous avons montré au niveau populationnel un effet significatif du facteur dérangement sur la probabilité d'occupation. A l'échelle individuelle, le modèle de la SSF à l'inverse fait apparaître une tendance des animaux à rester proches des sentiers. Ces résultats s'expliquent par le fait que l'échelle temporelle d'analyse n'est pas adaptée pour mettre en évidence un comportement d'évitement. En effet, à l'échelle de la saison estivale, les animaux étudiés demeurent à proximité du GR20 car les habitats que le sentier traverse constituent des zones dont les caractéristiques écologiques leur sont globalement favorables. Ces constatations illustrent parfaitement l'hypothèse selon laquelle l'échelle à laquelle un facteur influence le plus fortement les décisions d'un individu reflète l'importance du facteur pour sa valeur sélective (Rettie and Messier, 2000; Senft et al., 1987). Ce postulat pourrait s'appliquer ici pour le facteur thermique (large échelle) qui primerait sur le dérangement (échelle localisée) en terme de valeur sélective, ce qui expliquerait que les animaux occupent toujours ces zones fraîches d'altitude en dépit de la gêne occasionnée. Pour limiter malgré tout le dérangement, les mouflons ont adapté leur déplacement en fonction des heures de la journée. Ainsi lorsque l'on passe à une analyse sur un rythme circadien, on observe très nettement un éloignement aux heures où la fréquentation est la plus forte, comme cela a été mis en évidence chez le chamois dans le massif des Bauges (Duparc et al., 2017). D'autres espèces peuvent adapter leur rythme d'activité journalier et notamment les périodes d'alimentation pour limiter les dérangements d'origine anthropique (Langbein et al., 1997; Marchand et al., 2014a; Ohashi et al., 2013; Tolon et al., 2009). Ces réponses comportementales ne sont malgré tout pas anodines. Elles génèrent un coût métabolique qui peut se traduire, selon les groupes taxonomiques, par une baisse de la survie, de la croissance ou de la reproduction (Creel et al., 2007; Pangle et al., 2007; Peckarsky et al., 1993; Ruxton and Lima, 1997). Dans le contexte de ressources alimentaires contraintes décrites chez le mouflon de Corse, ces coûts peuvent s'avérer particulièrement préjudiciables pour l'espèce.

Enfin les analyses à l'échelle individuelles ne nous ont pas permis de mettre en évidence un effet significatif de la proximité de cours d'eau sur la sélection d'habitat en période estivale, ce qui confirme les tendances observées à l'échelle populationnelle. Nous observons même un évitement vis-à-vis de ces structures hydrographiques. Il semble que les cours d'eau ne joueraient aucun rôle en tant que refuge ou ressource (*food/cover trade off*). L'évitement observé irait plutôt dans le sens des travaux de Marchand et al. (2016), qui a démontré que les structures de paysages (lignes de crêtes, talwegs) pouvaient jouer un rôle déterminant dans le déplacement des mouflons. Ils auraient ainsi tendance à s'éloigner de ces structures, en particulier dans un environnement familier.

-migration et vague verte-

L'analyse du déplacement des animaux et de leurs domaines vitaux saisonniers a permis de distinguer les stratégies de résidents versus migrants. Parmi les 6 individus migrants, un seul a effectué sa migration sur plusieurs semaines, au cours des deux années où il a pu être équipé, ce qui nous a permis d'étudier la synchronisation qui pouvait exister entre déplacement et pousse de la végétation au printemps, le long du gradient altitudinal. Les analyses mises en œuvre montrent une relation significative entre migration et croissance de la végétation, ce qui suggère que les animaux qui adoptent ce type de dispersion en Corse, surferaient la vague

verte afin d'optimiser l'apport énergétique du fourrage au cours de la migration (théorie de la vague verte, *green wave hypothesis*). Ces résultats corroborent les conclusions rapportées par d'autres auteurs sur des ongulés migrants en Europe (cerf élaphe - Rivrud et al., 2016) et en Amérique du nord (cerf hémione, Wyoming - Aikens et al., 2017).

L'intérêt de « surfer » cette vague verte et de suivre la phénologie de la végétation semble évident pour le mouflon, en terme de valeur sélective, pour avoir accès à une ressource alimentaire de bonne qualité. Dans ce contexte, la proportion d'animaux dans notre échantillon (5 sur 6) qui effectuent leur migration en quelques jours, parfois même une seule journée, peut paraître surprenante. Pourtant Bischof et al. (2012) ont montré dans une étude sur le cerf élaphe en Norvège que la majorité des animaux migrants (78%) effectuaient leurs déplacements entre domaines vitaux d'hiver et d'été en peu de temps et avec peu d'arrêts, ce que l'on retrouve également chez le cerf hémione dans le Colorado (Lendrum et al., 2014). Dans ce cas, les auteurs parlent non plus de surf mais de saut (*jump*), où les animaux anticipent l'arrivée de la vague. Certaines hypothèses avancées pour expliquer ce phénomène, qui s'appuient sur des risques de prédation réduits ou encore la synchronisation avec des événements importants tels que les naissances, ne peuvent ici s'appliquer sur notre échantillon composé de mâles. Cette stratégie du « saut » pourrait plutôt s'expliquer par une compétition intra et interspécifique qui impose aux animaux d'arriver avant les autres sur les parcelles à haute valeur fourragère (Mysterud, 1999), ou encore par le fait que la route migratoire empruntée serait caractérisée par des habitats de faible valeur, où les arrêts apporteraient un faible bénéfice. D'autres auteurs ont simplement suggéré que les animaux ne disposeraient pas d'informations assez précises sur la disponibilité et l'avancement spatiotemporel de la végétation au cours de la migration (Dingle, 2014). Les avantages de surfer la vague pourraient de fait être limités par le coût de la collecte d'informations précises, ce qui inciterait les migrants à « sauter » plutôt qu'à « surfer ».

Partie V : Conclusions et perspectives

Synthèse des résultats

Après être passé très près de l'extinction au milieu du siècle dernier, le mouflon de Corse est aujourd'hui en sursis. Les paramètres de la dynamique de ces populations dont nous disposons actuellement nous alertent quant à l'avenir de l'espèce, en particulier la population de Bavella, dans un contexte de réchauffement climatique, d'altération et de fragmentation des habitats. L'acquisition de connaissances sur les déterminants qui influencent la sélection d'habitat du mouflon en Corse est apparue dès lors comme un volet incontournable pour aider à la gestion et à la conservation de cette espèce vulnérable, aucune étude n'ayant traité de ce sujet.

Afin de comprendre les différents mécanismes qui interviennent dans le processus de sélection, nous avons choisi de travailler à différentes échelles spatiales et temporelles (Mayor et al., 2009).

La première approche s'intéresse à l'échelle populationnelle. Elle nous a permis d'étudier les variables qui influencent les probabilités d'occupation et de détection de l'espèce en zones ouvertes d'altitude, en période estivale, sur la base d'un protocole de type présence/absence (MacKenzie et al., 2002, 2005). Nous avons développé à cette occasion une méthode d'échantillonnage inédite chez des ongulés sauvages sur un territoire de montagne, qui nous a permis de tester l'effet de nombreuses variables environnementales sur la probabilité d'occupation de l'espèce. Les résultats des analyses font ressortir en particulier le rôle clé de

la température, à laquelle répondent les mouflons en sélectionnant des habitats frais d'altitude, où se développent les formations à aulne odorant. Les expositions ne semblent pas avoir une incidence forte sur la probabilité d'occupation, alors que la diversité des pentes apparaît comme un facteur de sélection important. Nous avons également détecté à cette échelle un comportement d'évitement vis-à-vis des zones à fort dérangement.

Le modèle d'occupation obtenu a été utilisé pour prédire des cartes d'habitats favorables pour les zones ouvertes d'altitude, en période estivale, sur cinq zones situées en périphérie de l'aire de répartition de la population de Bavella. Ces cartes s'intègrent dans l'étude écologique qui doit aider les décisionnaires à choisir le futur site de relâcher de mouflons issus de l'enclos de Quenza.

La deuxième approche que nous avons développée s'est focalisée sur l'échelle individuelle. Elle repose sur des données GPS collectées sur un échantillon de 13 mâles, entre 2011 et 2015. Cette approche nous a permis d'étudier la sélection d'habitat à une échelle plus fine, et à différentes saisons. En période hivernale, les animaux recherchent, comme attendu les secteurs les mieux exposés, avec de faibles accumulations de neige. Les domaines vitaux des individus apparaissent très similaires entre eux. Nous avons également identifié un habitat fortement sélectionné par les mouflons qui pourrait jouer un rôle important sur le plan alimentaire, à savoir les formations à orpin et saxifrage. En période estivale, les méthodes d'analyse exploratoires ont fait apparaître deux grands patrons de sélection, qui opposent les animaux résidents (i.e. peu ou pas de gradient altitudinal entre domaines vitaux saisonniers, 40% des animaux équipés) aux animaux qui migrent en altitude en été (60 % des animaux équipés). En développant une analyse de type *step selection function* sur les migrants qui occupent les zones ouvertes en été, nous avons pu confirmer le rôle clé du facteur thermique en période estivale, auquel les mouflons répondent en recherchant des habitats frais d'altitude. A l'échelle de la saison estivale, ces animaux ne semblent pas manifester d'évitement vis-à-vis du GR20, qui traverse pourtant leur domaine vital. Toutefois, en passant à un rythme circadien, nous avons pu mettre en évidence un éloignement très net vis-à-vis du sentier aux heures de la journée où la fréquentation est la plus forte.

L'analyse des déplacements des animaux migrants, en lien avec la pousse de la végétation a fait ressortir à nouveau deux stratégies. Sur les 6 mâles concernés, un mâle a effectué sa migration printanière, sur plusieurs semaines deux années de suite. Pour cet individu, nous avons mis en évidence une relation entre les dates d'utilisation des parcelles et dates d'apparition des stades intermédiaires de végétation dans ces parcelles. Ces résultats suggèrent que les mouflons de corse pourraient 'surfer' la vague verte printanière, en accord avec la théorie de la vague verte (*green wave hypothesis*). Les cinq autres mâles migrants ont adopté plutôt une stratégie de 'saut', en rejoignant leur domaine vital estival en quelques jours. Les mécanismes qui orientent les animaux vers l'une ou l'autre des stratégies restent à explorer.

Limites méthodologiques et amélioration des protocoles

Echelle populationnelle

Les modèles d'occupation comportent un certain nombre d'hypothèses, dont une concernant le statut d'occupation d'un site, qui ne doit pas changer au cours de la période d'observation (i.e., sites fermés). Les simulations que nous avons effectuées à partir des données GPS montrent que sur une période correspondant à l'intervalle de temps médian

entre le 1^{er} et 3^{eme} passage (28 jours), les animaux parcourent en moyenne 132 ha, ce qui diffère des 25 ha des sites définis dans le protocole. Ces valeurs suggèrent que cette hypothèse ait pu être violée lors du protocole. Cette violation peut entraîner une surestimation de la probabilité d'occupation (MacKenzie and Royle, 2005; Rota et al., 2009), mais pour autant, elle ne fausse pas l'identification des variables qui influencent cette probabilité. Par ailleurs MacKenzie et al. (2004) suggèrent que cette hypothèse peut être assouplie sous réserve que le changement dans le statut d'occupation des sites se produise au hasard (i.e. la probabilité d'occupation dans un intervalle de temps ne dépend pas du statut d'occupation d'un site dans l'intervalle de temps précédent). Dans notre situation, nous ne voyons pas de raison pour que les changements qui auraient pu se produire ne soient pas le fait du hasard, ce qui conforte nos résultats. En tout état de cause, les méthodes d'estimation dans ce type de situations sont toujours valables, sauf que « l'occupation » devrait maintenant être interprétée comme une « utilisation », ce qui était ici le but recherché.

Dans la perspective d'une application sur d'autres territoires, il convient de tenir compte de ces considérations, l'intervalle de temps, le nombre de répétitions, la taille des sites devant être adaptés à l'espèce étudiée et au territoire afin de limiter au maximum les biais d'estimation. Dans notre cas par exemple, les simulations sur les données GPS montrent qu'en 5 jours, les animaux parcourent en moyenne $97\text{ha} \pm 3.22$. En réalisant nos 3 passages sur cet intervalle de temps, sur des sites de 100 ha (1000m x 1000m), nous aurions ainsi parfaitement intégré la contrainte de « sites fermés ». La mise en oeuvre, d'un point de vue visibilité des sites et contraintes logistiques, aurait été en revanche irréalisable. Il faudra également garder à l'esprit des passages rapprochés dans le temps peuvent engendrer un dérangement qui peut avoir selon les espèces concernées des effets sur la probabilité de détection et s'avérer contre productifs (Otto et al., 2013).

Echelle individuelle

A l'échelle individuelle, nous avons été limités dans notre analyse par la taille de l'échantillon, qui nous a contraint à exclure les femelles en raison d'un effectif trop faible ($n=5$). Un échantillon de plus grande taille permettrait de les inclure à l'analyse afin notamment d'étudier la sélection d'habitat en fonction du sexe, tout en augmentant la représentativité de l'échantillon. Cette approche serait précieuse, car l'acquisition de connaissances sur la sélection d'habitat des femelles paraît nécessaire tant les indices de reproduction enregistrés sont faibles et interrogent sur la viabilité de l'espèce. En effet chez une espèce polygyne comme le mouflon où le nombre de mâles n'est pas forcément un critère limitant, les femelles jouent un rôle majeur dans la dynamique des populations.

Implications de gestion

L'approche multi échelle qui a été développée dans cette étude a fait ressortir l'importance du facteur thermique sur la sélection d'habitat, en particulier en période estivale, dont l'effet prégnant est apparu aux différentes échelles concernées. Pour répondre à cette contrainte, les animaux sélectionnent un couvert thermique qui diffère selon la stratégie retenue (aulnaie en altitude, forêt de pins dans les fonds de vallées). La protection thermique qui en découle sera plus ou moins efficace (+de 5°C d'écart en moyenne entre les deux stratégies, voir Analyses K-select). Dans le contexte de réchauffement climatique qui s'annonce, la préservation de ces habitats, en particulier l'aulnaie, dans les secteurs où les populations sont présentes paraît donc essentielle pour la survie de l'espèce. La présence de ces formations devra également être prise en compte dans la définition des futures zones de relâchers, en tant que facteur clé de distribution et d'occupation.

Comme nous pouvions le supposer, le facteur thermique, qui s'exerce à une large échelle, prend le pas sur un facteur plus localisé comme le dérangement, en raison de son importance sur la valeur sélective du mouflon (Rettie and Messier, 2000). Bien qu'à une large échelle, on observe un comportement général d'évitement, nos résultats montrent que localement, alors que le dérangement est présent, les animaux choisissent de demeurer sur place car le bénéfice est supérieur au coût. Ils limitent malgré tout ce dérangement en modulant la distance qui les sépare du sentier en fonction des heures de fréquentation. Ces résultats sont importants, car ils montrent que sur les secteurs dérangés où l'espèce est présente ou pourrait être présente, il est possible d'agir pour sa gestion en veillant à canaliser le passage des randonneurs afin de permettre aux animaux d'adapter leur occupation circadienne du milieu. Sur les secteurs où des relâchers pourraient être envisagés, l'ouverture de nouveaux sentiers en revanche serait à proscrire.

Sur le plan des ressources alimentaires, l'approche individuelle a permis d'identifier un habitat (formations à orpin et saxifrages) qui est très sélectionné par les mouflons en période hivernale. Ce type d'habitat ne pouvant pas jouer un rôle de couvert ou de protection thermique, nous soupçonnons que certaines espèces végétales qui les composent pourraient occuper une place importante dans le régime alimentaire de l'espèce à cette période. Des investigations plus poussées doivent être menées dans ce sens. Si cette hypothèse devait s'avérer exacte, nous pourrions proposer aux gestionnaires d'espaces de mettre en place des actions de gestions visant à développer ou conserver ce type d'habitat. Des études sur le régime alimentaire à différentes période l'année doivent être envisagées en tout état de cause (voir plus loin Perspectives).

Perspectives

Echelle populationnelle

Les modèles d'occupation que nous avons développés dans cette étude portent sur des zones ouvertes d'altitude en période estivale. Or nous avons vu que le mouflon pouvait également occuper les milieux fermés, indifféremment de la saison. Il serait très intéressant de mettre en place un protocole dans ce type de milieu, en particulier en hiver, qui viendrait compléter nos connaissances sur l'écologie de l'espèce, où les besoins sont grands compte tenu des projets de relâchers de mouflons à venir. Par ailleurs, le sexe des animaux ayant été noté lors des relevés de terrain, des analyses complémentaires pourraient être réalisées sur les données dont nous disposons afin de définir les patrons de ségrégation sexuelle du mouflon de Corse dans la sélection d'habitat estivale en zone ouverte.

Des extensions récentes des protocoles d'occupancy permettent en outre aujourd'hui d'estimer des paramètres démographiques additionnels lorsque le protocole est répété sur plusieurs années (MacKenzie et al., 2003). Il est possible ainsi d'évaluer les probabilités de colonisation et d'extinction en périphérie des aires de répartition actuelle. Comme pour la probabilité d'occupation ces paramètres peuvent être modélisés en fonction de covariables afin d'identifier les facteurs pouvant favoriser l'accroissement/la colonisation de l'espèce. Cette évaluation serait particulièrement intéressante dans le contexte démographique des populations corses et dans le cadre des futurs relâchers.

Enfin l'influence de la faune domestique (bovin en particulier) sur l'occupation des milieux par le mouflon est une problématique que nous aurions souhaité évaluer à travers ce protocole. En effet, nous suspectons l'existence d'une forte compétition alimentaire entre les différentes espèces. La mise en place d'un protocole adapté à cette problématique pourrait

permettre la mise en évidence d'une exclusion spatiale interspécifique qui constituerait un premier élément de réponse quant à l'existence ou non de cette exclusion.

Echelle individuelle

Les colliers GPS que nous avons posés sur les animaux sont équipés de capteurs qui enregistrent sur des périodes successives de cinq minutes les mouvements latéraux et verticaux du cou de l'animal, ainsi que l'angle d'inclinaison du collier par rapport à la verticale. A partir de ces données brutes, la détermination du niveau d'activité (i.e. alimentation, déplacement, repos/rumination) des individus peut être obtenue en utilisant différentes méthodes analytiques (par exemple méthode discriminante Bourgoin et al., 2008). L'intégration de ces données dans des analyses de sélection d'habitat permettrait d'apporter de nouveaux éléments de connaissances sur l'écologie du mouflon, en particulier concernant l'adaptation de son activité en lien avec les températures et le dérangement (Bourgoin et al., 2008).

En outre les animaux qui seront relâchés en 2020 à proximité de l'aire de répartition de la population de Bavella seront équipés de colliers GPS, ce qui va nous permettre d'étudier leurs déplacements et la façon dont ils occupent l'espace. Ces données pourront être recroisées avec les cartes prédictives d'habitats favorables afin de tester la validité des modèles.

Enfin les résultats que nous avons obtenus à cette échelle ont mis en évidence deux stratégies migratrices (« surf » et « saut »). Il serait intéressant de déterminer quels mécanismes influencent ces choix et les répercussions en terme de valeur sélective de ces deux stratégies, en lien avec le réchauffement climatique.

Régime alimentaire

Après avoir travaillé aux trois niveaux de sélection définis par Johnson (1980), il serait pertinent de descendre au niveau 4 de l'échelle de sélection, correspondant aux items alimentaires consommés par l'animal. Une étude du régime alimentaire au sein des aires de répartition aux différentes saisons de l'année pourrait être envisagée, en calibrant la méthode sur une liste de taxons locaux. Ces éléments viendraient compléter et recroiser les résultats obtenus aux niveaux supérieurs de sélection, et pourraient être mis en relation avec la disponibilité de la ressource, les paramètres de dynamique de population et plus généralement la valeur sélective de l'espèce.

BIBLIOGRAPHIE

- Aebischer, N.J., Robertson, P.A., and Kenward, R.E. (1993). Compositional Analysis of Habitat Use From Animal Radio-Tracking Data. *Ecology* 74, 1313–1325.
- Aikens, E.O., Kauffman, M.J., Merkle, J.A., Dwinell, S.P.H., Fralick, G.L., and Monteith, K.L. (2017). The greenscape shapes surfing of resource waves in a large migratory herbivore. *Ecol. Lett.* 20, 741–750.
- Albon, S.D., and Langvatn, R. (1992). Plant Phenology and the Benefits of Migration in a Temperate Ungulate. *Oikos* 65, 502–513.
- Alderman, J.A., Krausman, P.R., and Leopold, B.D. (1989). Diel Activity of Female Desert Bighorn Sheep in Western Arizona. *J. Wildl. Manag.* 53, 264–271.
- Aublet, J.-F., Festa-Bianchet, M., Bergero, D., and Bassano, B. (2009). Temperature constraints on foraging behaviour of male Alpine ibex (*Capra ibex*) in summer. *Oecologia* 159, 237–247.
- Auvray, F. (1983). Recherches sur l'éco-éthologie du Mouflon (*Ovis ammon musimon*, Schreber, 1782) dans le massif du Caroux-Espinouse (Hérault) en vue de définir de nouveaux sites d'accueil. Université des sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier,.
- Bailey, L.L., Simons, T.R., and Pollock, K.H. (2004). Estimating Site Occupancy and Species Detection Probability Parameters for Terrestrial Salamanders. *Ecol. Appl.* 14, 692–702.
- Bandara, R. (2004). Economic Value of Conservation: The Case of the Asian Elephant. *South Asia Econ. J.* 5, 283–300.
- Barnosky, A.D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G.O.U., Swartz, B., Quental, T.B., Marshall, C., McGuire, J.L., Lindsey, E.L., Maguire, K.C., et al. (2011). Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature* 471, 51–57.
- Barton, K. (2018). MuMIn: Multi-Model Inference.
- Basille, M. (2015). hab: Habitat and movement functions.
- Bax, N., Williamson, A., Agüero, M., Gonzalez, E., and Geeves, W. (2003). Marine invasive alien species: a threat to global biodiversity. *Mar. Policy* 27, 313–323.
- Beck, J.L., and Peek, J.M. (2005). Diet Composition, Forage Selection, and Potential for Forage Competition Among Elk, Deer, and Livestock on Aspen–Sagebrush Summer Range. *Rangel. Ecol. Manag.* 58, 135–147.
- Beck, P.S.A., Atzberger, C., Høgda, K.A., Johansen, B., and Skidmore, A.K. (2006). Improved monitoring of vegetation dynamics at very high latitudes: A new method using MODIS NDVI. *Remote Sens. Environ.* 100, 321–334.
- Bell, R.H. (1971). A grazing ecosystem in the Serengeti. *Sci. Am.* 225, 86–93.
- Belsky, A.J. (1992). Effects of Grazing, Competition, Disturbance and Fire on Species Composition and Diversity in Grassland Communities. *J. Veg. Sci.* 3, 187–200.
- Benedetti, P., Sanchis, F., and Garel, M. Programme régional de recherche et de développement sur le mouflon de Corse - 2011/2015 (ONCFS).
- Benoist, S., Garel, M., Cugnasse, J.-M., and Blanchard, P. (2013). Human disturbances, habitat characteristics and social environment generate sex-specific responses in vigilance of Mediterranean mouflon. *PLoS ONE* 8, e82960.

- Bischof, R., Loe, L.E., Meisingset, E.L., Zimmermann, B., Van Moorter, B., Mysterud, A., Gaillard, A.E.J.-M., and McPeck, E.M.A. (2012). A Migratory Northern Ungulate in the Pursuit of Spring: Jumping or Surfing the Green Wave? *Am. Nat.* *180*, 407–424.
- Bivand, R., and Lewin-Koh, N. (2017). *mapproj: Tools for Reading and Handling Spatial Objects*.
- Bivand, R., and Rundel, C. (2018). *rgeos: Interface to Geometry Engine - Open Source ('GEOS')*.
- Bivand, R., Keitt, T., and Rowlingson, B. (2018). *rgdal: Bindings for the "Geospatial" Data Abstraction Library*.
- Bivand, R.S., Pebesma, E., and Gomez-Rubio, V. (2013). *Applied spatial data analysis with R*, Second edition (Springer, NY).
- Bjørneraas, K., Van Moorter, B., Rolandsen, C.M., and Herfindal, I. (2010). Screening Global Positioning System Location Data for Errors Using Animal Movement Characteristics. *J. Wildl. Manag.* *74*, 1361–1366.
- Bleich, V.C., Marshal, J.P., and Andrew, N.G. (2010). Habitat use by a desert ungulate: Predicting effects of water availability on mountain sheep. *J. Arid Environ.* *74*, 638–645.
- Bon, R., Gonzalez, G., Im, S., and Badia, J. (1990). Seasonal Grouping in Female Moufflons in Relation to Food Availability. *Ethology* *86*, 224–236.
- Bon, R., Cugnasse, J.M., Dubray, D., Gibert, P., Houard, P.G.T., and Rigaud, P. (1991). Le mouflon de Corse. *Rev. Ecol. Fr. supplément* *6*, 44.
- Bon, R., Gonzalez, G., Bosch, M.D., and Cugnasse, J.M. (1992). Ram rut-involvement in a hunted population of moufflons. *Acta Theriol. (Warsz.)* *37*.
- Bon, R., Dardaillon, M., and Estevez, I. (1993). Mating and Lambing Periods as Related to Age of Female Mouflon. *J. Mammal.* *74*, 752–757.
- Bonenfant, C., Gaillard, J., Coulson, T., Festa-Bianchet, M., Loison, A., Garel, M., Loe, L.E., Blanchard, P., Pettorelli, N., Owen-Smith, N., et al. (2009). Chapter 5 Empirical Evidence of Density-Dependence in Populations of Large Herbivores. In *Advances in Ecological Research*, (Academic Press), pp. 313–357.
- Bonnot, N., Morellet, N., Verheyden, H., Cargnelutti, B., Lourtet, B., Klein, F., and Hewison, A.J.M. (2013). Habitat use under predation risk: hunting, roads and human dwellings influence the spatial behaviour of roe deer. *Eur. J. Wildl. Res.* *59*, 185–193.
- Börger, L., and Fryxell, J. (2012). Quantifying individual differences in dispersal using net squared displacement. *Dispersal Ecol. Evol.* *222–230*.
- Bourgoin, G., Garel, M., Van Moorter, B., Dubray, D., Maillard, D., Marty, E., and Gaillard, J.-M. (2008). Determinants of seasonal variation in activity patterns of mouflon. *Can. J. Zool.* *86*, 1410–1418.
- Bourgoin, G., Garel, M., Blanchard, P., Dubray, D., Maillard, D., and Gaillard, J.-M. (2011). Daily responses of mouflon (*Ovis gmelini musimon* x *Ovis* sp.) activity to summer climatic conditions. *Can. J. Zool.* *89*, 765–773.
- Bourgoin, G., Marchand, P., Hewison, A.J.M., Ruckstuhl, K.E., and Garel, M. (2018). Social behaviour as a predominant driver of sexual, age-dependent and reproductive segregation in Mediterranean mouflon. *Anim. Behav.* *136*, 87–100.
- Bowen-Jones, E., and Entwistle, A. (2002). Identifying appropriate flagship species: the importance of culture and local contexts. *Oryx* *36*, 189–195.

- Boyce, M.S., and McDonald, L.L. (1999). Relating populations to habitats using resource selection functions. *Trends Ecol. Evol.* *14*, 268–272.
- Brashares, J.S., Arcese, P., Sam, M.K., Coppolillo, P.B., Sinclair, A.R.E., and Balmford, A. (2004). Bushmeat Hunting, Wildlife Declines, and Fish Supply in West Africa. *Science* *306*, 1180–1183.
- Breitenmoser, U. (1998). Large predators in the Alps: The fall and rise of man’s competitors. *Biol. Conserv.* *83*, 279–289.
- Bretagnolle, V., Inchausti, P., Seguin, J.-F., and Thibault, J.-C. (2004). Evaluation of the extinction risk and of conservation alternatives for a very small insular population: the bearded vulture *Gypaetus barbatus* in Corsica. *Biol. Conserv.* *120*, 19–30.
- Brotons, L., Thuiller, W., Araujo, M.B., and Hirzel, A.H. (2004). Presence-absence versus presence-only modelling methods for predicting bird habitat suitability. *Ecography* *27*, 437–448.
- Bunnefeld, N., Börger, L., Moorter, B. van, Rolandsen, C.M., Dettki, H., Solberg, E.J., and Ericsson, G. (2011). model-driven approach to quantify migration patterns: individual, regional and yearly differences. *J. Anim. Ecol.* *80*, 466–476.
- Büntgen, U., Greuter, L., Bollmann, K., Jenny, H., Liebhold, A., Galván, J.D., Stenseth, N.C., Andrew, C., and Mysterud, A. (2017). Elevational range shifts in four mountain ungulate species from the Swiss Alps. *Ecosphere* *8*, e01761.
- Burnham, K.P., and Anderson, D.R. (2003). *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach* (Springer Science & Business Media).
- Byers, J.A. (1997). *American Pronghorn: Social Adaptations and the Ghosts of Predators Past* (University of Chicago Press).
- Cain, J.W., Krausman, P.R., Rosenstock, S.S., and Turner, J.C. (2006). Mechanisms of Thermoregulation and Water Balance in Desert Ungulates. *Wildl. Soc. Bull.* *34*, 570–581.
- Calenge, C. (2005). *Des outils statistiques pour l’analyse des semis de points dans l’espace écologique*. Université Claude Bernard Lyon 1.
- Calenge, C. (2006). The package “adehabitat” for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecol. Model.* *197*, 516–519.
- Calenge, C. (2011). *Exploratory Analysis of the Habitat Selection by the Wildlife in R: the adehabitatHS Package*.
- Calenge, C., Dufour, A., and Maillard, D. (2005). K-select analysis: a new method to analyse habitat selection in radio-tracking studies. *Ecol. Model.* *186*, 143–153.
- Caro, T. (2005). *Antipredator Defenses in Birds and Mammals* (University of Chicago Press).
- Ceballos, G., and Ehrlich, P.R. (2002). Mammal population losses and the extinction crisis. *Science* *296*, 904–907.
- Ceballos, G., Ehrlich, P.R., Barnosky, A.D., García, A., Pringle, R.M., and Palmer, T.M. (2015). Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Sci. Adv.* *1*.
- Charmantier, A., McCleery, R.H., Cole, L.R., Perrins, C., Kruuk, L.E.B., and Sheldon, B.C. (2008). Adaptive Phenotypic Plasticity in Response to Climate Change in a Wild Bird Population. *Science* *320*, 800–803.
- Charnov, E.L. (1976). Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theor. Popul. Biol.* *9*, 129–136.

- Charrier, J., Benedetti, P., and Sanchis, F. (2018). Etude permettant de choisir un site de relacher pour les mouflons issus de l'enclos de Quenza (ONCFS).
- Chessa, B., Pereira, F., Arnaud, F., Amorim, A., Goyache, F., Mainland, I., Kao, R.R., Pemberton, J.M., Beraldi, D., Stear, M.J., et al. (2009). Revealing the History of Sheep Domestication Using Retrovirus Integrations. *Science* 324, 532–536.
- Ciuti, S., Pipia, A., Grignolio, S., Ghiandai, F., and Apollonio, M. (2009). Space use, habitat selection and activity patterns of female Sardinian mouflon (*Ovis orientalis musimon*) during the lambing season. *Eur. J. Wildl. Res.* 55, 589–595.
- Ciuti, S., Northrup, J.M., Muhly, T.B., Simi, S., Musiani, M., Pitt, J.A., and Boyce, M.S. (2012). Effects of humans on behaviour of wildlife exceed those of natural predators in a landscape of fear. *PloS One* 7, e50611.
- Clavero, M., and García-Berthou, E. (2005). Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends Ecol. Evol.* 20, 110.
- Clavero, M., Brotons, L., Pons, P., and Sol, D. (2009). Prominent role of invasive species in avian biodiversity loss. *Biol. Conserv.* 142, 2043–2049.
- Compton, B.W., Rhymer, J.M., and McCollough, M. (2002). Habitat Selection by Wood Turtles (*Clemmys insculpta*): An Application of Paired Logistic Regression. *Ecology* 83, 833–843.
- Côté, S.D., Rooney, T.P., Tremblay, J.-P., Dussault, C., and Waller, D.M. (2004). Ecological Impacts of Deer Overabundance. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35, 113–147.
- Cransac, N., and Hewison, A.J.M. (1997). Seasonal use and selection of habitat by mouflon (*Ovis gmelini*): Comparison of the sexes. *Behav. Processes* 41, 57–67.
- Cransac, N., Hewison, A.J.M., Maublanc, M.L., Gaillard, J.M., and Cugnasse, J.M. (1997). Patterns of mouflon (*Ovis gmelini*) survival under moderate environmental conditions: effects of sex, age, and epizootics. *Can. J. Zool.* 75, 1867–1875.
- Cransac, N., Gerard, J.-F., Maublanc, M.-L., and Pépin, D. (1998). An example of segregation between age and sex classes only weakly related to habitat use in mouflon sheep (*Ovis gmelini*). *J. Zool.* 244, 371–378.
- Crawley, M.J. (2009). Plant–herbivore dynamics. *Plant Ecol.* Second Ed. 401–474.
- Creel, S. (2018). The control of risk hypothesis: reactive vs. proactive antipredator responses and stress-mediated vs. food-mediated costs of response. *Ecol. Lett.* 21, 947–956.
- Creel, S., and Christianson, D. (2008). Relationships between direct predation and risk effects. *Trends Ecol. Evol.* 23, 194–201.
- Creel, S., Winnie, J., Maxwell, B., Hamlin, K., and Creel, M. (2005). Elk alter habitat selection as an antipredator response to wolves. *Ecology* 86, 3387–3397.
- Creel, S., Christianson, D., Liley, S., and Winnie, J.A. (2007). Predation Risk Affects Reproductive Physiology and Demography of Elk. *Science* 315, 960–960.
- Cugnasse, J. (1994). Révision taxonomique des mouflons des îles méditerranéennes. *Mammalia* 58, 507–512.
- Dail, D., and Madsen, L. (2011). Models for estimating abundance from repeated counts of an open metapopulation. *Biometrics* 67, 577–587.
- Dailey, T.V., and Hobbs, N.T. (1989). Travel in alpine terrain: energy expenditures for locomotion by mountain goats and bighorn sheep. *Can. J. Zool.* 67, 2368–2375.
- Danchin, G., Giraldeau, L.A., and Cézilly, F. (2005). *Écologie comportementale -Cours et questions de réflexion.*

- Darmon, G., Calenge, C., Loison, A., Maillard, D., and Jullien, J.-M. (2007). Social and spatial patterns determine the population structure and colonization processes in mouflon. *Can. J. Zool.* *85*, 634–643.
- Darmon, G., Bourgoin, G., Marchand, P., Garel, M., Dubray, D., Jullien, J.-M., and Loison, A. (2014). Do ecologically close species shift their daily activities when in sympatry? A test on chamois in the presence of mouflon. *Biol. J. Linn. Soc.* *111*, 621–626.
- Daubenmire, R. (1976). The use of vegetation in assessing the productivity of forest lands. *Bot. Rev.* *42*, 115–143.
- Davies, N.B., Krebs, J.R., and West, S.A. (2012). *An Introduction to Behavioural Ecology* - 4th edition (John Wiley & Sons).
- Delbosc, P. (2015). *Dynamico-catenal plant sociology of Corsica : typological and mapping methodologies*. Theses. Université de Bretagne occidentale - Brest.
- Demment, M.W., and Van Soest, P.J. (1985). A Nutritional Explanation for Body-Size Patterns of Ruminant and Nonruminant Herbivores. *Am. Nat.* *125*, 641–672.
- Demoule, J.P. (2017). *La Révolution néolithique (Humensis)*.
- Derocher, A.E., Lunn, N.J., and Stirling, I. (2004). Polar Bears in a Warming Climate. *Integr. Comp. Biol.* *44*, 163–176.
- Dingle, H. (2014). *Migration: The Biology of Life on the Move* (OUP Oxford).
- Dirzo, R., Young, H.S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N.J.B., and Collen, B. (2014). Defaunation in the Anthropocene. *Science* *345*, 401–406.
- Doledec, S., Chessel, D., and Gimaret-Carpentier, C. (2000). Niche Separation in Community Analysis: A New Method. *Ecology* *81*, 2914–2927.
- Dray, S., and Dufour, A.-B. (2007). The ade4 Package: Implementing the Duality Diagram for Ecologists. *J. Stat. Softw.* *022*.
- Dray, S., Royer-Carenzi, M., and Calenge, C. (2010). The exploratory analysis of autocorrelation in animal-movement studies. *Ecol. Res.* *25*, 673–681.
- Drent, R. (1978). Balancing the energy budgets of arctic-breeding geese throughout the annual cycle: a progress report. *Verh Orn Ges Bayern* *23*, 239–264.
- Dubois, M., Quenette, P.Y., Bideau, E., and Magnac, M.P. (1993). Seasonal range use by European mouflon rams in medium altitude mountains. *Acta Theriol. (Warsz.)* *38*.
- Dubray, D. (1988). Abondance, structure et dynamique de la population de mouflons de Corse (*Ovis amon musimon*) du secteur est du massif du Cinto (Haute-Corse), et analyse du rôle de protection de la réserve de l'Office National de la Chasse d'Asco. *Bull. Ecol.* *19*, 439–450.
- Dunoyer, J.A.É.É.B. (1867). *Histoire de la chasse en France depuis les temps les plus reculés jusqu'à la Révolution*.
- Duparc, A. (2016). *Dynamiques spatio-temporelles des ressources alimentaires et des activités humaines : impacts sur la sélection d'habitat d'un grand herbivore de montagne*. phdthesis. Université Grenoble Alpes.
- Duparc, A., AMBLARD, T., Garel, M., Marchand, P., PERRIN-MALTERRE, C., Dubray, D., Maillard, D., and Loison, A. (2017). Réponse comportementale face au dérangement dans un espace fortement fréquenté par les randonneurs Le cas d'une population de chamois dans le massif des Bauges. *Faune Sauvage* *20–25*.

Eldegard, K., Lyngved, J.T., and Hjeljord, O. (2012). Coping in a human-dominated landscape: trade-off between foraging and keeping away from roads by moose (*Alces alces*). *Eur. J. Wildl. Res.* 58, 969–979.

Elith, J., Graham, C.H., Anderson, R.P., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R.J., Huettmann, F., Leathwick, J.R., Lehmann, A., et al. (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29, 129–151.

Elton, C.S. (1927). *Animal ecology* (University of Chicago Press).

Emlen, J.M. (1966). The Role of Time and Energy in Food Preference. *Am. Nat.* 100, 611–617.

Erickson, W.P., McDonald, T.L., Gerow, K.G., Howlin, S., and Kern, J.W. (2001). Chapter 8 - Statistical Issues in Resource Selection Studies with Radio-Marked Animals. In *Radio Tracking and Animal Populations*, J.J. Millspaugh, and J.M. Marzluff, eds. (San Diego: Academic Press), pp. 209–242.

Evans, J.S. (2017). *spatialEco*.

Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 487–515.

Ferroglio, E., Gortazar, C., and Vicente, J. (2011). Wild ungulate diseases and the risk for livestock and public health. In *Ungulate Management in Europe : Problems and Practices*, (Cambridge University Press), pp. 192–214.

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

Festa-Bianchet, M., Jorgenson, J.T., Lucherini, M., and Wishart, W.D. (1995). Life History Consequences of Variation in Age of Primiparity in Bighorn Ewes. *Ecology* 76, 871–881.

Fieberg, J., Matthiopoulos, J., Hebblewhite, M., Boyce, M.S., and Frair, J.L. (2010). Correlation and studies of habitat selection: problem, red herring or opportunity? *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 365, 2233–2244.

Fiske, I., Chandler, R., and others (2011). unmarked: An R package for fitting hierarchical models of wildlife occurrence and abundance. *J. Stat. Softw.* 43, 1–23.

Foley, J.A., DeFries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., Chapin, F.S., Coe, M.T., Daily, G.C., Gibbs, H.K., et al. (2005). Global Consequences of Land Use. *Science* 309, 570–574.

Food and Agriculture Organization of United Nations (2015). *Évaluation des ressources forestières mondiales 2015* (Food and Agriculture Organization of United Nations).

Food and Agriculture Organization of United Nations (2016). *The state of world fisheries and aquaculture* (Food and Agriculture Organization of United Nations).

Fortin, D., Beyer, H.L., Boyce, M.S., Smith, D.W., Duchesne, T., and Mao, J.S. (2005). Wolves influence elk movements: behavior shapes a trophic cascade in Yellowstone National Park. *Ecology* 86, 1320–1330.

Fox, J., and Weisberg, S. (2011). *An R Companion to Applied Regression* (Thousand Oaks CA: Sage).

Frair, J.L., Fieberg, J., Hebblewhite, M., Cagnacci, F., DeCesare, N.J., and Pedrotti, L. (2010). Resolving issues of imprecise and habitat-biased locations in ecological analyses using GPS telemetry data. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 365, 2187–2200.

- French, S.S., González-Suárez, M., Young, J.K., Durham, S., and Gerber, L.R. (2011). Human Disturbance Influences Reproductive Success and Growth Rate in California Sea Lions (*Zalophus californianus*).
- Fretwell, S.D., and Lucas, H.L. (1969). On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheor.* 19, 16–36.
- Frid, A., and Dill, L. (2002). Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conserv. Ecol.* 6.
- Fryxell, J.M. (1991). Forage Quality and Aggregation by Large Herbivores. *Am. Nat.* 138, 478–498.
- Fryxell, J.M., and Sinclair, A.R. (1988). Causes and consequences of migration by large herbivores. *Trends Ecol. Evol.* 3, 237–241.
- Fryxell, J.M., Greever, J., and Sinclair, A.R.E. (1988). Why are Migratory Ungulates So Abundant? *Am. Nat.* 131, 781–798.
- Gaillard, J.-M., Loison, A., Festa-Bianchet, M., Yoccoz, N.G., and Solberg, E. (2003). Ecological Correlates of Life Span in Populations of Large Herbivorous Mammals. *Popul. Dev. Rev.* 29, 39–56.
- Gaillard, J.-M., Hebblewhite, M., Loison, A., Fuller, M., Powell, R., Basille, M., and Van Moorter, B. (2010). Habitat–performance relationships: finding the right metric at a given spatial scale. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 365, 2255–2265.
- Gamisans, J. (1999). *La végétation de la Corse* (Edisud).
- Garel, M., Loison, A., Gaillard, J.-M., Cugnasse, J.-M., and Maillard, D. (2004). The effects of a severe drought on mouflon lamb survival. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 271, S471–S473.
- Garel, M., Cugnasse, J.-M., Gaillard, J.-M., Loison, A., Gibert, P., Douvre, P., and Dubray, D. (2005). Reproductive output of female mouflon (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.): a comparative analysis. *J. Zool.* 266, 65–71.
- Gaudry, W. (2015). Partial Migration or Just Habitat Selection? Seasonal Movements of Roe Deer in an Alpine Population. *J. Mammal.* v. 96, 502-510pp. 9.
- Gause, G. (1934). *The Struggle for Existence*. Baltimore (MD): Williams and Wilkins.. 1970. Criticisms of invalidation of the principle of competitive exclusion. *Nature* 227, 89.
- Geiger, F., Bengtsson, J., Berendse, F., Weisser, W.W., Emmerson, M., Morales, M.B., Ceryngier, P., Liira, J., Tschirntke, T., Winqvist, C., et al. (2010). Persistent negative effects of pesticides on biodiversity and biological control potential on European farmland. *Basic Appl. Ecol.* 11, 97–105.
- Geist, V. (1966). Validity of horn segment counts in aging bighorn sheep. *J. Wildl. Manag.* 634–635.
- Geist, V. (1971). *Mountain sheep. A study in behavior and evolution*. (University of Chicago Press.).
- Geist, V. (1974). On the Relationship of Social Evolution and Ecology in Ungulates. *Integr. Comp. Biol.* 14, 205–220.
- Gill, R.M.A. (1992). A Review of Damage by Mammals in North Temperate Forests: 1. Deer. *For. Int. J. For. Res.* 65, 145–169.
- Godvik, I.M.R., Loe, L.E., Vik, J.O., Veiberg, V., Langvatn, R., and Myrsetrud, A. (2009). Temporal scales, trade-offs, and functional responses in red deer habitat selection. *Ecology* 90, 699–710.

- Gonzalez, G. (1984). *Ecoéthologie du mouflon et de l'isard dans le massif du Carlit [Pyrénées Orientales]*. Université de Toulouse, Université Toulouse III - Paul Sabatier.
- Goodson, N.J., Stevens, D.R., and Bailey, J.A. (1991). Effects of Snow on Foraging Ecology and Nutrition of Bighorn Sheep. *J. Wildl. Manag.* *55*, 214–222.
- Gordon, I.J., Hester, A.J., and Festa-Bianchet, M. (2004). The Management of Wild Large Herbivores to Meet Economic, Conservation and Environmental Objectives. *J. Appl. Ecol.* *41*, 1021–1031.
- Graham, M.H. (2003). Confronting Multicollinearity in Ecological Multiple Regression. *Ecology* *84*, 2809–2815.
- Grignolio, S., Merli, E., Bongio, P., Ciuti, S., and Apollonio, M. (2011). Effects of hunting with hounds on a non-target species living on the edge of a protected area. *Biol. Conserv.* *144*, 641–649.
- Grinnell, J. (1917). The Niche-Relationships of the California Thrasher. *The Auk* *34*, 427–433.
- Guerrini, M., Forcina, G., Panayides, P., Lorenzini, R., Garel, M., Anayiotos, P., Kassinis, N., and Barbanera, F. (2015). Molecular DNA identity of the mouflon of Cyprus (*Ovis orientalis ophion*, Bovidae): Near Eastern origin and divergence from Western Mediterranean conspecific populations. *Syst. Biodivers.* *13*, 472–483.
- Guibert, B. (2007). Bilan national de l'indemnisation des dégâts agricoles de sangliers. pp. 73–78.
- Haddad, N.M., Brudvig, L.A., Clobert, J., Davies, K.F., Gonzalez, A., Holt, R.D., Lovejoy, T.E., Sexton, J.O., Austin, M.P., Collins, C.D., et al. (2015). Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Sci. Adv.* *1*.
- Hall, L.S., Krausman, P.R., and Morrison, M.L. (1997). The Habitat Concept and a Plea for Standard Terminology. *Wildl. Soc. Bull.* 1973-2006 *25*, 173–182.
- Hanski, I. (1978). Some Comments on the Measurement of Niche Metrics. *Ecology* *59*, 168–174.
- Hebblewhite, M., and Merrill, E.H. (2009). Trade-offs between predation risk and forage differ between migrant strategies in a migratory ungulate. *Ecology* *90*, 3445–3454.
- Hebblewhite, M., and Merrill, E.H. (2011). Demographic balancing of migrant and resident elk in a partially migratory population through forage–predation tradeoffs. *Oikos* *120*, 1860–1870.
- Hickling, R., Roy, D.B., Hill, J.K., Fox, R., and Thomas, C.D. (2006). The distributions of a wide range of taxonomic groups are expanding polewards. *Glob. Change Biol.* *12*, 450–455.
- Hiendleder, S., Mainz, K., Plante, Y., and Lewalski, H. (1998). Analysis of mitochondrial DNA indicates that domestic sheep are derived from two different ancestral maternal sources: no evidence for contributions from urial and argali sheep. *J. Hered.* *89*, 113–120.
- Hiendleder, S., Kaupe, B., Wassmuth, R., and Janke, A. (2002). Molecular analysis of wild and domestic sheep questions current nomenclature and provides evidence for domestication from two different subspecies. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* *269*, 893–904.
- Hijmans, R.J. (2017). raster: Geographic Data Analysis and Modeling.
- Hirzel, A.H., and Le Lay, G. (2008). Review: Habitat Suitability Modelling and Niche Theory. *J. Appl. Ecol.* *45*, 1372–1381.
- Hirzel, A.H., Hausser, J., Chessel, D., and Perrin, N. (2002). Ecological-niche factor analysis: how to compute habitat-suitability maps without absence data? *Ecology* *83*, 2027–2036.

- Hirzel, A.H., Le Lay, G., Helfer, V., Randin, C., and Guisan, A. (2006). Evaluating the ability of habitat suitability models to predict species presences. *Ecol. Model.* 199, 142–152.
- Hofmann, R.R. (1989). Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia* 78, 443–457.
- Hopcraft, J.G.C., Olf, H., and Sinclair, A.R.E. (2010). Herbivores, resources and risks: alternating regulation along primary environmental gradients in savannas. *Trends Ecol. Evol.* 25, 119–128.
- Hutchinson, G.E. (1957). Concluding Remarks. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.* 22, 415–427.
- Hutto, R.L. (1985). Habitat selection by nonbreeding, migratory land.
- IGN (2013). CarHab ou la carte verte. *IGN Mag.* 6–12.
- IPCC (2014). *Climate Change 2014 : Synthesis Report (AR5)* (intergovernmental panel climate change).
- Irving, L. (1966). Adaptations to cold. *Sci. Am.* 214, 94–104.
- Jarman, P.J. (1973). The Free Water Intake of Impala in Relation To The Water Content of Their Food.
- Jarman, P.J. (1974). The Social Organisation of Antelope in Relation to Their Ecology. *Behaviour* 48, 215–267.
- Jedrzejewski, W., Apollonio, M., Jędrzejewska, B., and Kojola, I. (2011). Ungulate-large carnivore relationships in Europe. In *Ungulate Management in Europe: Problems and Practices*, (Cambridge University Press), pp. 284–318.
- Johnson, D.H. (1980). The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* 61, 65–71.
- Josa, M. (2018). Low habitat effects on the diet quality-composition relationship in corsican mouflons (University of Barcelona).
- Kay, R.N.B. (1997). Responses of African livestock and wild herbivores to drought. *J. Arid Environ.* 37, 683–694.
- Knight, R.L., and Gutzwiller, K. (2013). *Wildlife and Recreationists: Coexistence Through Management And Research* (Island Press).
- Langbein, J., Scheibe, K.M., and Eichhorn, K. (1997). Seasonal changes in the circadian behaviour patterns in European mouflons (*Ovis ammon musimon* Pallas, 1811). *Z. Für Säugetierkunde* 62, 117–123.
- Langbein, J., Putman, R., and Pokorny, B. (2011). Traffic collisions involving deer and other ungulates in Europe and available measures for mitigation. In *Ungulate Management in Europe : Problems and Practices*, (Cambridge University Press), pp. 215–259.
- Laundré, J.W., Hernández, L., and Altendorf, K.B. (2001). Wolves, elk, and bison: reestablishing the “landscape of fear” in Yellowstone National Park, U.S.A. *Can. J. Zool.* 79, 1401–1409.
- Le Pendu, Y., Briedermann, L., Gerard, J.F., and Maublanc, M.L. (1995). Inter-individual associations and social structure of a mouflon population (*Ovis orientalis musimon*). *Behav. Processes* 34, 67–80.
- Le Pendu, Y., Maublanc, M.-L., Briedermann, L., and Dubois, M. (1996). Spatial structure and activity in groups of mediterranean mouflon (*Ovis gmelini*): a comparative study. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 46, 201–216.

Le Pendu, Y., Guilhem, C., Briedermann, L., Maublanc, M.-L., and Gerard, J.-F. (2000). Interactions and associations between age and sex classes in mouflon sheep (*Ovis gmelini*) during winter. *Behav. Processes* 52, 97–107.

Lendrum, P.E., Anderson, C.R., Monteith, K.L., Jenks, J.A., and Bowyer, R.T. (2014). Relating the movement of a rapidly migrating ungulate to spatiotemporal patterns of forage quality. *Mamm. Biol. - Z. Für Säugetierkd.* 79, 369–375.

Lenoir, J., Gégout, J.C., Marquet, P.A., de Ruffray, P., and Brisse, H. (2008). Significant Upward Shift in Plant Species Optimum Elevation During the 20th Century. *Science*.

Lima, S.L., and Dill, L.M. (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Can. J. Zool.* 68, 619–640.

Lindsey, P.A., Alexander, R., Mills, M.G.L., Romañach, S., and Woodroffe, R. (2007). Wildlife Viewing Preferences of Visitors to Protected Areas in South Africa: Implications for the Role of Ecotourism in Conservation. *J. Ecotourism* 6, 19–33.

Longshore, K.M., Lowrey, C., and Thompson, D.B. (2009). Compensating for diminishing natural water: Predicting the impacts of water development on summer habitat of desert bighorn sheep. *J. Arid Environ.* 73, 280–286.

Mabille, G., Dussault, C., Ouellet, J.-P., and Laurian, C. (2012). Linking trade-offs in habitat selection with the occurrence of functional responses for moose living in two nearby study areas. *Oecologia* 170, 965–977.

MacArthur, R.H., and Pianka, E.R. (1966). On Optimal Use of a Patchy Environment. *Am. Nat.* 100, 603–609.

MacKenzie, D.I. (2006). Modeling the probability of resource use: the effect of, and dealing with, detecting a specie imperfectly. *J. Wildl. Manag.* 70, 367–374.

MacKenzie, D.I., and Royle, J.A. (2005). Designing occupancy studies: general advice and allocating survey effort. *J. Appl. Ecol.* 42, 1105–1114.

MacKenzie, D.I., Nichols, J.D., Lachman, G.B., Droege, S., Andrew Royle, J., and Langtimm, C.A. (2002). Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology* 83, 2248–2255.

MacKenzie, D.I., Nichols, J.D., Hines, J.E., Knutson, M.G., and Franklin, A.B. (2003). Estimating site occupancy, colonization, and local extinction when a species is detected imperfectly. *Ecology* 84, 2200–2207.

MacKenzie, D.I., Bailey, L.L., and Nichols, J.D. (2004). Investigating species co-occurrence patterns when species are detected imperfectly. *J. Anim. Ecol.* 73, 546–555.

MacKenzie, D.I., Nichols, J.D., Royle, J.A., Pollock, K.H., Hines, J.E., and Bailey, L.L. (2005). *Occupancy estimation and modeling: inferring patterns and dynamics of species occurrence* (San Diego, California, USA: Elsevier).

Manly, B.F.J., McDonald, L.L., Thomas, D.L., McDonald, T.L., and Erickson, W.P. (2002). *Resource selection by animals: Statistical design and analysis for field studies*. Second edition (New York, USA.: Kluwer).

Marchand, P., Redjadj, C., Garel, M., Cugnasse, J.-M., Maillard, D., and Loison, A. (2013). Are mouflon *Ovis gmelini* musimon really grazers? A review of variation in diet composition. *Mammal Rev.* 4, 275–291.

Marchand, P., Garel, M., Bourgoïn, G., Dubray, D., Maillard, D., and Loison, A. (2014a). Impacts of tourism and hunting on a large herbivore's spatio-temporal behavior in and around a French protected area. *Biol. Conserv.* 177, 1–11.

Marchand, P., Garel, M., Bourgoïn, G., Michel, P., Maillard, D., and Loison, A. (2014b). Habitat-related variation in carcass mass of a large herbivore revealed by combining hunting and GPS data. *J. Wildl. Manag.* *78*, 657–670.

Marchand, P., Garel, M., Bourgoïn, G., Dubray, D., Maillard, D., and Loison, A. (2015a). Sex-specific adjustments in habitat selection contribute to buffer mouflon against summer conditions. *Behav. Ecol.* *26*, 472–482.

Marchand, P., Garel, M., Bourgoïn, G., Dubray, D., Maillard, D., and Loison, A. (2015b). Coupling scale-specific habitat selection and activity reveals sex-specific food/cover trade-offs in a large herbivore. *Anim. Behav.* *102*, 169–187.

Marchand, P., Garel, M., Bourgoïn, G., Duparc, A., Dubray, D., Maillard, D., and Loison, A. (2016). Data from: Combining familiarity and landscape features helps break down the barriers between movements and home ranges in a non-territorial large herbivore.

Marchand, P., Portanier, E., Itty, C., Bourgoïn, G., Devillard, S., Duparc, A., Dubray, D., Maillard, D., Loison, A., and Garel, M. (2017). Les structures linéaires du paysage : influences sur le comportement et la génétique du mouflon méditerranéen. *Faune Sauvage* 31–36.

Martin, J., Tolon, V., Van Moorter, B., Basille, M., and Calenge, C. (2009). On the use of telemetry in habitat selection studies. *Martin J2009 Habitat Sel. Mov. Brown Bears Mult.-Use Landsc.* PhD Thesis Claude Bernard Univ. Lyon Fr. 89–107.

Martinetto, K. ((Office N. de la C. et de la F.S., and Cugnasse, J.M. (2001). Reaction distance in Mediterranean mouflon (*Ovis gmelini musimon* x *Ovis* sp.) in the presence of hikers with a dog on the Caroux Plateau (Hérault, France). *Rev. Ecol. Fr.*

Mayor, S.J., Schneider, D.C., Schaefer, J.A., and Mahoney, S.P. (2009). Habitat selection at multiple scales. *Écoscience* *16*, 238–247.

Mazerolle, M.J., Bailey, L.L., Kendall, W.L., Andrew Royle, J., Converse, S.J., and Nichols, J.D. (2007). Making Great Leaps Forward: Accounting for Detectability in Herpetological Field Studies. *J. Herpetol.* *41*, 672–689.

McCauley, D.J., Pinsky, M.L., Palumbi, S.R., Estes, J.A., Joyce, F.H., and Warner, R.R. (2015). Marine defaunation: animal loss in the global ocean. *Science* *347*, 1255641–1255641.

McCullagh, P., and Nelder, J.A. (1989). *Generalized linear models* (CRC press).

McLoughlin, P.D., Gaillard, J.-M., Boyce, M.S., Bonenfant, C., Messier, F., Duncan, P., Delorme, D., Van Moorter, B., Saïd, S., and Klein, F. (2007). Lifetime Reproductive Success and Composition of the Home Range in a Large Herbivore. *Ecology* *88*, 3192–3201.

McLoughlin, P.D., Wal, E.V., Lowe, S.J., Patterson, B.R., and Murray, D.L. (2011). Seasonal shifts in habitat selection of a large herbivore and the influence of human activity. *Basic Appl. Ecol.* *12*, 654–663.

Mengel, K., Kosegarten, H., Appel, T., and Kirkby, E.A. (2001). *Principles of Plant Nutrition* (Springer Netherlands).

Merkle, J.A., Monteith, K.L., Aikens, E.O., Hayes, M.M., Hersey, K.R., Middleton, A.D., Oates, B.A., Sawyer, H., Scurlock, B.M., and Kauffman, M.J. (2016). Large herbivores surf waves of green-up during spring. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* *283*.

de Merode, E., Homewood, K., and Cowlshaw, G. (2004). The value of bushmeat and other wild foods to rural households living in extreme poverty in Democratic Republic of Congo. *Biol. Conserv.* *118*, 573–581.

Miller, S.G., Knight, R.L., and Miller, C.K. (2001). Wildlife Responses to Pedestrians and Dogs. *Wildl. Soc. Bull.* 1973-2006 *29*, 124–132.

- Milner, J.M., Bonenfant, C., Mysterud, A., Gaillard, J.-M., Csányi, S., and Stenseth, N.C. (2006). Temporal and spatial development of red deer harvesting in Europe: biological and cultural factors. *J. Appl. Ecol.* *43*, 721–734.
- Milner-Gulland, E.J., and Bennett, E.L. (2003). Wild meat: the bigger picture. *Trends Ecol. Evol.* *18*, 351–357.
- Mishra, C., Wieren, S.E.V., Ketner, P., Heitkönig, I.M.A., and Prins, H.H.T. (2004). Competition between domestic livestock and wild bharal *Pseudois nayaur* in the Indian Trans-Himalaya. *J. Appl. Ecol.* *41*, 344–354.
- Morris, D.W. (1987). Ecological Scale and Habitat Use. *Ecology* *68*, 362–369.
- Morrison, M.L. (2001). A Proposed Research Emphasis to Overcome the Limits of Wildlife-Habitat Relationship Studies. *J. Wildl. Manag.* *65*, 613–623.
- Morrison, M.L., Marcot, B., and Mannan, W. (2012). *Wildlife-habitat relationships: concepts and applications* (Island Press).
- Mysterud, A. (1999). Seasonal migration pattern and home range of roe deer (*Capreolus capreolus*) in an altitudinal gradient in southern Norway. *J. Zool.* *247*, 479–486.
- Mysterud, A. (2006). The concept of overgrazing and its role in management of large herbivores. *Wildl. Biol.* *12*, 129–141.
- Mysterud, A., and Ims, R.A. (1998). Functional Responses in Habitat Use: Availability Influences Relative Use in Trade-Off Situations. *Ecology* *79*, 1435–1441.
- Mysterud, A., and Østbye, E. (1995). Bed-site selection by European roe deer (*Capreolus capreolus*) in southern Norway during winter. *Can. J. Zool.* *73*, 924–932.
- Mysterud, A., and Østbye, E. (1999). Cover as a habitat element for temperate ungulates: effects on habitat selection and demography. *Wildl. Soc. Bull.* *1973-2006* *27*, 385–394.
- Mysterud, A., Langvatn, R., Yoccoz, N.G., and Stenseth, N.C. (2001). Plant Phenology, Migration and Geographical Variation in Body Weight of a Large Herbivore: The Effect of a Variable Topography. *J. Anim. Ecol.* *70*, 915–923.
- Nadler, C.F., Korobitsina, K.V., Hoffmann, R.S., and Vorontsov, N.N. (1973). Cytogenic differentiation, geographic distribution, and domestication in Palearctic sheep (*Ovis*). *Z. Für Säugetierkd.* *109-125*.
- Naylor, L.M., J. Wisdom, M., and G. Anthony, R. (2009). Behavioral Responses of North American Elk to Recreational Activity. *J. Wildl. Manag.* *73*, 328–338.
- Nicholson, M.C., Bowyer, R.T., and Kie, J.G. (1997). Habitat Selection and Survival of Mule Deer: Tradeoffs Associated with Migration. *J. Mammal.* *78*, 483–504.
- Noblet, J.-F. (1987). *Les mammifères en Corse: Espèces éteintes et actuelles (Parc Naturel Régional de la Corse)*.
- Ohashi, H., Saito, M., Horie, R., Tsunoda, H., Noba, H., Ishii, H., Kuwabara, T., Hiroshige, Y., Koike, S., Hoshino, Y., et al. (2013). Differences in the activity pattern of the wild boar *Sus scrofa* related to human disturbance. *Eur. J. Wildl. Res.* *59*, 167–177.
- ONF (2018). *ONF - Forêts françaises : le patrimoine forestier français en forte expansion*.
- Otis, D.L., and White, G.C. (1999). Autocorrelation of Location Estimates and the Analysis of Radiotracking Data. *J. Wildl. Manag.* *63*, 1039–1044.
- Otto, C.R.V., Bailey, L.L., and Roloff, G.J. (2013). Improving species occupancy estimation when sampling violates the closure assumption. *Ecography* *36*, 1299–1309.
- Ozoga, J.J., and Gysel, L.W. (1972). Response of White-Tailed Deer to Winter Weather. *J. Wildl. Manag.* *36*, 892–896.

- Palazy, L., Bonenfant, C., Gaillard, J.M., and Courchamp, F. (2012). Rarity, trophy hunting and ungulates. *Anim. Conserv.* *15*, 4–11.
- Palumbi, S.R. (2001). Humans as the World's Greatest Evolutionary Force. *Science* *293*, 1786–1790.
- Pangle, K.L., Peacor, S.D., and Johannsson, O.E. (2007). Large Nonlethal Effects of an Invasive Invertebrate Predator on Zooplankton Population Growth Rate. *Ecology* *88*, 402–412.
- Papouchis, C.M., Singer, F.J., and Sloan, W.B. (2001). Responses of Desert Bighorn Sheep to Increased Human Recreation. *J. Wildl. Manag.* *65*, 573–582.
- Parker, G.A., and Smith, J.M. (1990). Optimality theory in evolutionary biology. *Nature* *348*, 27–33.
- Parmesan, C. (2006). Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* *37*, 637–669.
- Peckarsky, B.L., Cowan, C.A., Penton, M.A., and Anderson, C. (1993). Sublethal Consequences of Stream-Dwelling Predatory Stoneflies on Mayfly Growth and Fecundity. *Ecology* *74*, 1836–1846.
- Pedrosa, S., Uzun, M., Arranz, J.-J., Gutiérrez-Gil, B., Primitivo, F.S., and Bayón, Y. (2005). Evidence of Three Maternal Lineages in Near Eastern Sheep Supporting Multiple Domestication Events. *Proc. Biol. Sci.* *272*, 2211–2217.
- Pellerin, M., Calenge, C., Saïd, S., Gaillard, J.-M., Fritz, H., Duncan, P., and Van Laere, G. (2010). Habitat use by female western roe deer (*Capreolus capreolus*): influence of resource availability on habitat selection in two contrasting years. *Can. J. Zool.* *88*, 1052–1062.
- Pellet, J., and Schmidt, B.R. (2005). Monitoring distributions using call surveys: estimating site occupancy, detection probabilities and inferring absence. *Biol. Conserv.* *123*, 27–35.
- Pelletier, F. (2014). Effects of tourist activities on ungulate behaviour in a mountain protected area. *J. Mt. Ecol.* *8*.
- Pettorelli, N., Vik, J.O., Mysterud, A., Gaillard, J.-M., Tucker, C.J., and Stenseth, N.C. (2005). Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. *Trends Ecol. Evol.* *20*, 503–510.
- Pfeffer, P. (1967). Le mouflon de Corse (*Ovis ammon musimon* Schreber, 1782); Position systématique, écologie et éthologie comparées. *Mammalia* *262*.
- Pfeffer, P., and Settimo, R. (1973). Déplacements saisonniers et compétition vitale entre mouflons, chamois et bouquetins dans la réserve du Mercantour (alpes maritimes). *Mammalia* *37*, 203–219.
- Pierce, B.M., Bowyer, R.T., Bleich, V.C., and Krausman (2004). Habitat selection by mule deer: forage benefits or risk of predation? *J. Wildl. Manag.* *68*, 533–541.
- Pipia, A., Ciuti, S., Grignolio, S., Luchetti, S., Madau, R., and Apollonio, M. (2008). Influence of Sex, Season, Temperature and Reproductive Status on Daily Activity Patterns in Sardinian Mouflon (*Ovis orientalis musimon*). *Behaviour* *145*, 1723–1745.
- Poole, K.G., Serrouya, R., Teske, I.E., and Podrasky, K. (2016). Rocky Mountain bighorn sheep (*Ovis canadensis canadensis*) winter habitat selection and seasonal movements in an area of active coal mining. *Can. J. Zool.* *94*, 733–745.
- Poplin, F. (1979). Origine du Mouflon de Corse dans une nouvelle perspective paléontologique: par marronnage. *Ann. Génétique Sélection Anim.* *11*, 133–143.

- Prins, H.H.T. (2000). Competition Between Wildlife and Livestock in Africa. In *Wildlife Conservation by Sustainable Use*, H.H.T. Prins, J.G. Grootenhuis, and T.T. Dolan, eds. (Dordrecht: Springer Netherlands), pp. 51–80.
- Pucek, Z. (2004). European bison: status survey and conservation action plan (Switzerland and Cambridge : IUCN).
- Pulliam, H.R., and Danielson, B.J. (1991). Sources, sinks, and habitat selection: a landscape perspective on population dynamics. *Am. Nat.* 550–566.
- Putman, R., and Kjellander, P. (2003). Deer damage to cereals: economic significance and predisposing factors. *Conserv. Confl.* 186–197.
- Putman, R., Apollonio, M., and Andersen, R. (2011). *Ungulate management in Europe: problems and practices* (Cambridge University Press).
- R Core Team (2018). *R: A Language and Environment for Statistical Computing* (Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing).
- Reichstein, M., Mahecha, M.D., Neigh, C.S.R., Verbesselt, J., Carvalhais, N., and Forkel, M. (2013). Trend Change Detection in NDVI Time Series: Effects of Inter-Annual Variability and Methodology. *Remote Sens.* 5, 2113–2144.
- Reimoser, F., and Putman, R. (2011). Impacts of wild ungulates on vegetation: costs and benefits. In *Ungulate Management in Europe : Problems and Practices*, (Cambridge University Press), pp. 144–191.
- Rettie, W.J., and Messier, F. (2000). Hierarchical habitat selection by woodland caribou: its relationship to limiting factors. *Ecography* 23, 466–478.
- Rezaei, H. (2007). Molecular phylogeny of Ovis Genus (wild and domestic sheep), its application for conservation of genus and origin of domestic species. Theses. Université de Grenoble.
- Rezaei, H.R., Naderi, S., Chintauan-Marquier, I.C., Taberlet, P., Virk, A.T., Naghash, H.R., Rioux, D., Kaboli, M., and Pompanon, F. (2010). Evolution and taxonomy of the wild species of the genus Ovis (Mammalia, Artiodactyla, Bovidae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 54, 315–326.
- Ricklefs, R.E., and Miller, G.L. (2000). *Ecology* (W. H. Freeman).
- Rigaud, P. (1985). Le mouflon dans le massif du Sancy. PhD Thesis. Thèse de doctorat, Ecole Nationale Vétérinaire, Lyon, France.
- Rivrud, I.M., Heurich, M., Krupczynski, P., Müller, J., and Mysterud, A. (2016). Green wave tracking by large herbivores: an experimental approach. *Ecology* 97, 3547–3553.
- Rome, S., and Giorgetti, J.-P. (2007). *La montagne corse et ses caractéristiques climatiques*. La Météorologie.
- Rota, C.T., Jr, R.J.F., Dorazio, R.M., and Betts, M.G. (2009). Occupancy estimation and the closure assumption. *J. Appl. Ecol.* 46, 1173–1181.
- Royle, J.A. (2004). N-Mixture Models for Estimating Population Size from Spatially Replicated Counts. *Biometrics* 60, 108–115.
- Royle, J.A., and Nichols, J.D. (2003). Estimating abundance from repeated presence-absence data or point counts. *Ecology* 84, 777–790.
- Rozen-Rechels, D., Van Beest, F.M., Richard, E., Uzal, A., Medill, S.A., and McLoughlin, P.D. (2015). Density-dependent, central-place foraging in a grazing herbivore: competition and tradeoffs in time allocation near water. *Oikos* 124, 1142–1150.
- Ruckstuhl, K.E. (1998). Foraging behaviour and sexual segregation in bighorn sheep. *Anim. Behav.* 56, 99–106.

- Ruckstuhl, K., and Neuhaus, P. (2006). Sexual segregation in vertebrates: Ecology of the two sexes. *Sex. Segreg. Vertebr. Ecol. Two Sexes* 1–488.
- Rueda, M., Rebollo, S., Gálvez-Bravo, L., and Escudero, A. (2008). Habitat use by large and small herbivores in a fluctuating Mediterranean ecosystem: Implications of seasonal changes. *J. Arid Environ.* 72, 1698–1708.
- Ruxton, G.D., and Lima, S.L. (1997). Predator-induced breeding suppression and its consequences for predator-prey population dynamics. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 264, 409–415.
- Sappington, J.M., Longshore, K.M., and Thompson, D.B. (2007). Quantifying Landscape Ruggedness for Animal Habitat Analysis: A Case Study Using Bighorn Sheep in the Mojave Desert. *J. Wildl. Manag.* 71, 1419–1426.
- Schmitz, O.J. (1991). Thermal Constraints and Optimization of Winter Feeding and Habitat Choice in White-Tailed Deer. *Holarct. Ecol.* 14, 104–111.
- Schoener, T.W. (1971). Theory of Feeding Strategies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 2, 369–404.
- Schwab, F.E., and Pitt, M.D. (1991). Moose selection of canopy cover types related to operative temperature, forage, and snow depth. *Can. J. Zool.* 69, 3071–3077.
- Searle, K.R., Hobbs, N.T., Shipley, L.A., and Lindström, J. (2005). Should I Stay or Should I Go? Patch Departure Decisions by Herbivores at Multiple Scales. *Oikos* 111, 417–424.
- Searle, K.R., Hobbs, N.T., and Gordon, I.J. (2007). It's the "Foodscape", not the Landscape: Using Foraging Behavior to Make Functional Assessments of Landscape Condition. *Isr. J. Ecol. Evol.* 53, 297–316.
- Seebens, H., Gastner, M.T., and Blasius, B. (2013). The risk of marine bioinvasion caused by global shipping. *Ecol. Lett.* 16, 782–790.
- Seigle-Ferrand, J. (2017). Déterminants et valeurs adaptative de la sociabilité chez une espèce d'ongulé en fission-fusion : Le mouflon méditerranéen (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.) (Université Lyon 1).
- Senft, R.L., Coughenour, M.B., Bailey, D.W., Rittenhouse, L.R., Sala, O.E., and Swift, D.M. (1987). Large Herbivore Foraging and Ecological Hierarchies Landscape ecology can enhance traditional foraging theory. *BioScience* 37, 789–799.
- Sheriff, M.J., Krebs, C.J., and Boonstra, R. (2010). The ghosts of predators past: population cycles and the role of maternal programming under fluctuating predation risk. *Ecology* 91, 2983–2994.
- Signer, J. (2018). *amt: Animal Movement Tools*.
- Simi, P. (1964). *Le climat de la Corse* (Imprimerie nationale).
- Smit, C., and Putman, R. (2011). Large herbivores as "environmental engineers." In *Ungulate Management in Europe: Problems and Practices*, (Cambridge University Press), pp. 376–395.
- Sparks, T.H. (1999). Phenology and the changing pattern of bird migration in Britain. *Int. J. Biometeorol.* 42, 134–138.
- Staines, B.W. (1976). The use of natural shelter by Red deer (*Cervus elaphus*) in relation to weather in North-east Scotland. *J. Zool.* 180, 1–8.
- Stankowich, T. (2008). Ungulate flight responses to human disturbance: A review and meta-analysis. *Biol. Conserv.* 9, 2159–2173.
- Stanley Price, M.R.S. (1989). *Animal Reintroductions: The Arabian Oryx in Oman* (Cambridge University Press).

- Stephens, D.W., and Krebs, J.R. (1986). Foraging theory (Princeton University Press).
- Stirling, I., and Derocher, A.E. (2012). Effects of climate warming on polar bears: a review of the evidence. *Glob. Change Biol.* *18*, 2694–2706.
- Tapio, M., Marzanov, N., Ozerov, M., Činkulov, M., Gonzarenko, G., Kiselyova, T., Murawski, M., Viinalass, H., and Kantanen, J. (2006). Sheep Mitochondrial DNA Variation in European, Caucasian, and Central Asian Areas. *Mol. Biol. Evol.* *23*, 1776–1783.
- Teilhard de Chardin, P., and Piveteau, J. (1930). Les mammifères fossiles de Nihowan (Chine) (Masson et Cie).
- Therneau, T. (2015). A Package for Survival Analysis in S_. version 2.38.
- Thomas, D.L., and Taylor, E.J. (1990). Study Designs and Tests for Comparing Resource Use and Availability. *J. Wildl. Manag.* *54*, 322–330.
- Thomas, D.L., and Taylor, E.J. (2006). Study Designs and Tests for Comparing Resource Use and Availability II. *J. Wildl. Manag.* *70*, 324–336.
- Thomas, C.D., Cameron, A., Green, R.E., Bakkenes, M., Beaumont, L.J., Collingham, Y.C., Erasmus, B.F.N., de Siqueira, M.F., Grainger, A., Hannah, L., et al. (2004). Extinction risk from climate change. *Nature* *427*, 145–148.
- Thuiller, W., and Münkemüller, T. (2010). Habitat suitability modelling. In *Effects of Climate Change on Birds*, (New York: Oxford University Press), pp. 77–85.
- Thurfjell, H., Ciuti, S., and Boyce, M.S. (2014). Applications of step-selection functions in ecology and conservation. *Mov. Ecol.* *2*.
- Tilton, M.E., and Willard, E.E. (1982). Winter Habitat Selection by Mountain Sheep. *J. Wildl. Manag.* *46*, 359–366.
- Toit, J.T.D., and Cumming, D.H.M. (1999). Functional significance of ungulate diversity in African savannas and the ecological implications of the spread of pastoralism. *Biodivers. Conserv.* *8*, 1643–1661.
- Tokeshi, M. (2009). *Species coexistence: ecological and evolutionary perspectives* (John Wiley & Sons).
- Toledano-Díaz, A., Santiago-Moreno, J., Gómez-Brunet, A., Pulido-Pastor, A., and López-Sebastián, A. (2007). Horn growth related to testosterone secretion in two wild Mediterranean ruminant species: The Spanish ibex (*Capra pyrenaica hispanica*) and European mouflon (*Ovis orientalis musimon*). *Anim. Reprod. Sci.* *102*, 300–307.
- Tolon, V., Dray, S., Loison, A., Zeileis, A., Fischer, C., and Baubet, E. (2009). Responding to spatial and temporal variations in predation risk: space use of a game species in a changing landscape of fear. *Can. J. Zool.* *87*, 1129–1137.
- Trivers, R. (2017). Parental investment and sexual selection. In *Sexual Selection And the Descent of Man: The Darwinian Pivot*, (Transaction Publishers), pp. 136–179.
- Tsoar, A., Allouche, O., Steinitz, O., Rotem, D., and Kadmon, R. (2007). A Comparative Evaluation of Presence-Only Methods for Modelling Species Distribution. *Divers. Distrib.* *13*, 397–405.
- Uloth, W. (1972). To the history of the distribution, introduction and cross-breeding of the Tyrrhenis mouflon in Europe and oversea. *Acta Theriol. (Warsz.)* *17*, 412–413.
- Uzal, A., Walls, S., Stillman, R.A., and Diaz, A. (2013). Sika deer distribution and habitat selection: the influence of the availability and distribution of food, cover, and threats. *Eur. J. Wildl. Res.* *59*, 563–572.

- Valeix, M., Chamaillé-Jammes, S., and Fritz, H. (2007). Interference competition and temporal niche shifts: elephants and herbivore communities at waterholes. *Oecologia* 153, 739–748.
- Van Beest, F.M., Van Moorter, B., and Milner, J.M. (2012). Temperature-mediated habitat use and selection by a heat-sensitive northern ungulate. *Anim. Behav.* 84, 723–735.
- Van der Graaf, S., Stahl, J., Klimkowska, A., Bakker, J.P., and Drent, R.H. (2006). Surfing on a green wave-: how plant growth drives spring migration in the Barnacle Goose *Branta leucopsis*. *Ardea* 94, 567–577.
- Van Soest, P.J. (1994). *Nutritional ecology of the ruminant* (cornell university Press).
- Van Wieren (1995a). The potential role of large herbivores in nature conservation and extensive land use in Europe. *Biol. J. Linn. Soc.* 56, 11–23.
- Van Wieren, S.E. (1995b). The potential role of large herbivores in nature conservation and extensive land use in Europe. *Biol. J. Linn. Soc.* 56, 11–23.
- Van Wieren, S.E., and Bakker, J.P. (2008). The Impact of Browsing and Grazing Herbivores on Biodiversity. In *The Ecology of Browsing and Grazing*, I.J. Gordon, and H.H.T. Prins, eds. (Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg), pp. 263–292.
- Vander Wal, E., Festa-Bianchet, M., Réale, D., Coltman, D.W., and Pelletier, F. (2015). Sex-based differences in the adaptive value of social behavior contrasted against morphology and environment. *Ecology* 96, 631–641.
- Venter, O., Brodeur, N.N., Nemiroff, L., Belland, B., Dolinsek, I.J., and Grant, J.W.A. (2006). Threats to Endangered Species in Canada. *BioScience* 56, 903–910.
- Vigne, J.D. (1992). Zooarchaeology and the biogeographical history of the mammals of Corsica and Sardinia since the last ice age. 22, 87–96.
- Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J., and Melillo, J.M. (1997). Human Domination of Earth's Ecosystems. *Science* 277, 494–499.
- Wald, A., and Wolfowitz, J. (1943). An Exact Test for Randomness in the Non-Parametric Case Based on Serial Correlation. *Ann. Math. Stat.* 14, 378–388.
- Walker, A.B.D., Parker, K.L., Gillingham, M.P., Gustine, D.D., and Lay, R.J. (2007). Habitat selection by female Stone's sheep in relation to vegetation, topography, and risk of predation. *Ecoscience* 14, 55–70.
- Walther, G.-R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.-M., Hoegh-Guldberg, O., and Bairlein, F. (2002a). Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416, 389–395.
- Walther, G.-R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.-M., Hoegh-Guldberg, O., and Bairlein, F. (2002b). Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416, 389–395.
- Warrick, G.D., and Krausman, P.R. (1989). Barrel Cacti Consumption by Desert Bighorn Sheep. *Southwest. Nat.* 34, 483–486.
- Wheaton, B. (2010). Introducing the consumption and representation of lifestyle sports. *Sport Soc.* 13, 1057–1081.
- Whitaker, D.M. (2003). The Use of Full-Time Volunteers and Interns by Natural-Resource Professionals. *Conserv. Biol.* 17, 330–333.
- Wiens, J.A. (1989). Spatial Scaling in Ecology. *Funct. Ecol.* 3, 385–397.
- Wilcove, D.S. (2012). *No Way Home: The Decline of the World's Great Animal Migrations* (Island Press).

Wilcove, D.S., and Wikelski, M. (2008). Going, Going, Gone: Is Animal Migration Disappearing. *PLOS Biol.* 6, e188.

Williams, B.K., Nichols, J.D., and Conroy, M.J. (2002). *Analysis and Management of Animal Populations: Modeling, Estimation, and Decision Making* (Academic Press).

Wilson, D.E., and Mittermeier, R.A. (2009). *genre Ovis*. In *Handbook of the Mammals of the World-Volume 2*, (Lynx Edicions), p.

Worton, B.J. (1989). Kernel Methods for Estimating the Utilization Distribution in Home-Range Studies. *Ecology* 70, 164–168.

Young, H.S., McCauley, D.J., Galetti, M., and Dirzo, R. (2016). Patterns, Causes, and Consequences of Anthropocene Defaunation. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 47, 333–358.

ANNEXES

ANNEXE 1
Calendrier des sorties sites occupancy

id_site	region	date	heure	periode_jour	observateur	passage	T°
AA29	carozzu	04/10/2016	17h30	soir	B.Ponchon	1	9
AA29	carozzu	06/10/2016	09h40	matin	J.Charrier	2	9
AA50	bas pinara	13/07/2016	20h00	soir	F.Sanchis	1	18
AA50	bas pinara	12/08/2016	19h50	soir	J.Charrier	2	12
AA50	bas pinara	16/08/2016	19h40	soir	F.Sanchis	3	20
AA51	bas pinara	13/07/2016	20h10	soir	F.Sanchis	1	18
AA51	bas pinara	12/08/2016	20h00	soir	J.Charrier	2	12
AA51	bas pinara	16/08/2016	19h50	soir	F.Sanchis	3	18
AB29	carozzu	04/10/2016	17h40	soir	B.Ponchon	1	10
AB29	carozzu	06/10/2016	09h30	matin	J.Charrier	2	9
AB50	bas pinara	13/07/2016	19h50	soir	F.Sanchis	1	17
AB50	bas pinara	12/08/2016	19h40	soir	J.Charrier	2	13
AB50	bas pinara	16/08/2016	20h15	soir	F.Sanchis	3	17
AC49	bas pinara	13/07/2016	19h40	soir	F.Sanchis	1	17
AC49	bas pinara	12/08/2016	19h30	soir	J.Charrier	2	13
AC49	bas pinara	16/08/2016	20h11	soir	F.Sanchis	3	18
AE52	haut corscia	07/09/2016	07h05	matin	J.Charrier	1	7
AE52	haut corscia	20/09/2016	08h17	matin	F.Sanchis	2	9
AE52	haut corscia	26/09/2016	17h22	soir	J.Charrier	3	14
AF48	haut corscia	07/09/2016	07h10	matin	F.Sanchis	1	5
AF48	haut corscia	20/09/2016	08h20	matin	J.Charrier	2	15
AF48	haut corscia	27/09/2016	08h50	matin	F.Sanchis	3	6
AG32	station asco	12/07/2016	19h12	soir	J.Charrier	1	16
AG32	station asco	12/08/2016	06h58	matin	J.Charrier	2	13
AG32	station asco	19/08/2016	19h15	soir	J.Charrier	3	14
AG32	station asco	31/08/2016	08h15	matin	J.Charrier	4	16
AG34	station asco	12/07/2016	20h52	soir	J.Charrier	1	16
AG34	station asco	28/07/2016	20h02	soir	J.Charrier	2	18
AG34	station asco	12/08/2016	08h35	matin	J.Charrier	2	13
AG34	station asco	19/08/2016	19h30	soir	J.Charrier	3	15
AG34	station asco	31/08/2016	07h00	matin	J.Charrier	4	12
AG35	station asco	12/07/2016	20h20	soir	F.Sanchis	1	21
AG35	station asco	28/07/2016	19h33	soir	J.Charrier	2	18
AG35	station asco	12/08/2016	07h30	matin	F.Sanchis	3	6
AG46	haut corscia	07/09/2016	07h23	matin	F.Sanchis	1	5
AG46	haut corscia	20/09/2016	07h28	matin	J.Charrier	2	3
AG46	haut corscia	27/09/2016	08h41	matin	F.Sanchis	3	5
AG47	haut corscia	07/09/2016	08h35	matin	F.Sanchis	1	7
AG47	haut corscia	20/09/2016	07h40	matin	J.Charrier	2	10
AG47	haut corscia	27/09/2016	08h35	matin	J.Charrier	3	5
AG48	haut corscia	07/09/2016	08h40	matin	F.Sanchis	1	7
AG48	haut corscia	20/09/2016	08h15	matin	J.Charrier	2	10
AG48	haut corscia	27/09/2016	08h35	matin	F.Sanchis	3	5
AG49	haut corscia	07/09/2016	07h15	matin	J.Charrier	1	7
AG49	haut corscia	20/09/2016	07h23	matin	F.Sanchis	2	7
AH32	station asco	12/07/2016	19h19	soir	J.Charrier	1	16
AH32	station asco	12/08/2016	07h10	matin	J.Charrier	2	13
AH32	station asco	31/08/2016	07h40	matin	J.Charrier	3	16

AH33	station asco	12/07/2016	20h40	soir	J.Charrier	1	16
AH33	station asco	12/08/2016	07h25	matin	J.Charrier	2	13
AH33	station asco	19/08/2016	19h43	soir	J.Charrier	3	16
AH33	station asco	31/08/2016	07h05	matin	J.Charrier	4	12
AH34	station asco	12/07/2016	19h20	soir	F.Sanchis	1	21
AH34	station asco	28/07/2016	19h50	soir	J.Charrier	2	18
AH34	station asco	12/08/2016	06h40	matin	F.Sanchis	3	6
AH34	station asco	31/08/2016	08h05	matin	J.Charrier	4	16
AH35	station asco	12/07/2016	20h00	soir	F.Sanchis	1	21
AH35	station asco	28/07/2016	19h13	soir	J.Charrier	2	18
AH35	station asco	12/08/2016	07h20	matin	F.Sanchis	3	6
AH47	haut corscia	20/09/2016	07h50	matin	J.Charrier	1	10
AH47	haut corscia	27/09/2016	09h02	matin	F.Sanchis	2	10
AH48	haut corscia	20/09/2016	08h03	matin	J.Charrier	2	10
AH48	haut corscia	07/09/2016	08h12	matin	F.Sanchis	1	7
AH48	haut corscia	27/09/2016	09h10	matin	J.Charrier	3	10
AH49	haut corscia	07/09/2016	07h20	matin	J.Charrier	1	7
AH49	haut corscia	20/09/2016	07h34	matin	F.Sanchis	2	8
AH49	haut corscia	26/09/2016	18h00	soir	F.Sanchis	3	14
AH50	haut corscia	07/09/2016	07h25	matin	J.Charrier	1	7
AH50	haut corscia	20/09/2016	08h30	matin	F.Sanchis	2	9
AH50	haut corscia	26/09/2016	17h24	soir	F.Sanchis	3	14
AH51	haut corscia	07/09/2016	07h35	matin	J.Charrier	1	8
AH51	haut corscia	20/09/2016	08h20	matin	F.Sanchis	2	9
AH51	haut corscia	26/09/2016	17h10	soir	F.Sanchis	3	14
AI32	station asco	12/07/2016	19h40	soir	J.Charrier	1	16
AI32	station asco	12/08/2016	08h57	matin	J.Charrier	2	13
AI32	station asco	31/08/2016	08h00	matin	J.Charrier	3	16
AI34	station asco	12/07/2016	19h11	soir	F.Sanchis	1	21
AI34	station asco	28/07/2016	19h00	soir	J.Charrier	2	18
AI34	station asco	12/08/2016	06h50	matin	F.Sanchis	3	6
AI35	station asco	12/07/2016	19h00	soir	F.Sanchis	1	21
AI35	station asco	28/07/2016	19h12	soir	J.Charrier	2	18
AI35	station asco	12/08/2016	07h10	matin	F.Sanchis	3	6
AI45	ercu	13/09/2016	07h10	matin	J.Charrier	3	7
AI45	ercu	30/08/2016	08h00	matin	F.Sanchis	1	18
AI45	ercu	09/09/2016	07h20	matin	J.Charrier	2	11
AI46	ercu	13/09/2016	09h00	matin	J.Charrier	3	13
AI46	ercu	30/08/2016	07h05	matin	F.Sanchis	1	18
AI46	ercu	09/09/2016	08h50	matin	J.Charrier	2	15
AI49	haut corscia	07/09/2016	08h02	matin	J.Charrier	1	9
AI49	haut corscia	20/09/2016	18h30	soir	F.Sanchis	2	15
AI49	haut corscia	26/09/2016	17h38	soir	F.Sanchis	3	14
AI50	haut corscia	07/09/2016	07h45	matin	J.Charrier	1	8
AI50	haut corscia	20/09/2016	07h48	matin	F.Sanchis	2	8
AI50	haut corscia	26/09/2016	17h46	soir	J.Charrier	3	14
AJ44	ercu	13/09/2016	07h00	matin	J.Charrier	3	7
AJ44	ercu	30/08/2016	08h20	matin	F.Sanchis	1	19
AJ44	ercu	09/09/2016	08h20	matin	J.Charrier	2	13

AJ45	ercu	13/09/2016	07h20	matin	J.Charrier	3	7
AJ45	ercu	30/08/2016	08h10	matin	F.Sanchis	1	19
AJ45	ercu	09/09/2016	07h30	matin	J.Charrier	2	11
AJ46	ercu	13/09/2016	08h50	matin	J.Charrier	3	12
AJ46	ercu	30/08/2016	07h36	matin	F.Sanchis	1	18
AJ46	ercu	09/09/2016	08h40	matin	J.Charrier	2	13
AK38	ercu	30/08/2016	07h10	matin	J.Charrier	1	10
AK38	ercu	06/09/2016	07h59	matin	J.Charrier	2	10
AK38	ercu	13/09/2016	08h38	matin	F.Sanchis	3	10
AK39	ercu	30/08/2016	07h22	matin	J.Charrier	1	12
AK39	ercu	06/09/2016	08h15	matin	J.Charrier	2	15
AK39	ercu	13/09/2016	08h40	matin	F.Sanchis	3	10
AK46	ercu	13/09/2016	08h20	matin	J.Charrier	3	12
AK46	ercu	30/08/2016	07h50	matin	F.Sanchis	1	18
AK46	ercu	09/09/2016	08h30	matin	J.Charrier	2	13
AL38	ercu	30/08/2016	06h35	matin	J.Charrier	1	10
AL38	ercu	06/09/2016	07h45	matin	J.Charrier	2	10
AL38	ercu	13/09/2016	08h12	matin	F.Sanchis	3	10
AL39	ercu	30/08/2016	07h30	matin	J.Charrier	1	12
AL39	ercu	06/09/2016	06h58	matin	J.Charrier	2	9
AL39	ercu	13/09/2016	06h40	matin	F.Sanchis	3	6
AL40	ercu	30/08/2016	05h46	matin	J.Charrier	1	9
AL40	ercu	06/09/2016	06h51	matin	J.Charrier	2	9
AL40	ercu	13/09/2016	06h30	matin	F.Sanchis	3	6
AL41	ercu	30/08/2016	05h40	matin	J.Charrier	1	9
AL41	ercu	06/09/2016	07h10	matin	J.Charrier	2	9
AL41	ercu	13/09/2016	07h20	matin	F.Sanchis	3	7
AL47	lozzi bas	29/08/2016	19h10	soir	F.Sanchis	1	24
AL47	lozzi bas	08/09/2016	18h30	soir	J.Charrier	2	15
AL47	lozzi bas	12/09/2016	18h10	soir	F.Sanchis	3	20
AL48	lozzi bas	29/08/2016	19h30	soir	F.Sanchis	1	22
AL48	lozzi bas	08/09/2016	18h50	soir	J.Charrier	2	15
AL48	lozzi bas	12/09/2016	18h30	soir	F.Sanchis	3	20
AL49	lozzi bas	29/08/2016	19h50	soir	F.Sanchis	1	22
AL49	lozzi bas	08/09/2016	19h10	soir	J.Charrier	2	13
AL49	lozzi bas	12/09/2016	18h50	soir	F.Sanchis	3	20
AL51	lozzi bas	29/08/2016	20h10	soir	F.Sanchis	1	20
AL51	lozzi bas	08/09/2016	19h30	soir	J.Charrier	2	13
AL51	lozzi bas	12/09/2016	19h10	soir	F.Sanchis	3	20
AM33	tighiettu	15/09/2016	18h20	soir	J.Charrier	1	NA
AM33	tighiettu	20/09/2016	18h00	soir	J.Charrier	2	14
AM33	tighiettu	23/09/2016	07h25	matin	J.Charrier	3	11
AM34	tighiettu	15/09/2016	19h35	soir	J.Charrier	1	NA
AM34	tighiettu	23/09/2016	09h00	matin	J.Charrier	2	12
AM35	tighiettu	15/09/2016	18h10	soir	J.Charrier	1	NA
AM35	tighiettu	20/09/2016	18h29	soir	F.Sanchis	2	12
AM35	tighiettu	23/09/2016	07h45	matin	J.Charrier	3	11
AM47	lozzi bas	29/08/2016	19h20	soir	F.Sanchis	1	24
AM47	lozzi bas	08/09/2016	18h40	soir	J.Charrier	2	15
AM47	lozzi bas	12/09/2016	18h20	soir	F.Sanchis	3	20

AM48	lozzi bas	29/08/2016	19h40	soir	F.Sanchis	1	22
AM48	lozzi bas	08/09/2016	19h00	soir	J.Charrier	2	15
AM48	lozzi bas	12/09/2016	18h40	soir	F.Sanchis	3	20
AM49	lozzi bas	29/08/2016	20h00	soir	F.Sanchis	1	20
AM49	lozzi bas	08/09/2016	19h20	soir	J.Charrier	2	13
AM49	lozzi bas	12/09/2016	19h00	soir	F.Sanchis	3	20
AM52	lozzi bas	29/08/2016	20h20	soir	F.Sanchis	1	20
AM52	lozzi bas	08/09/2016	19h40	soir	J.Charrier	2	13
AM52	lozzi bas	12/09/2016	19h20	soir	F.Sanchis	3	20
AN32	tighiettu	15/09/2016	18h40	soir	J.Charrier	1	NA
AN32	tighiettu	20/09/2016	18h15	soir	F.Sanchis	2	12
AN32	tighiettu	23/09/2016	07h35	matin	J.Charrier	3	11
AN33	tighiettu	15/09/2016	18h30	soir	J.Charrier	1	NA
AN33	tighiettu	20/09/2016	18h40	soir	J.Charrier	2	13
AN33	tighiettu	23/09/2016	07h23	matin	J.Charrier	3	11
AN34	tighiettu	15/09/2016	18h00	soir	J.Charrier	1	NA
AN34	tighiettu	20/09/2016	18h04	soir	F.Sanchis	2	12
AN34	tighiettu	23/09/2016	07h55	matin	J.Charrier	3	11
AO32	tighiettu	15/09/2016	18h50	soir	J.Charrier	1	NA
AO32	tighiettu	20/09/2016	18h50	soir	J.Charrier	2	13
AO32	tighiettu	23/09/2016	08h50	matin	J.Charrier	3	12
AO33	tighiettu	15/09/2016	19h25	soir	J.Charrier	1	NA
AO33	tighiettu	20/09/2016	18h25	soir	J.Charrier	2	13
AO33	tighiettu	23/09/2016	08h40	matin	J.Charrier	3	12
AO34	tighiettu	15/09/2016	19h15	soir	J.Charrier	1	NA
AO34	tighiettu	20/09/2016	18h32	soir	J.Charrier	2	13
AO34	tighiettu	23/09/2016	07h36	matin	J.Charrier	3	11
AO40	calasima	26/07/2016	07h50	matin	B.Ponchon	1	18
AO40	calasima	04/08/2016	07h50	matin	B.Ponchon	2	16
AO40	calasima	11/08/2016	07h50	matin	B.Ponchon	3	13
AO43	lozzi bas	29/08/2016	19h20	soir	J.Charrier	1	19
AO43	lozzi bas	05/09/2016	18h38	soir	J.Charrier	2	22
AO43	lozzi bas	12/09/2016	18h10	soir	J.Charrier	3	14
AO44	lozzi bas	29/08/2016	19h10	soir	J.Charrier	1	19
AO44	lozzi bas	05/09/2016	18h50	soir	J.Charrier	2	20
AO44	lozzi bas	12/09/2016	18h00	soir	J.Charrier	3	14
AO45	lozzi bas	05/09/2016	19h20	soir	J.Charrier	2	19
AO45	lozzi bas	29/08/2016	20h00	soir	J.Charrier	1	16
AO45	lozzi bas	12/09/2016	18h50	soir	J.Charrier	3	12
AP38	calasima	26/07/2016	07h20	matin	B.Ponchon	1	18
AP38	calasima	04/08/2016	07h20	matin	B.Ponchon	2	16
AP38	calasima	11/08/2016	07h20	matin	B.Ponchon	3	13
AP40	calasima	26/07/2016	07h40	matin	B.Ponchon	1	18
AP40	calasima	04/08/2016	07h40	matin	B.Ponchon	2	16
AP40	calasima	11/08/2016	07h40	matin	B.Ponchon	3	13
AP43	lozzi bas	05/09/2016	18h40	soir	J.Charrier	2	22
AP43	lozzi bas	29/08/2016	19h30	soir	J.Charrier	1	18
AP43	lozzi bas	12/09/2016	18h20	soir	J.Charrier	3	14
AP44	lozzi bas	05/09/2016	19h00	soir	J.Charrier	2	19
AP44	lozzi bas	29/08/2016	19h40	soir	J.Charrier	1	18
AP44	lozzi bas	12/09/2016	18h30	soir	J.Charrier	3	12

AP45	lozzi bas	05/09/2016	19h10	soir	J.Charrier	2	19
AP45	lozzi bas	29/08/2016	19h50	soir	J.Charrier	1	17
AP45	lozzi bas	12/09/2016	18h40	soir	J.Charrier	3	12
AQ39	calasima	26/07/2016	07h10	matin	B.Ponchon	1	18
AQ39	calasima	04/08/2016	07h10	matin	B.Ponchon	2	16
AQ39	calasima	11/08/2016	07h10	matin	B.Ponchon	3	13
AQ40	calasima	26/07/2016	07h30	matin	B.Ponchon	1	18
AQ40	calasima	04/08/2016	07h30	matin	B.Ponchon	2	16
AQ40	calasima	11/08/2016	07h30	matin	B.Ponchon	3	13
AQ43	albertacce	01/07/2016	06h50	matin	J.Charrier	1	17
AQ43	albertacce	04/07/2016	19h30	soir	F.Sanchis	2	NA
AQ43	albertacce	18/07/2016	06h35	matin	J.Charrier	3	13
AQ44	albertacce	01/07/2016	06h40	matin	J.Charrier	1	15
AQ44	albertacce	04/07/2016	19h40	soir	J.Charrier	2	NA
AQ44	albertacce	18/07/2016	06h45	matin	J.Charrier	3	13
AQ45	albertacce	01/07/2016	06h30	matin	J.Charrier	1	14
AQ45	albertacce	04/07/2016	19h50	soir	J.Charrier	2	NA
AQ45	albertacce	18/07/2016	06h55	matin	F.Sanchis	3	14
AR38	calasima	26/07/2016	07h00	matin	B.Ponchon	1	18
AR38	calasima	04/08/2016	07h00	matin	B.Ponchon	2	16
AR38	calasima	11/08/2016	07h00	matin	B.Ponchon	3	13
AR39	calasima	26/07/2016	06h50	matin	B.Ponchon	1	18
AR39	calasima	11/08/2016	06h50	matin	B.Ponchon	3	13
AR39	calasima	04/08/2016	06h50	matin	B.Ponchon	2	16
AR40	calasima	26/07/2016	06h40	matin	B.Ponchon	1	18
AR40	calasima	11/08/2016	06h40	matin	B.Ponchon	3	13
AR40	calasima	04/08/2016	06h40	matin	B.Ponchon	2	16
AS38	calasima	26/07/2016	06h20	matin	B.Ponchon	1	18
AS38	calasima	04/08/2016	06h20	matin	B.Ponchon	2	16
AS38	calasima	11/08/2016	06h30	matin	B.Ponchon	3	13
AS39	calasima	26/07/2016	06h10	matin	B.Ponchon	1	18
AS39	calasima	04/08/2016	06h10	matin	B.Ponchon	2	16
AS39	calasima	11/08/2016	06h25	matin	B.Ponchon	3	13
AS40	calasima	26/07/2016	06h00	matin	B.Ponchon	1	18
AS40	calasima	04/08/2016	06h00	matin	B.Ponchon	2	16
AS40	calasima	11/08/2016	06h15	matin	B.Ponchon	3	13
AT30	calasima	18/07/2016	06h05	matin	P.Polifroni	1	NA
AT30	calasima	22/07/2016	06h05	matin	P.Polifroni	2	NA
AT30	calasima	02/08/2016	06h05	matin	P.Polifroni	3	NA
AU29	calasima	18/07/2016	06h50	matin	P.Polifroni	1	NA
AU29	calasima	22/07/2016	07h00	matin	P.Polifroni	2	NA
AU29	calasima	02/08/2016	07h00	matin	P.Polifroni	3	NA
AU30	calasima	18/07/2016	06h40	matin	P.Polifroni	1	NA
AU30	calasima	22/07/2016	06h40	matin	P.Polifroni	2	NA
AU30	calasima	02/08/2016	06h41	matin	P.Polifroni	3	NA
AU31	calasima	18/07/2016	06h33	matin	P.Polifroni	1	NA
AU31	calasima	22/07/2016	06h32	matin	P.Polifroni	2	NA
AU31	calasima	02/08/2016	06h37	matin	P.Polifroni	3	NA
AV30	calasima	18/07/2016	06h48	matin	P.Polifroni	1	NA
AV30	calasima	22/07/2016	06h54	matin	P.Polifroni	2	NA
AV30	calasima	02/08/2016	06h55	matin	P.Polifroni	3	NA

AW28	vergio	05/07/2016	07h00	matin	F.Sanchis	1	15
AW28	vergio	19/07/2016	06h30	matin	J.Charrier	2	13
AW28	vergio	02/08/2016	07h20	matin	F.Sanchis	3	13
AX22	puscaghia	27/07/2016	06h30	matin	J.Charrier	1	16
AX22	puscaghia	08/08/2016	07h00	matin	F.Sanchis	2	13
AX22	puscaghia	26/08/2016	07h00	matin	J.Charrier	3	10
AX28	vergio	05/07/2016	07h37	matin	F.Sanchis	1	15
AX28	vergio	19/07/2016	06h42	matin	J.Charrier	2	13
AX28	vergio	02/08/2016	07h10	matin	F.Sanchis	3	12
AX39	albertacce	01/07/2016	06h00	matin	F.Sanchis	1	14
AX39	albertacce	04/07/2016	20h30	soir	F.Sanchis	2	NA
AX39	albertacce	18/07/2016	07h45	matin	F.Sanchis	3	16
AY21	puscaghia	27/07/2016	06h50	matin	J.Charrier	1	16
AY21	puscaghia	08/08/2016	06h50	matin	F.Sanchis	2	13
AY21	puscaghia	26/08/2016	07h50	matin	J.Charrier	3	11
AY22	puscaghia	27/07/2016	06h40	matin	J.Charrier	1	16
AY22	puscaghia	08/08/2016	07h10	matin	F.Sanchis	2	13
AY22	puscaghia	26/08/2016	07h10	matin	J.Charrier	3	10
AY23	puscaghia	27/07/2016	06h10	matin	J.Charrier	1	16
AY23	puscaghia	08/08/2016	06h30	matin	F.Sanchis	2	12
AY23	puscaghia	26/08/2016	06h58	matin	J.Charrier	3	12
AY26	vergio	05/07/2016	07h05	matin	F.Sanchis	1	11
AY26	vergio	19/07/2016	07h02	matin	J.Charrier	2	15
AY26	vergio	02/08/2016	06h55	matin	F.Sanchis	3	12
AY27	vergio	05/07/2016	07h20	matin	F.Sanchis	1	15
AY27	vergio	19/07/2016	07h15	matin	J.Charrier	2	15
AY27	vergio	02/08/2016	07h01	matin	F.Sanchis	3	12
AZ20	puscaghia	27/07/2016	07h00	matin	J.Charrier	1	18
AZ20	puscaghia	08/08/2016	06h40	matin	F.Sanchis	2	13
AZ20	puscaghia	26/08/2016	07h40	matin	J.Charrier	3	11
AZ23	puscaghia	27/07/2016	07h10	matin	J.Charrier	1	18
AZ23	puscaghia	08/08/2016	07h20	matin	F.Sanchis	2	13
AZ23	puscaghia	26/08/2016	07h35	matin	J.Charrier	3	12
AZ24	puscaghia	27/07/2016	06h25	matin	J.Charrier	1	16
AZ24	puscaghia	08/08/2016	06h02	matin	J.Charrier	2	9
AZ24	puscaghia	26/08/2016	07h10	matin	F.Sanchis	3	13
BA28	vergio	05/07/2016	07h50	matin	J.Charrier	1	18
BA28	vergio	19/07/2016	06h30	matin	F.Sanchis	2	12
BA28	vergio	02/08/2016	07h40	matin	J.Charrier	3	18
BA29	vergio	05/07/2016	07h20	matin	J.Charrier	1	14
BA29	vergio	19/07/2016	06h10	matin	F.Sanchis	2	12
BA29	vergio	02/08/2016	07h10	matin	J.Charrier	3	18
BB24	puscaghia	27/07/2016	07h30	matin	F.Sanchis	1	14
BB24	puscaghia	08/08/2016	07h50	matin	J.Charrier	2	12
BB24	puscaghia	26/08/2016	07h33	matin	F.Sanchis	3	13
BB25	puscaghia	27/07/2016	07h20	matin	F.Sanchis	1	14
BB25	puscaghia	08/08/2016	07h42	matin	J.Charrier	2	12
BB25	puscaghia	26/08/2016	07h25	matin	F.Sanchis	3	13

BB28	vergio	05/07/2016	07h30	matin	J.Charrier	1	15
BB28	vergio	19/07/2016	06h20	matin	F.Sanchis	2	12
BB28	vergio	02/08/2016	07h20	matin	J.Charrier	3	18
BC23	puscaghia	27/07/2016	07h10	matin	F.Sanchis	1	14
BC23	puscaghia	08/08/2016	07h04	matin	J.Charrier	2	10
BC23	puscaghia	26/08/2016	07h17	matin	F.Sanchis	3	13
BC24	puscaghia	27/07/2016	07h00	matin	F.Sanchis	1	14
BC24	puscaghia	08/08/2016	07h15	matin	J.Charrier	2	10
BC24	puscaghia	26/08/2016	07h00	matin	F.Sanchis	3	13
BJ42	ninu	20/07/2016	06h00	matin	S.Mondoloni	1	24
BJ42	ninu	28/07/2016	06h00	matin	S.Mondoloni	2	20
BJ42	ninu	28/09/2016	18h30	soir	S.Mondoloni	3	NA
BJ43	ninu	20/07/2016	06h10	matin	S.Mondoloni	1	24
BJ43	ninu	28/07/2016	06h10	matin	S.Mondoloni	2	20
BJ43	ninu	28/09/2016	18h40	soir	S.Mondoloni	3	NA
BJ44	ninu	20/07/2016	06h40	matin	Notebaert	1	24
BJ44	ninu	28/07/2016	06h40	matin	Notebaert	2	20
BJ44	ninu	25/09/2016	08h20	matin	J.Charrier	3	7
BK27	albia	04/07/2016	07h10	matin	J.Charrier	1	14
BK27	albia	18/07/2016	20h40	soir	F.Sanchis	2	14
BK27	albia	26/08/2016	20h00	soir	J.Charrier	3	21
BK31	albia	04/07/2016	06h50	matin	F.Sanchis	1	14
BK31	albia	18/07/2016	20h20	soir	J.Charrier	2	16
BK31	albia	26/08/2016	19h40	soir	F.Sanchis	3	21
BK32	albia	04/07/2016	07h00	matin	F.Sanchis	1	14
BK32	albia	18/07/2016	20h30	soir	J.Charrier	2	15
BK32	albia	26/08/2016	19h50	soir	F.Sanchis	3	21
BK40	ninu	20/07/2016	06h00	matin	F.Mannoni	1	24
BK40	ninu	28/07/2016	06h00	matin	F.Mannoni	2	20
BK40	ninu	28/09/2016	18h30	soir	F.Mannoni	3	NA
BK41	ninu	20/07/2016	06h10	matin	F.Mannoni	1	24
BK41	ninu	28/07/2016	06h10	matin	F.Mannoni	2	20
BK41	ninu	28/09/2016	18h40	soir	F.Mannoni	3	NA
BK42	ninu	20/07/2016	06h20	matin	F.Mannoni	1	24
BK42	ninu	28/07/2016	06h20	matin	F.Mannoni	2	20
BK42	ninu	28/09/2016	18h50	soir	F.Mannoni	3	NA
BK43	ninu	20/07/2016	06h20	matin	S.Mondoloni	1	24
BK43	ninu	28/07/2016	06h20	matin	S.Mondoloni	2	20
BK43	ninu	28/09/2016	18h50	soir	S.Mondoloni	3	NA
BK44	ninu	20/07/2016	06h50	matin	Notebaert	1	24
BK44	ninu	28/07/2016	06h50	matin	Notebaert	2	20
BK44	ninu	25/09/2016	08h30	matin	J.Charrier	3	8
BL26	albia	04/07/2016	06h50	matin	J.Charrier	1	14
BL26	albia	18/07/2016	20h20	soir	F.Sanchis	2	16
BL26	albia	26/08/2016	19h20	soir	J.Charrier	3	21
BL27	albia	04/07/2016	07h00	matin	J.Charrier	1	14
BL27	albia	18/07/2016	20h30	soir	F.Sanchis	2	14
BL27	albia	26/08/2016	19h30	soir	J.Charrier	3	21
BL30	albia	04/07/2016	06h30	matin	F.Sanchis	1	14
BL30	albia	18/07/2016	20h00	soir	J.Charrier	2	18
BL30	albia	26/08/2016	19h20	soir	F.Sanchis	3	21

BL31	albia	04/07/2016	07h20	matin	F.Sanchis	1	14
BL31	albia	18/07/2016	20h50	soir	J.Charrier	2	15
BL31	albia	26/08/2016	20h10	soir	F.Sanchis	3	21
BL32	albia	04/07/2016	07h10	matin	F.Sanchis	1	14
BL32	albia	18/07/2016	20h40	soir	J.Charrier	2	15
BL32	albia	26/08/2016	20h00	soir	F.Sanchis	3	21
BL38	ninu	20/07/2016	06h00	matin	Notebaert	1	24
BL38	ninu	28/07/2016	06h00	matin	Notebaert	2	20
BL38	ninu	25/09/2016	07h40	matin	J.Charrier	3	5
BL39	ninu	20/07/2016	06h10	matin	Notebaert	1	24
BL39	ninu	28/07/2016	06h10	matin	Notebaert	2	20
BL39	ninu	25/09/2016	07h50	matin	J.Charrier	3	5
BL40	ninu	20/07/2016	06h30	matin	Notebaert	1	24
BL40	ninu	28/07/2016	06h30	matin	Notebaert	2	20
BL40	ninu	25/09/2016	08h10	matin	J.Charrier	3	7
BL41	ninu	20/07/2016	06h30	matin	F.Mannoni	1	24
BL41	ninu	28/07/2016	06h30	matin	F.Mannoni	2	20
BL41	ninu	28/09/2016	19h00	soir	F.Mannoni	3	NA
BL42	ninu	20/07/2016	06h40	matin	F.Mannoni	1	24
BL42	ninu	28/07/2016	06h40	matin	F.Mannoni	2	20
BL42	ninu	28/09/2016	19h10	soir	F.Mannoni	3	NA
BL43	ninu	20/07/2016	06h30	matin	S.Mondoloni	1	24
BL43	ninu	28/07/2016	06h30	matin	S.Mondoloni	2	20
BL43	ninu	28/09/2016	19h00	soir	S.Mondoloni	3	NA
BL44	ninu	20/07/2016	06h40	matin	S.Mondoloni	1	24
BL44	ninu	28/07/2016	06h40	matin	S.Mondoloni	2	20
BL44	ninu	28/09/2016	19h10	soir	S.Mondoloni	3	NA
BM26	albia	04/07/2016	06h30	matin	J.Charrier	1	14
BM26	albia	18/07/2016	20h00	soir	F.Sanchis	2	17
BM26	albia	26/08/2016	19h00	soir	J.Charrier	3	21
BM27	albia	04/07/2016	06h40	matin	J.Charrier	1	14
BM27	albia	26/08/2016	19h10	soir	J.Charrier	3	21
BM27	albia	18/07/2016	20h10	soir	F.Sanchis	2	17
BM30	albia	04/07/2016	06h40	matin	F.Sanchis	1	14
BM30	albia	18/07/2016	20h10	soir	J.Charrier	2	18
BM30	albia	26/08/2016	19h30	soir	F.Sanchis	3	21
BM31	albia	04/07/2016	07h30	matin	F.Sanchis	1	14
BM31	albia	18/07/2016	21h00	soir	J.Charrier	2	14
BM31	albia	26/08/2016	20h20	soir	F.Sanchis	3	21
BM39	ninu	20/07/2016	06h50	matin	F.Mannoni	1	24
BM39	ninu	28/07/2016	06h50	matin	F.Mannoni	2	20
BM39	ninu	28/09/2016	19h20	soir	F.Mannoni	3	NA
BM40	ninu	20/07/2016	06h20	matin	Notebaert	1	24
BM40	ninu	28/07/2016	06h20	matin	Notebaert	2	20
BM40	ninu	25/09/2016	08h00	matin	J.Charrier	3	7
BM41	ninu	20/07/2016	06h50	matin	S.Mondoloni	1	24
BM41	ninu	28/07/2016	06h50	matin	S.Mondoloni	2	20
BM41	ninu	28/09/2016	19h20	soir	S.Mondoloni	3	NA
BM42	ninu	20/07/2016	07h00	matin	S.Mondoloni	1	24
BM42	ninu	28/07/2016	07h00	matin	S.Mondoloni	2	20
BM42	ninu	28/09/2016	19h30	soir	S.Mondoloni	3	NA

BM43	ninu	20/07/2016	07h10	matin	S.Mondoloni	1	24
BM43	ninu	28/07/2016	07h10	matin	S.Mondoloni	2	20
BM43	ninu	28/09/2016	19h40	soir	S.Mondoloni	3	NA
BN41	ninu	20/07/2016	07h20	matin	S.Mondoloni	1	24
BN41	ninu	28/07/2016	07h20	matin	S.Mondoloni	2	20
BN41	ninu	28/09/2016	19h50	soir	S.Mondoloni	3	NA
D40	san parteo	07/07/2016	19h	soir	J.Charrier	1	30
D40	san parteo	21/07/2016	19h00	soir	J.Charrier	2	32
D40	san parteo	04/08/2016	19h30	soir	J.Charrier	3	29
E41	san parteo	07/07/2016	19h20	soir	F.Sanchis	1	30
E41	san parteo	21/07/2016	19h	soir	F.Sanchis	2	32
E41	san parteo	04/08/2016	19h	soir	F.Sanchis	3	29
E42	san parteo	07/07/2016	19h30	soir	F.Sanchis	1	30
E42	san parteo	21/07/2016	19h10	soir	F.Sanchis	2	32
E42	san parteo	04/08/2016	19h10	soir	F.Sanchis	3	29
F37	melaja	07/07/2016	06h30	matin	F.Sanchis	1	15
F37	melaja	21/07/2016	06h45	matin	J.Charrier	2	20
F37	melaja	04/08/2016	06h50	matin	F.Sanchis	3	17
F38	melaja	07/07/2016	06h20	matin	F.Sanchis	1	15
F38	melaja	21/07/2016	06h35	matin	J.Charrier	2	17
F38	melaja	04/08/2016	06h40	matin	F.Sanchis	3	17
F39	melaja	07/07/2016	06h10	matin	F.Sanchis	1	15
F39	melaja	21/07/2016	06h25	matin	J.Charrier	2	17
F39	melaja	04/08/2016	06h30	matin	F.Sanchis	3	17
F40	melaja	07/07/2016	06h00	matin	F.Sanchis	1	15
F40	melaja	21/07/2016	06h15	matin	J.Charrier	2	17
F40	melaja	04/08/2016	06h20	matin	F.Sanchis	3	17
G35	melaja	07/07/2016	06h50	matin	F.Sanchis	1	16
G35	melaja	21/07/2016	07h05	matin	J.Charrier	2	20
G35	melaja	04/08/2016	07h10	matin	F.Sanchis	3	18
G37	melaja	07/07/2016	06h40	matin	F.Sanchis	1	16
G37	melaja	21/07/2016	06h55	matin	J.Charrier	2	20
G37	melaja	04/08/2016	07h00	matin	F.Sanchis	3	18
J33	melaja	07/07/2016	06h50	matin	J.Charrier	1	16
J33	melaja	21/07/2016	07h20	matin	F.Sanchis	2	20
J33	melaja	04/08/2016	07h00	matin	J.Charrier	3	16
K33	melaja	07/07/2016	06h00	matin	J.Charrier	1	14
K33	melaja	21/07/2016	05h40	matin	F.Sanchis	2	16
K33	melaja	04/08/2016	06h50	matin	J.Charrier	3	16
K36	melaja	07/07/2016	07h40	matin	J.Charrier	1	22
K36	melaja	21/07/2016	08h00	matin	F.Sanchis	2	21
K36	melaja	04/08/2016	07h40	matin	J.Charrier	3	16
L33	melaja	07/07/2016	06h31	matin	J.Charrier	1	14
L33	melaja	21/07/2016	06h00	matin	F.Sanchis	2	16
L33	melaja	04/08/2016	07h30	matin	J.Charrier	3	16
L34	melaja	07/07/2016	06h25	matin	J.Charrier	1	14
L34	melaja	21/07/2016	06h25	matin	F.Sanchis	2	18
L34	melaja	04/08/2016	06h30	matin	J.Charrier	3	16

L35	melaja	07/07/2016	06h40	matin	J.Charrier	1	15
L35	melaja	21/07/2016	06h35	matin	F.Sanchis	2	18
L35	melaja	04/08/2016	06h40	matin	J.Charrier	3	16
L37	tartagine	04/09/2016	07h40	matin	P.Benedetti	1	NA
L37	tartagine	11/09/2016	07h40	matin	P.Benedetti	2	NA
L37	tartagine	18/09/2016	07h55	matin	P.Benedetti	3	NA
L38	tartagine	04/09/2016	07h20	matin	P.Benedetti	1	NA
L38	tartagine	11/09/2016	07h20	matin	P.Benedetti	2	NA
L38	tartagine	18/09/2016	07h35	matin	P.Benedetti	3	NA
L40	tartagine	04/09/2016	07h00	matin	P.Benedetti	1	NA
L40	tartagine	11/09/2016	07h00	matin	P.Benedetti	2	NA
L40	tartagine	18/09/2016	07h15	matin	P.Benedetti	3	NA
M36	tartagine	04/09/2016	07h50	matin	P.Benedetti	1	NA
M36	tartagine	11/09/2016	07h50	matin	P.Benedetti	2	NA
M36	tartagine	18/09/2016	08h05	matin	P.Benedetti	3	NA
M37	tartagine	04/09/2016	07h30	matin	P.Benedetti	1	NA
M37	tartagine	11/09/2016	07h30	matin	P.Benedetti	2	NA
M37	tartagine	18/09/2016	07h45	matin	P.Benedetti	3	NA
M38	tartagine	04/09/2016	07h10	matin	P.Benedetti	1	NA
M38	tartagine	11/09/2016	07h00	matin	P.Benedetti	2	NA
M38	tartagine	18/09/2016	07h25	matin	P.Benedetti	3	NA
N34	tartagine	10/07/2016	07h15	matin	P.Benedetti	1	20
N34	tartagine	14/07/2016	07h20	matin	P.Benedetti	2	14
N34	tartagine	24/07/2016	07h12	matin	P.Benedetti	3	18
N36	tartagine	04/09/2016	08h00	matin	P.Benedetti	1	NA
N36	tartagine	11/09/2016	08h00	matin	P.Benedetti	2	NA
N36	tartagine	18/09/2016	08h15	matin	P.Benedetti	3	NA
O33	tartagine	10/07/2016	06h40	matin	P.Benedetti	1	20
O33	tartagine	14/07/2016	06h19	matin	P.Benedetti	2	14
O33	tartagine	24/07/2016	07h00	matin	P.Benedetti	3	18
P33	tartagine	10/07/2016	06h30	matin	P.Benedetti	1	18
P33	tartagine	14/07/2016	07h25	matin	P.Benedetti	2	14
P33	tartagine	24/07/2016	07h21	matin	P.Benedetti	3	18
P34	tartagine	10/07/2016	07h00	matin	P.Benedetti	1	21
P34	tartagine	14/07/2016	07h05	matin	P.Benedetti	2	14
P34	tartagine	24/07/2016	06h50	matin	P.Benedetti	3	18
Q33	tartagine	10/07/2016	06h40	matin	P.Benedetti	1	18
Q33	tartagine	14/07/2016	07h35	matin	P.Benedetti	2	14
Q33	tartagine	24/07/2016	07h21	matin	P.Benedetti	3	18
Q34	tartagine	10/07/2016	06h45	matin	P.Benedetti	1	18
Q34	tartagine	14/07/2016	06h34	matin	P.Benedetti	2	14
Q34	tartagine	24/07/2016	07h35	matin	P.Benedetti	3	18
R34	tartagine	10/07/2016	07h34	matin	P.Benedetti	1	20
R34	tartagine	14/07/2016	07h10	matin	P.Benedetti	2	14
R34	tartagine	24/07/2016	07h40	matin	P.Benedetti	3	18
R35	tartagine	10/07/2016	07h44	matin	P.Benedetti	1	20
R35	tartagine	14/07/2016	07h50	matin	P.Benedetti	2	14
R35	tartagine	24/07/2016	07h52	matin	P.Benedetti	3	18
S31	ortu di piobbu	18/08/2016	19h	soir	B.Ponchon	1	14
S31	ortu di piobbu	25/08/2016	19h00	soir	B.Ponchon	2	20
S31	ortu di piobbu	19/09/2016	19h00	soir	B.Ponchon	3	10

T32	ortu di piobbu	18/08/2016	19h15	soir	B.Ponchon	1	16
T32	ortu di piobbu	25/08/2016	19h10	soir	B.Ponchon	2	20
T32	ortu di piobbu	19/09/2016	18h30	soir	B.Ponchon	3	10
T33	ondella	12/07/2016	07h44	matin	J.Charrier	1	20
T33	ondella	30/07/2016	07h20	matin	F.Sanchis	2	16
T33	ondella	10/08/2016	06h45	matin	J.Charrier	3	14
T36	ondella	12/07/2016	06h07	matin	F.Sanchis	1	12
T36	ondella	30/07/2016	06h07	matin	J.Charrier	2	12
T36	ondella	10/08/2016	07h05	matin	F.Sanchis	3	9
T38	ondella	12/07/2016	06h00	matin	F.Sanchis	1	12
T38	ondella	30/07/2016	06h40	matin	J.Charrier	2	11
T38	ondella	10/08/2016	07h30	matin	J.Charrier	3	11
T39	ondella	12/07/2016	06h37	matin	F.Sanchis	1	12
T39	ondella	30/07/2016	06h40	matin	F.Sanchis	2	11
T39	ondella	10/08/2016	07h30	matin	J.Charrier	3	11
U30	ortu di piobbu	18/08/2016	20h00	soir	B.Ponchon	1	13
U30	ortu di piobbu	25/08/2016	19h40	soir	B.Ponchon	2	17
U30	ortu di piobbu	19/09/2016	18h50	soir	B.Ponchon	3	10
U31	ortu di piobbu	18/08/2016	19h45	soir	B.Ponchon	1	14
U31	ortu di piobbu	25/08/2016	19h30	soir	B.Ponchon	2	18
U31	ortu di piobbu	19/09/2016	18h55	soir	B.Ponchon	3	10
U32	ortu di piobbu	18/08/2016	19h30	soir	B.Ponchon	1	14
U32	ortu di piobbu	25/08/2016	19h20	soir	B.Ponchon	2	18
U32	ortu di piobbu	19/09/2016	18h40	soir	B.Ponchon	3	10
U33	ondella	12/07/2016	07h27	matin	J.Charrier	1	20
U33	ondella	30/07/2016	07h00	matin	F.Sanchis	2	18
U33	ondella	10/08/2016	06h50	matin	J.Charrier	3	12
U38	ondella	12/07/2016	06h20	matin	J.Charrier	1	17
U38	ondella	30/07/2016	07h10	matin	F.Sanchis	2	16
U38	ondella	10/08/2016	07h35	matin	J.Charrier	3	12
U39	ondella	12/07/2016	06h10	matin	J.Charrier	1	17
U39	ondella	30/07/2016	06h25	matin	F.Sanchis	2	16
U39	ondella	10/08/2016	07h46	matin	J.Charrier	3	12
V37	tassineta	30/06/2016	06h30	matin	F.Sanchis	1	20
V37	tassineta	20/07/2016	07h45	matin	J.Charrier	2	21
V37	tassineta	28/07/2016	07h00	matin	F.Sanchis	3	17
V38	tassineta	30/06/2016	06h50	matin	F.Sanchis	1	20
V38	tassineta	20/07/2016	07h10	matin	J.Charrier	2	21
V38	tassineta	28/07/2016	07h10	matin	F.Sanchis	3	20
V39	tassineta	30/06/2016	07h00	matin	F.Sanchis	1	20
V39	tassineta	20/07/2016	07h20	matin	J.Charrier	2	22
V39	tassineta	28/07/2016	07h20	matin	F.Sanchis	3	18
W38	tassineta	30/06/2016	07h20	matin	F.Sanchis	1	20
W38	tassineta	20/07/2016	07h03	matin	J.Charrier	2	18
W38	tassineta	28/07/2016	07h30	matin	F.Sanchis	3	20
X34	ondella	12/07/2016	07h00	matin	J.Charrier	1	20
X34	ondella	30/07/2016	06h45	matin	F.Sanchis	2	16
X34	ondella	10/08/2016	07h00	matin	J.Charrier	3	12
X39	tassineta	30/06/2016	06h27	matin	J.Charrier	1	17
X39	tassineta	20/07/2016	06h40	matin	F.Sanchis	2	20
X39	tassineta	28/07/2016	06h30	matin	J.Charrier	3	16

X40	tassineta	30/06/2016	06h31	matin	J.Charrier	1	17
X40	tassineta	20/07/2016	06h30	matin	F.Sanchis	2	20
X40	tassineta	28/07/2016	06h40	matin	J.Charrier	3	16
Y35	tassineta	30/06/2016	07h30	matin	F.Sanchis	1	20
Y35	tassineta	20/07/2016	07h50	matin	J.Charrier	2	22
Y35	tassineta	28/07/2016	06h50	matin	F.Sanchis	3	17
Y41	tassineta	30/06/2016	07h30	matin	J.Charrier	1	21
Y41	tassineta	20/07/2016	07h30	matin	F.Sanchis	2	22
Y41	tassineta	28/07/2016	07h30	matin	J.Charrier	3	20
Y50	bas pinara	13/07/2016	19h50	soir	J.Charrier	1	17
Y50	bas pinara	12/08/2016	19h00	soir	F.Sanchis	2	24
Y50	bas pinara	16/08/2016	19h10	soir	J.Charrier	3	20
Y51	bas pinara	13/07/2016	20h08	soir	J.Charrier	1	17
Y51	bas pinara	12/08/2016	19h10	soir	F.Sanchis	2	23
Y51	bas pinara	16/08/2016	19h20	soir	J.Charrier	3	20
Z32	carozzu	04/10/2016	17h50	soir	B.Ponchon	1	10
Z32	carozzu	06/10/2016	10h15	matin	J.Charrier	2	9
Z33	carozzu	04/10/2016	18h00	soir	B.Ponchon	1	10
Z33	carozzu	06/10/2016	09h50	matin	J.Charrier	2	9

ANNEXE 2

Ensemble des variables testées pour expliquer la probabilité d'occupation à l'échelle populationnelle

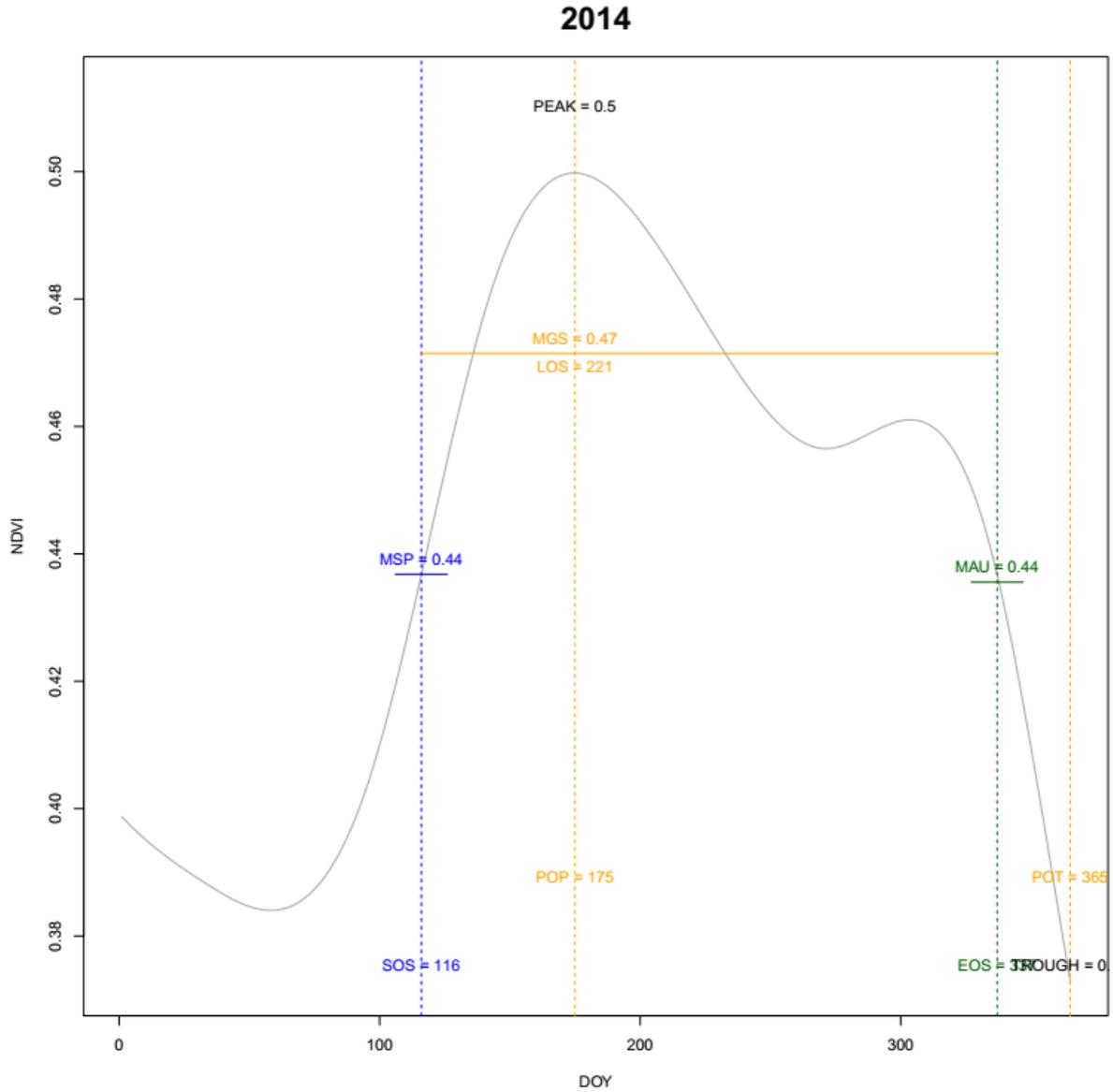
variable	description	mode
Surf_AO	Surface d' Aulnaie odorante (en ha)	numérique
Surf_EB	Surface d' Eboulis	numérique
Surf_FEU	Surface de Feuillus	numérique
Surf_FB	Surface de Forêt de bouleaux	numérique
Surf_FP	Surface de Forêt de pins	numérique
Surf_FBA	Surface de Formation à bruyère arborescente	numérique
Surf_FFR	Surface de Formation à féтуque sarde et raiponce dentée en scie	numérique
Surf_FG	Surface de Formation à genêt	numérique
Surf_FGN	Surface de Formation à genévrier nain	numérique
Surf_FOS	Surface de Formation à orpin et saxifrage	numérique
Surf_FE	Surface de Fourré d'épineux	numérique
Surf_PE	Surface de Pelouse	numérique
Surf_VCE	Surface de Végétation de cours d'eau	numérique
Surf_VRU	Surface de Végétation de rochers d'ubac	numérique
Surf_VRA	Surface de Végétation des rochers d'adret d'altitude	numérique
altitude	Altitude moyenne du site (en mètres)	numérique
pente	Pente moyenne du site (en degrés)	numérique
surf_N	Surface en exposition nord	numérique
surf_E	Surface en exposition est	numérique
surf_S	Surface en exposition sud	numérique
surf_O	Surface en exposition ouest	numérique
div_expo	diversité d'exposition	numérique
div_pente	diversité de pente	numérique
rugosite	rugosité moyenne	numérique
ndvi	valeur moyenne sur la période ou ont été réalisées les 3 répétitions	numérique
snow	nombre moyen annuel de jours d'enneigement	numérique
route_pr	proximité aux routes	numérique
piste_pr	proximité aux pistes	numérique
sentier_pr	proximité aux sentiers	numérique
der_fort_pr	proximité aux dérangements forts	numérique
dist_bary	distance au barycentre de la RCFS d'Asco	numérique
hydrot	longueur estimée de cours d'eau traversant le site	numérique
hydrop	longueur estimée de cours d'eau permanent traversant le site	numérique

Ensemble des variables testées pour expliquer la probabilité de détection à l'échelle populationnelle

variable	description	mode
temp	température enregistrée lors du relevé	numérique
obs	observateurs	facteur
periode_jour	période de la journée ou s'effectue le relevé (matin ou soir)	facteur
difftime	nombre de jour séparant la date de relevé et la date du 1er relevé	numérique
ndvi	valeur de ndvi la plus proche (dans le temps et dans l'espace)	numérique

ANNEXE 3

Exemples de métriques de végétation calculées à partir de la série temporelle de valeurs NDVI sur la zone d'étude d'Asco en 2014. Le sos (start of season) correspond cette année-là au 116eme jour de l'année.



ANNEXE 4

Ensemble des variables testées dans les analyses de sélection d'habitat à l'échelle individuelle

variable	description	mode
code_veg	code végétation	facteur
code_veg_simp	code pour les unités de végétation agrégées	facteur
veg_simp	intitulés des unités de végétations agrégées	facteur
veg	intitulés des unités de végétations	facteur
expocl	exposition discrétisée en classes	facteur
penteccl	pente discrétisée en classes	facteur
alticl	altitude discrétisée en classes	facteur
alti	altitude en mètre	numérique
pente	pente en degrés	numérique
expo	exposition en degrés	numérique
ALTIFAIBLE_pr	proximité aux altitudes =<1500m	numérique
ALTIMOY_pr	proximité aux altitudes >1500m et <2000m	numérique
ALTIFORTE_pr	proximité aux altitudes >=2000m	numérique
PENTEFAIBLE_pr	proximité aux pentes =<20°	numérique
PENTEMOY_pr	proximité aux pentes >20° et <40°	numérique
PENTEFORTE_pr	proximité aux pentes >=40°	numérique
N_pr	proximité aux expositions Nord	numérique
E_pr	proximité aux expositions Est	numérique
S_pr	proximité aux expositions Sud	numérique
W_pr	proximité aux expositions Ouest	numérique
rugosite	indice de rugosité	numérique
acces_pr	proximité aux accès (pistes, routes, sentiers sans distinction)	numérique
sentiers_pr	proximité aux sentiers	numérique
pisteroute_pr	proximité aux pistes et routes	numérique
snow	nombre moyen annuel de jours d'enneigement	numérique
ndvi	Valeur de NDVI la plus proche dans le temps et dans l'espace	numérique
ndvi_hiver	moyenne annuelle des valeurs cummulées de ndvi sur la période hivernale (janvier, février, mars)	numérique
ndvi_ete	moyenne annuelle des valeurs cummulées de ndvi sur la période estivale (juillet, aout, septembre)	numérique
cretes_pr	proximité aux lignes de crêtes	numérique
hydro_pr	proximité aux cours d'eau	numérique
aulnaie_pr	proximité aux aulnaies	numérique
eboulis_pr	proximité aux éboulis	numérique
bouleau_pr	proximité aux formations à bouleau	numérique
pin_pr	proximité aux forêts de pins	numérique
bruyere_pr	proximité aux formations à bruyère	numérique
ffr_pr	proximité aux formation à fétuque sarde et raiponce dentée en scie	numérique
genet_pr	proximité aux formations à genêt	numérique
genevrier_pr	proximité aux formations à genévrier	numérique
immortelle_pr	proximité aux formation à immortelle d'Italie	numérique
fos_pr	proximité aux formation à orpin et saxifrage	numérique
vce_pr	proximité aux végétations de cours d'eau	numérique
va_pr	proximité aux végétations de rochers d'adret	numérique
vu_pr	proximité aux végétations de rochers d'ubac	numérique
temp_hiver	température moyenne sur le période hivernale (janvier, février, mars)	numérique
temp_ete	température moyenne sur le période de estivale (juillet, aout, septembre)	numérique

Annexe 5

Période hivernale

Résultats du test de randomisation réalisé sur l'analyse K-select durant la période hivernale. Les variables sélectionnées apparaissent en jaune

	X11.2709	X12.3722	X21.3556	X21.3724	X21.4071	X24.3555	X27.3552	X28.3549	X31.3725	X35.3553	X35.3726	X54.4065	X73.4066
a) Test de marginalité (Bonferroni, alpha=0,05)													
observed	0,98	0,32	2,69	1,14	0,59	0,78	2,75	0,70	2,51	1,43	3,20	0,35	0,56
pvalue	0,002	0,012	0,002	0,002	0,002	0,002	0,002	0,002	0,002	0,002	0,002	0,010	0,002
b) Sélection des variables d'habitat par chaque animal (Bonferonni; alpha=0,05)													
alti	-0,02	-0,10	0,00	0,01	-0,03	0,03	-0,91	0,16	-0,69	-0,44	-0,69	-0,04	-0,14
rugosite	-0,12	-0,44	-0,30	-0,39	-0,36	-0,22	-0,02	-0,42	0,01	-0,12	0,08	-0,43	-0,07
snow	0,09	-0,01	0,44	0,18	-0,05	-0,07	-0,23	0,13	-0,20	-0,19	-0,23	-0,01	0,14
ndvi	-0,06	0,05	0,10	0,07	-0,09	-0,17	0,31	0,00	0,25	0,06	0,20	0,01	-0,12
temp_hiver	-0,20	-0,11	0,10	0,55	-0,10	-0,23	0,26	0,00	0,27	-0,12	0,19	0,00	0,07
PENTEFORTE_pr	0,43	0,23	-0,77	0,03	0,01	-0,44	-0,45	0,49	-0,65	-0,46	-0,71	0,31	-0,25
S_pr	0,45	0,05	0,55	0,14	0,17	0,17	0,77	0,04	0,67	0,55	0,71	0,01	0,48
pin_pr	-0,03	-0,13	0,17	0,30	0,15	-0,30	0,28	-0,03	0,11	0,04	0,14	-0,19	0,06
bruyere_pr	0,38	0,01	0,50	0,19	0,17	0,11	0,63	0,05	0,57	0,42	0,61	-0,03	0,00
ffr_pr	-0,22	0,12	-0,64	-0,17	-0,21	-0,17	-0,43	-0,11	-0,32	-0,47	-0,72	0,07	-0,12
genet_pr	0,35	-0,07	-0,21	-0,19	-0,22	-0,05	0,10	0,19	-0,18	-0,10	0,16	-0,12	0,35
fos_pr	0,46	0,11	0,84	0,54	0,52	0,52	0,22	0,23	-0,22	0,25	0,47	0,11	0,15
vce_pr	0,05	0,05	-0,20	-0,38	-0,09	-0,17	0,45	-0,38	0,70	0,44	0,66	-0,04	0,19

Période estivale

Résultats du test de randomisation réalisé sur l'analyse K-select durant la période estivale. Les variables sélectionnées apparaissent en jaune

	X11.2709	X12.3722	X21.3556	X21.3724	X24.3555	X27.3552	X28.3549	X31.3725	X35.3553	X35.3726	X54.4065	X73.4066
a) Test de marginalité (Bonferroni, alpha=0,05)												
observed	2,48	0,84	0,62	0,46	7,89	0,99	2,32	1,26	1,70	0,40	0,22	0,10
pvalue	0,002	0,002	0,002	0,002	0,002	0,002	0,002	0,002	0,002	0,002	0,002	0,004
b) Sélection des variables d'habitat par chaque animal (Bonferonni; alpha=0,05)												
alti	0,41	0,06	0,23	0,13	-0,79	0,19	-0,31	0,13	-0,13	-0,08	0,03	-0,01
rugosite	0,46	-0,03	-0,03	0,15	0,81	0,12	0,08	0,82	0,02	-0,27	-0,14	-0,06
snow	-0,12	0,10	-0,02	-0,05	-0,58	-0,07	0,16	0,04	-0,30	-0,12	0,07	0,01
ndvi	-0,42	0,14	0,03	-0,20	0,71	-0,02	0,33	-0,02	0,22	0,01	0,09	0,09
temp_ete	-0,57	-0,07	-0,24	-0,09	0,72	-0,23	0,43	-0,10	0,03	0,11	-0,01	0,03
PENTEFORTE_pr	0,34	0,01	0,10	0,11	-0,79	0,15	-0,58	0,00	-0,34	-0,22	0,10	-0,13
N_pr	0,00	0,01	0,25	-0,08	0,47	0,25	-0,02	0,28	0,05	-0,19	0,01	-0,11
sentiers_pr	0,31	0,00	0,21	-0,06	-0,02	0,47	0,34	0,50	0,65	0,03	0,00	-0,09
hydro_pr	-0,16	-0,01	0,00	0,00	1,38	-0,24	0,35	0,00	0,66	-0,01	0,00	-0,09
aulnaie_pr	0,19	0,16	0,33	-0,08	-0,22	0,17	-0,55	0,12	0,00	0,00	0,04	-0,06
eboulis_pr	-0,07	-0,73	-0,17	-0,35	-0,14	-0,17	-0,23	-0,07	0,00	0,00	-0,39	-0,04
bouleau_pr	0,00	0,34	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00
pin_pr	-0,57	-0,09	-0,30	0,08	0,26	-0,30	0,37	-0,05	0,14	0,01	-0,01	0,02
bruyere_pr	0,00	0,00	0,00	0,00	0,85	0,00	0,00	0,00	0,07	0,09	0,00	0,00
ffr_pr	-0,26	-0,10	-0,15	-0,10	-0,38	-0,21	-0,25	-0,31	-0,35	-0,29	-0,03	-0,08
genet_pr	0,16	-0,09	-0,37	0,03	-0,57	-0,49	-0,57	-0,08	-0,04	-0,25	-0,04	0,12
genevrier_pr	0,83	-0,02	0,04	0,38	-0,13	-0,12	-0,37	-0,24	0,00	0,00	-0,07	-0,07
fos_pr	0,00	0,00	0,00	0,00	-0,20	0,00	0,00	0,00	-0,43	0,20	0,00	-0,03
vce_pr	-0,36	0,30	0,01	-0,24	1,03	-0,25	0,09	-0,21	0,50	-0,14	0,11	0,09
vra_pr	0,30	0,06	0,06	0,05	-0,26	0,11	-0,56	-0,02	0,00	0,00	0,09	-0,04

