



MASTER 2 ETHOLOGIE FONDAMENTALE et COMPAREE

DOMAINE DE FORMATION : SCIENCES, TECHNOLOGIES, SANTE

Influence des animaux domestiques sur l'utilisation de l'habitat par les chevreuils (*Capreolus capreolus*)

Par

Elsa Minot

VetAgro sup - Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive
INRAE- Comportement et Ecologie de la Faune Sauvage

Gilles Bourgoin
Nicolas Morellet

Juin 2022

UNIVERSITÉ SORBONNE PARIS NORD - UFR LLSHS

La hausse du nombre d'animaux domestiques élevés pour l'alimentation humaine provoque une augmentation de la promiscuité entre la faune sauvage et domestique. Les déplacements et stratégies d'utilisation de l'espace jouent un rôle important dans la fitness des individus et peuvent être perturbés par la présence de la faune domestique. Nous avons alors testé si la présence d'animaux domestiques modifie l'utilisation des prairies par les chevreuils (*Capreolus capreolus*). Nous avons utilisé des données obtenues sur des chevreuils équipés de colliers GPS ainsi qu'un relevé de présence d'animaux domestiques (bovins (*Bos taurus*), équins (*Equus caballus*) et ovins (*Ovis aries*)) sur les prairies par semaine. Nos résultats montrent une sélection des prairies non pâturées et un évitement des prairies pâturées toute l'année. Cet évitement est d'autant plus fort si les animaux pâturant la prairie sont des ovins par rapport aux bovins ou équins. Cependant, l'utilisation des prairies pâturées est la plus importante lorsque les animaux domestiques ont été retirés de la prairie depuis plus d'un mois. Cela suggère que la présence d'animaux domestiques sur les prairies entraîne une diminution de leur utilisation par le chevreuil. La compétition et déplétion des ressources semblent être à l'origine de l'augmentation de l'utilisation des prairies pâturées après que le bétail ait été retiré des prairies depuis plus d'un mois. La faune domestique étudiée et le chevreuil partagent des strongles gastro-intestinaux (SGI). Les mammifères herbivores sont capables d'évaluer le risque parasitaire grâce à la présence de fèces et pourraient être à l'origine de l'évitement de ces prairies par le chevreuil. Contrairement à ce que l'on trouve dans la littérature nous avons obtenu une faible corrélation négative entre la probabilité à utiliser des prairies pâturées et la charge en SGI des individus. De futures recherches doivent être menées afin de déterminer expérimentalement quels sont les facteurs cités précédemment qui entraînent l'évitement des prairies pâturées.

Mots clés : Comportement spatial, herbivores sauvages, interaction interspécifique, animaux d'élevages, nématodes gastro-intestinaux

The increasing number of domestic animals raised for human alimentation induces an increased promiscuity between domestic and wild animals. The movement and habitat use strategy play an important role in the fitness of individuals and can be modified by the presence of wild fauna. We tested whether the presence of domestic animals influenced meadows use by roe deer (*Capreolus capreolus*). We used spatial data obtained on roe deer equipped with GPS collars and weekly records of domestic fauna (cows (*Bos taurus*), Equidae (*Equus caballus*) and sheep (*Ovis aries*)) presence on pastures. Our results showed that meadows without domestic animals were selected whereas pastures were avoided throughout the year. The avoidance of pasture was even more important if the species present were sheep as opposed to cattle or Equidae. However, the use of pasture increased when domestic animals were removed for more than a month. Such scenario suggests that the presence of domestic fauna on pastures induced a decrease in pasture used by roe deer. Competition and resource depletion may explain the increase of pasture use when domestic animals are removed for more than a month. Domestic fauna and roe deer share gastrointestinal nematodes (GIN). Mammalian herbivores are able to evaluate the risk of contamination by parasites thanks to faeces. This could induce the avoidance of pasture by roe deer. In contrast to what is found in the literature, we obtained a weak negative correlation between the probability of using pasture and GIN burden. Future research should test experimentally which one of the factors cited previously induces pasture avoidance.

Key words: Spatial behaviour, wildlife herbivores, interspecific interaction, livestock, gastrointestinal nematodes

1. MATÉRIEL ET MÉTHODE	5
1.1 Site d'Etude	5
1.2 Capture de Chevreuils et Données Spatiales	5
1.3 Données Parasitologiques	6
1.4 Analyses Statistiques.....	6
1.4.1 Utilisation de l'habitat au cours de l'année	7
1.4.2 Sélection de l'habitat en fonction de la période de pâturage	8
1.4.3 Sélection de l'habitat en fonction de l'espèce domestique	9
1.4.4 Utilisation des prairies pâturées en fonction de la présence d'animaux domestiques sur la parcelle	9
1.4.5 Corrélation entre proportion de localisations dans des prairies pâturées et charge en strongles gastro-intestinaux.....	10
2. RÉSULTATS	11
2.1 Utilisation de l'Habitat au Cours de l'Année	11
2.2 Sélection de l'Habitat en Fonction de la Période de Pâturage	12
2.3 Sélection de l'Habitat en Fonction de l'Espèce Domestique	13
2.4 Utilisation des Prairies Pâturées en Fonction de la Présence d'Animaux Domestiques sur la Parcelle.....	15
2.5 Corrélation entre Proportion de Localisations dans des Prairies Pâturées et Charge en Strongles Gastro-intestinaux	16
3. DISCUSSION	17
4. REMERCIEMENTS	22
5. REFERENCES.....	22

Certaines pressions anthropiques affectent négativement la biodiversité (Berger-Tal et al., 2011). Les différentes pressions anthropiques sont par exemple, la fragmentation de l'habitat, la surexploitation des espèces ou l'introduction d'espèces exotiques (Gagne et al., 2022). Ces pressions peuvent réduire la valeur adaptative des stratégies comportementales adoptées par une population si leur plasticité ou réponse évolutive est trop lente par rapport au changement environnemental. Cela risque de provoquer le déclin de populations ou d'espèces (Berger-Tal et al., 2011). Comprendre comment les activités humaines modifient les écosystèmes et le comportement de la faune sauvage est donc un enjeu majeur.

Parmi les facteurs pouvant affecter le comportement de la faune sauvage, on retrouve la présence de la faune domestique dans les milieux occupés par la faune sauvage (Kuiters et al., 2005). En effet, le nombre d'animaux élevés pour les produits laitiers ou la viande a grandement augmenté ces dernières années (Pozo et al., 2021). Une partie de cette augmentation est liée aux méthodes d'élevage intensif. Parallèlement, le nombre d'élevages extensifs et leur surface ont aussi progressé. Il en résulte alors une plus grande promiscuité entre faune sauvage et domestique (Pozo et al., 2021).

Si la présence d'animaux domestiques n'entraîne pas de dérangement ou de compétition, alors aucune modification du comportement de la faune sauvage n'est observée. C'est le cas dans les Alpes suisses où les chamois (*Rupicapra rupicapra*) ne changent pas leur distribution spatiale lorsque les moutons arrivent sur les prairies ni leur budget temps pour leurs différentes activités (Rüttimann et al., 2008). Au contraire, si la présence de la faune domestique entraîne un dérangement pour la faune sauvage, alors cela peut provoquer un évitement des zones sur lesquelles la faune domestique est présente. Les interactions entre faune sauvage et domestique ont lieu presque systématiquement de façon indirecte (Kukielka et al., 2013). La faune sauvage peut montrer une intolérance envers les animaux domestiques en évitant toute interaction ou superposition spatiale. Cet évitement peut être aussi la conséquence de la présence humaine ou de chiens qui protègent le troupeau. Ce sont les deux conclusions qui ont été présentées par Rebollo et al. (1993) pour expliquer pourquoi, en Espagne, les chamois quittent les zones pâturées par les moutons au moment de leur arrivée puis y retournent une fois les moutons repartis. Les animaux domestiques entrent aussi en compétition avec la faune sauvage pour les ressources alimentaires. Cette compétition est asymétrique avec un avantage pour la faune domestique car elle dispose d'un apport alimentaire notamment en hiver, de soins médicaux, d'abri et de la protection de l'homme (Bagchi et al., 2004). Une compétition est observée aux Pays-Bas entre des cerfs (*Cervus elaphus*) et le bétail (Kuiters et al., 2005). Ces deux groupes d'animaux (en liberté) n'utilisent pas les prairies pendant la même période. Le bétail est majoritairement présent

au printemps et en été alors que les cerfs les occupent en automne et hiver. La ressource alimentaire est maximale lors de la période de présence du bétail. La compétition mais aussi la disponibilité d'autres ressources de meilleure qualité pour le cerf ou avec moins de compétiteurs seraient des facteurs limitant la présence des cerfs sur les prairies pendant cette période. Cependant, la présence de bétail aux Pays-bas sur les prairies ne provoque pas uniquement un évitement par le cerf. En effet, Kuiters et al. (2005) ont montré que le pâturage du bétail produit une facilitation écologique. La fréquentation des prairies pâturées par le bétail est plus importante que celle des prairies non pâturées et le pic d'utilisation en automne intervient quelques mois plus tôt que pour les prairies non pâturées. Cela serait dû à une meilleure qualité de végétation car le pâturage stimule la repousse de la végétation et la qualité nutritionnelle. En effet, la quantité d'énergie digestible correspondant à la quantité d'énergie digérée et absorbée par rapport aux pertes dans les fèces ainsi que la quantité de protéine sont négativement corrélées à la hauteur de la végétation (Van Soest, 1994). De plus, les fèces des animaux domestiques permettent d'enrichir les pâtures en nutriments et en retour la végétation (Edwards & Hollis, 1982). Dans les Alpes italiennes, les cerfs sélectionnent les prairies pâturées par le bétail (Mattiello et al., 2002). Cette sélection est expliquée par les raisons citées précédemment. Il existe alors un compromis entre les bénéfices et les coûts associés à l'utilisation des prairies (Hutchings et al., 2006).

Outre les coûts tel que le dérangement par la présence d'animaux domestiques ou humaine, la compétition ou la déplétion des ressources associées à la fréquentation des prairies pâturées, il existe aussi un risque parasitaire important sur les prairies pâturées. La faune domestique concentrée en densité souvent élevée sur les prairies, excrète des parasites dans l'environnement par le biais des fèces où va se contaminer la faune sauvage et inversement (Coulson et al., 2018). Les espèces appartenant à un même clade sont plus susceptibles de partager des parasites (Pedersen et al., 2007). C'est le cas de l'ordre des artiodactyles qui comprend entre autres les cerfs, chevreuils (*Capreolus capreolus*), chamois, bouquetins (*Capra ibex*) et une grande partie des animaux domestiques tels que les vaches (*Bos taurus*), moutons (*Ovis aries*), chevaux (*Equus caballus*) et chèvres (*Capra aegagrus hircus*). Les animaux utilisant des prairies pâturées par les animaux domestiques ont donc un risque important d'être parasité. Les strongles gastro-intestinaux (SGI) sont des endoparasites partagés par les espèces citées précédemment (Winter et al., 2018) et peuvent être transmis dans les pâtures (Chintoan-Uta et al., 2014). Verheyden et al. (2020) ont montré que la charge en nématodes gastro-intestinaux des chevreuils tend à augmenter avec la densité en bétail dans leur domaine vital. Les SGI provoquent une diminution de la prise de poids, du rendement laitier les vaches (Gross et al., 1999)

ainsi que de la production de laine chez les moutons (Mavrot et al., 2015). Des effets similaires de diminution de l'alimentation ou de perte de poids sont observés chez plusieurs espèces de ruminants sauvages et provoquent aussi chez les femelles des avortements. L'effet de causalité reste cependant difficile à démontrer, car de nombreux facteurs agissent conjointement (Coulson et al., 2018).

Les déplacements et les stratégies d'utilisation de l'espace constituent une classe de comportements jouant un rôle essentiel dans la fitness des individus (Berger-Tal et al., 2011). Dans le cadre du parasitisme, la sélection de l'habitat en fonction de la charge en parasites dans l'environnement est un comportement qui peut permettre de limiter le risque de contamination (Hutchings et al., 2006). Les herbivores sont capables d'évaluer le risque parasitaire par la présence des fèces et évitent alors de s'alimenter trop près de ces dernières (Hutchings et al., 1998). Les prairies pâturées peuvent donc être évaluées comme zone à risque parasitaire par la faune sauvage grâce à la quantité de fèces concentrées dans ces parcelles.

La connaissance de la fréquentation des prairies pâturées par la faune domestique est donc autant un enjeu pour les éleveurs que pour la préservation de la faune sauvage. Ces connaissances doivent être approfondies afin d'évaluer le risque d'échange de parasites entre ces deux grands groupes d'animaux et de mettre en place des stratégies adaptées à la gestion de ces populations.

Le chevreuil est un ruminant communément présent en Europe et en augmentation depuis ces 50 dernières années, aussi bien en termes de densité que d'aire de répartition (Linnell & Zacos, 2011). De plus, cette espèce s'est bien adaptée aux paysages agricoles, tirant profit des apports alimentaires qu'ils peuvent procurer (Hewison et al., 2009). Les chevreuils partagent 26 espèces d'helminthes avec les moutons, 22 avec les vaches, et 17 avec les chèvres (Winter et al., 2018).

L'objectif général de cette étude est d'estimer l'utilisation et la sélection par le chevreuil des prairies pâturées par les animaux domestiques et de faire le lien avec leur charge en SGI. (i) Dans un premier temps nous allons étudier l'utilisation par le chevreuil des prairies pâturées et non pâturées en fonction de deux périodes de présence ou absence majoritaire des animaux domestiques sur le site d'étude. Nous nous attendons à ce que le dérangement provoqué par les animaux domestiques, la déplétion des ressources alimentaires et/ou le risque parasitaire entraîne une diminution de l'utilisation des prairies pâturées pendant la période de présence majoritaire des animaux domestiques. Dans le cas des prairies non pâturées, la disponibilité en ressources varie au cours de l'année, notamment en été où la végétation est moins riche qu'au printemps ou en automne. Nous posons l'hypothèse que l'utilisation des prairies non pâturées au cours de l'année varie en lien avec

la disponibilité en ressource mais de façon moins marquée que pour les prairies pâturées (ii) Nous étudierons ensuite ce même phénomène au niveau de la sélection de l'habitat (comparaison entre utilisation et habitat disponible autour d'un individu) qui permet de mesurer un évitement ou un choix pour un type d'habitat en opposition à une utilisation aléatoire de l'environnement. Nous émettons alors l'hypothèse que les prairies pâturées, associées à un fort risque parasitaire et à une compétition importante avec la faune domestique devraient être évitées de façon plus importante que les prairies non pâturées, particulièrement pendant la période de présence des animaux domestiques. (iii) Nous analyserons ensuite plus précisément l'utilisation des prairies pâturées en fonction de trois périodes définies pour chaque parcelle : la présence des animaux domestiques sur la prairie, leur absence depuis moins ou plus d'un mois. Nous nous attendons à ce que l'évitement des pâtures persiste au moins quelques semaines après le départ des animaux domestiques des pâtures (les parasites pouvant survivre plusieurs semaines à mois dans l'environnement (Nielsen et al., 2007) et que l'utilisation des prairies entre la période de présence et d'absence depuis moins d'un mois évolue peu. Cependant, si l'effet dérangement provoqué par la présence des animaux domestiques est la raison principale de l'évitement des prairies, alors nous devrions observer une augmentation de la fréquentation entre ces périodes. Une augmentation de l'utilisation devrait être observée de façon plus importante entre la période de moins d'un mois et plus d'un mois après le départ des animaux domestiques car la végétation a eu le temps de repousser et les fèces sont moins visibles sur les prairies. (iv) Pour compléter, nous nous intéresserons à la sélection des prairies pâturées en fonction de l'espèce domestique présente (bovin, ovin ou équin). Nous émettons l'hypothèse que les prairies pâturées par les ovins seront les plus évitées pour trois raisons. Premièrement, les ovins sont phylogénétiquement proches du chevreuil et ils partagent un grand nombre de parasites, le risque parasitaire sur ces prairies est donc plus important. Deuxièmement, la hauteur d'herbe minimale broutée par les ovins est très faible. Troisièmement, le nombre d'animaux sur les prairies est élevé, la déplétion des ressources est donc plus importante pour les ovins. Le partage de parasites avec les chevreuils est faible pour les équins et modéré pour les bovins, leur hauteur d'herbe minimale broutée est faible pour les équins (comme pour les ovins) et plus haute pour les bovins, le nombre d'individus par troupeau sur les prairies est relativement faible pour les équins et important pour les bovins. Nous nous attendons à ce que la différence d'utilisation entre les prairies pâturées par les bovins et les équins soit relativement faible. (v) Pour finir, nous allons évaluer si la fréquentation des prairies pâturées est corrélée à la charge en SGI des individus. Notre hypothèse est que les individus ayant utilisé le plus les prairies pâturées devraient être ceux avec une charge en SGI la plus élevée.

1. MATÉRIEL ET MÉTHODE

1.1 Site d'Etude

Le site d'étude dans lequel se déroule le suivi des chevreuils se situe dans le sud-ouest de la France à Aurignac (N 43°17, E 0°53). Cette zone est un milieu très hétérogène, composé principalement de cultures (36,2% de la surface totale), prairies (31,9%) forêts (18,4%) et haies (5,8%). Une carte de tous les habitats est réalisée chaque année à l'aide d'un système d'information géographique (SIG) (ArcView® 10.0 GIS, ESRI Software, Redlands, CA, USA). Le suivi de la présence d'animaux domestiques sur les parcelles de la zone d'étude a été réalisé de 2010 à 2014. La présence d'animaux domestiques sur les parcelles a été relevée entre les semaines 14 à 48 en 2010 et 2011, 16 à 46 et 17 à 45 pendant les années 2012 et 2013, respectivement. Ce qui correspond en moyenne, à la période de mi-avril à mi-octobre. Toutes les semaines, l'espèce présente, ainsi que la parcelle sur laquelle elle se trouve, ont été notées. Les différentes espèces présentes sur la zone d'étude sont des bovins (78% des parcelles pâturées de la zone d'étude), équins (7%) et ovins (5%) et quelques autres espèces en proportion plus faible. Les animaux domestiques se trouvent toujours sur une parcelle classée comme prairie naturelle ou friche. Les parcelles sur lesquelles il y a eu au moins une fois dans l'année la présence d'animaux domestiques ont été définies comme « prairies pâturées ». Tandis que celles n'ayant pas reçu d'animaux domestiques dans l'année ont été classées comme « prairies non pâturées ».

1.2 Capture de Chevreuils et Données Spatiales

Entre 2010 et 2013 durant l'hiver (entre janvier et février), 134 chevreuils ont été capturés. Les chevreuils, poussés par des rabatteurs, ont été capturés dans des filets puis placés dans une boîte en bois relativement petite afin de limiter les risques de blessures. Les chevreuils ont alors été gardés au calme jusqu'à la fin de la capture. Les animaux sont systématiquement tranquilisés à l'aide d'une injection intramusculaire d'acépromazine (0.3 ml) afin d'éviter les risques de myopathie liés au stress provoqué par la capture. Leurs sexe, âge et poids ont été enregistrés. Un échantillon de fèces a été prélevé dans le rectum puis stocké au frais jusqu'à l'analyse des nématodes. Les chevreuils ont aussi été identifiés à l'aide d'une bague auriculaire portant un numéro individuel et équipés de colliers GPS (système mondial de positionnement) Lotek 3300 (Lotek Wireless Inc, Newmarket, Canada). Les colliers GPS fournissent une position toutes les 6 heures (à 6h, 12h, 18h et 24h tous les jours) pendant environ 48 semaines. Passé ce délai, les colliers ont été récupérés (grâce à un système de drop-off et VHF (Very High Frequency)) afin de les localiser sur le terrain puis rapporter au laboratoire afin d'en

extraire l'ensemble des positions enregistrées. Le marquage des animaux dure en moyenne 10 minutes puis les animaux sont relâchés sur place.

Durant leur première année de vie, certains chevreuils (environ 1/3) quittent leur mère et le territoire qu'elles occupent. Ainsi, les jeunes chevreuils de moins de 1 an à la capture, ont été classés selon leur profil de dispersion (voir Ducros et al. (2020) pour plus de détails). Les individus identifiés comme disperseurs ont été retirés de cette étude principalement, car la plupart quittent la zone d'étude et nous n'avons donc pas de données sur les habitats qu'ils utilisent. Par ailleurs, les individus réalisant leur dispersion natale risquent de présenter un profil d'utilisation de l'habitat différent de celui d'individus sédentaires, notamment pendant la période de transience. De même, les individus ayant été suivis sur une trop courte période, c'est-à-dire avec un suivi inférieur à un mois ou moins de 150 localisations, ont été écartés.

Les données aberrantes liées aux erreurs de GPS ont été retirées en utilisant la méthode mise au point par Bjørneraas et al., (2010) ($\Delta = 3000$; $\mu = 2500$; $\alpha = 1500$; $\theta = -0,97$). En moyenne nous avons un suivi de 262 jours avec 886 positions GPS par individu. La taille de notre échantillon est alors de 103 individus sur 4 ans (30 en 2010, 30 en 2011, 23 en 2012 et 20 en 2013) avec 42 mâles et 61 femelles, 23 jeunes (moins d'un an), 19 yearlings (entre un et deux ans) et 61 adultes (plus de deux ans). Les individus décrits plus haut et les critères de choix associés sont valables pour toutes les analyses suivantes sauf cas contraire spécifié dans le paragraphe associé au modèle.

1.3 Données Parasitologiques

Pour les individus dont un échantillon de fèces a été prélevé lors des captures, la charge en SGI a été mesurée en utilisant le protocole McMaster. Nous avons réalisé une dilution au 1/15 des fèces dans une solution dense de NaCl (densité = 1,2) et une lame McMaster permettant d'obtenir une résolution théorique de 15 œufs par gramme de fèces (voir Beaumelle et al. (2021) pour plus de détails).

1.4 Analyses Statistiques

Afin d'analyser la fréquentation des prairies pâturées et non pâturées en lien avec la période de présence des animaux domestiques et l'espèce domestique, nous avons effectué toutes les analyses statistiques sur R, version 4.0.2 (R Core Team, 2020). Pour tous les modèles, l'identité de l'individu et l'année ont été ajoutées en effet aléatoire (sauf pour le modèle présenté dans la partie *1.4.5 Corrélation entre proportion de localisations dans des prairies pâturées et charge en strongles gastro-intestinaux*). Les conditions climatiques entre les années peuvent influencer la disponibilité en ressource, la mise en pâturage des animaux domestiques par les éleveurs et donc, potentiellement, l'utilisation de l'habitat par les chevreuils d'une même année. Les individus ont toujours plusieurs

points GPS et sont donc répétés. Pour ces raisons, dans la plupart des modèles statistiques, l'année ainsi que l'identité de l'individu ont été ajoutées en facteur aléatoires (ordonné à l'origine).

Un résultat de modèle statistique retournant une valeur p inférieure à 0,05 était considéré comme un résultat significatif. Pour tous les modèles avec une potentielle colinéarité entre les variables explicatives du modèle, la variance d'inflation des facteurs (VIF) a été calculée. Des résultats de VIF supérieurs à 2,5 ont été interprétés comme montrant un problème de colinéarité. Le *marginal pseudo R2* correspondant à la proportion de la variance expliquée par les facteurs fixes, a été calculé pour les GLMM (Nakagawa et al., 2017).

1.4.1 Utilisation de l'habitat au cours de l'année

La temporalité de l'utilisation des prairies a été tout d'abord analysée en utilisant une spline de la date julienne dans un modèle additif généralisé (GAM) afin d'extraire un pattern d'utilisation au cours de l'année. Nous avons utilisé la fonction `gam` du package « `gam4` » (Wood & Scheipl, 2020). La variable réponse est une variable binaire avec pour valeur 1 lorsque le point GPS se trouve dans une prairie pâturée par des animaux domestiques (ou dans une prairie non pâturée par des animaux domestiques, selon le modèle) et 0 s'il se trouve dans tout autre habitat. La variable explicative est le spline de la date julienne.

La date médiane de mise et de retrait des pâtures des animaux domestiques a été estimée grâce aux relevés hebdomadaires de la présence de bétail dans les parcelles. Ces deux dates ont permis de définir deux grandes périodes au niveau du site d'étude. La première période est celle où les animaux domestiques sont majoritairement présents, c'est-à-dire entre la date médiane de mise et de retrait des pâtures des animaux domestiques et la période où les animaux domestiques sont majoritairement absents entre la date médiane de retrait et de mise en pâture.

La probabilité d'utilisation par le chevreuil de ces prairies pâturées a été comparée entre ces deux périodes à l'aide d'un modèle linéaire généralisé à effets mixtes (GLMM) avec une distribution binomiale et un lien « logit ». La variable réponse était, comme pour le premier modèle GAM, une variable binaire renseignant la présence (1) ou l'absence (0) dans une prairie pâturée, la variable explicative était un facteur à deux niveaux, contenant la période de présence ou absence des animaux domestiques des prairies. De la même façon, ce modèle a été répété pour les prairies non pâturées. La variable réponse avait alors deux niveaux, présence/absence du point dans une prairie non pâturée. Puis, afin de connaître la proportion d'utilisation des prairies pâturées par rapport aux non pâturées, ce modèle a été répété une troisième fois en conservant uniquement les localisations dans des prairies (pâturées et non pâturées) excluant les autres habitats (forêt, culture, ...). La variable réponse avait pour valeur 1 si un point était dans une prairie pâturée ou 0 si le point était dans une prairie non

pâturée. Tous ces modèles de type GLMM ont été implémentés en utilisant la fonction `glmer` du package « `lme4` » (Bates et al., 2015).

1.4.2 Sélection de l'habitat en fonction de la période de pâturage

Nous avons ensuite analysé la sélection de l'habitat en fonction des deux grandes périodes définies à l'aide des dates médianes de mise en pâtures et retrait des pâtures des animaux domestiques. À la différence de l'utilisation de l'habitat, la sélection de l'habitat consiste à comparer la disponibilité d'un habitat avec son utilisation. Cela permet de savoir si un individu ne fréquente pas un habitat, soit par évitement soit parce qu'il n'est pas disponible dans son environnement. Nous avons évalué un habitat comme étant évité si la proportion de localisations aléatoires (représentant la proportion d'habitat disponible autour d'un individu) était significativement inférieure par rapport à la proportion de localisations utilisées. Au contraire, si la proportion de localisations utilisées était supérieure à l'aléatoire, alors cela indiquait un choix de sélection de l'habitat.

Afin d'analyser la sélection, la disponibilité de l'habitat a été évaluée au niveau du domaine vital des individus. Le domaine vital annuel des chevreuils a été estimé en utilisant un polygone convexe minimum (*minimum convex polygon*, MCP) à 99%. Un nombre important de points aléatoires a alors été généré dans les domaines vitaux (10 fois plus de points aléatoires que de points réalisés par individu). Ces points recouvrent une grande surface des domaines vitaux et sont donc considérés comme représentatifs des habitats disponibles pour chaque individu.

Pour cette première analyse de sélection de l'habitat, nous avons écarté tous les individus n'ayant pas de prairie pâturée ou non pâturée disponible dans leur domaine vital. Nous avons donc un échantillon de 87 chevreuils pour cette analyse.

Nous avons suivi la méthode de fonction de sélection des ressources décrite par Muff et al., (2020). Pour ce faire, nous avons réalisé un GLMM en utilisant la fonction « `glmmTMB` » du package portant le même nom (Brooks et al., 2017). Deux modèles ont été réalisés, un pour chaque période de présence ou absence des animaux domestiques défini à partir des dates médianes de mise et de retrait des pâtures pour le site d'étude. Dans chacun de ces modèles, nous comparons en variable réponse les localisations observées aux localisations aléatoires. Les variables explicatives étaient alors des variables binaires pour chacun des habitats étudiés notés en présence/absence du point dans l'habitat. Les quatre habitats étudiés sont : prairies pâturées, prairies non pâturées, cultures, forêts. En plus de l'ordonnée à l'origine aléatoire pour l'identité de l'individu, une pente aléatoire pour chacune des variables habitat et par individu a été ajoutée, car l'ordonnée à l'origine seule ne permet pas de prendre en compte la variabilité interindividuelle dans la sélection de l'habitat et risque de sous-estimer la variance au sein de la population (Muff et al., 2020). Nous avons aussi spécifié un poids de 1000 pour

un point généré aléatoirement et 1 pour un point obtenu avec les colliers GPS comme conseillé par Muff et al. (2020). Ce qui nous a permis d'obtenir un coefficient de sélection pour chacun des habitats.

1.4.3 Sélection de l'habitat en fonction de l'espèce domestique

Pour compléter nos résultats, nous avons étudié la sélection des prairies en fonction de l'espèce domestique présente sur la prairie et si ces prairies sont sélectionnées de façon différente en fonction de l'espèce. Pour ce faire, nous avons réalisé trois modèles différents, un pour chaque espèce. Nous avons là encore suivi la méthode de Muff et al. (2020) pour la fonction de sélection des ressources. Pour chacun des modèles, seuls les individus ayant des prairies pâturées par l'espèce en question disponible dans leur domaine vital ont été gardés pour l'analyse. Nous avons alors un échantillon de 85 individus pour l'analyse de la sélection des prairies pâturées par les bovins, 50 pour les équins et 20 pour les ovins. Pour ces modèles, la variable réponse était la même que le modèle décrit précédemment. Les trois variables explicatives propres à chaque modèle contenaient l'information de l'espèce notée de façon binaire avec 1 pour une localisation dans une prairie pâturée par l'espèce en question et 0 si hors de ces prairies. Cette variable espèce était en interaction avec le facteur contenant la période de présence ou absence majoritaire des animaux domestiques (date médiane de mise en pâture et de retrait). Comme pour le modèle précédent, un poids a été ajouté, 1000 pour un point généré aléatoirement et 1 pour un point utilisé par un chevreuil. En plus de l'ordonné à l'origine aléatoire, nous avons ajouté une pente aléatoire sur la variable indiquant si la localisation se trouve dans une prairie pâturée par l'espèce en question par individu. Des comparaisons post hoc par paires ont été effectuées pour ce modèle en utilisant la même structure de modèle, mais avec un sous-ensemble de données. Une correction de Bonferroni avec une correction séquentielle après Holm a été appliquée (Holm, 1979). Pour le modèle concernant les prairies pâturées par les ovins, la taille de l'échantillon est relativement faible (20 individus). Nous avons donc simplifié le modèle afin d'éviter de le sur-paramétrer. Nous avons enlevé l'année en effet aléatoire ainsi que la pente aléatoire afin de garder uniquement l'individu en effet aléatoire.

1.4.4 Utilisation des prairies pâturées en fonction de la présence d'animaux domestiques sur la parcelle

Nous avons ensuite analysé l'utilisation des prairies avec une variable de présence/absence des animaux domestiques plus fine que celle définie au niveau du site d'étude. Trois périodes ont été définies pour chaque parcelle pâturée par les animaux domestiques. Une période de présence des animaux domestiques sur la parcelle, une période d'absence depuis moins d'un mois et une période d'absence depuis plus d'un mois. Chaque point GPS a été associé spatialement à une parcelle et temporellement à une des trois périodes. Pour ce modèle seul, les localisations obtenues pendant la période de suivi de bétail (environ de mi-avril à mi-octobre) ont été gardées. Les individus ne

fréquentant aucune prairie pâturée ont été retirés. Nous disposons alors d'un échantillon de 82 individus.

Pour chaque individu nous avons calculé la proportion de localisations se trouvant dans une prairie pâturée par rapport aux points hors d'une prairie pâturée pour chacune des trois périodes de présence ou d'absence des animaux domestiques. Cette proportion représente alors notre variable réponse. La variable explicative est le facteur contenant les trois différentes périodes de pâturage sur les parcelles. Comme précédemment, nous avons donc réalisé un GLMM avec une distribution binomiale et un lien « logit » à l'aide de la fonction « glmer » du package « lme4 » (Bates et al., 2015). Enfin, nous avons ajouté un poids contenant le nombre de localisations obtenues pour chaque individu afin de prendre en compte le fait que la durée du suivi n'est pas égale entre les individus. Ce modèle présentait une surdispersion. Nous avons donc ajouté un facteur aléatoire contenant le niveau de l'observation (numéro de ligne) pour tenir compte de la surdispersion des données (Harrison, 2014).

Des comparaisons post hoc par paires ont été effectuées pour ce modèle en utilisant la même structure de modèle, mais avec un sous-ensemble des données incluant deux catégories de données de périodes à chaque fois. Une correction de Bonferroni avec une correction séquentielle après Holm a été appliquée (Holm, 1979).

1.4.5 Corrélation entre proportion de localisations dans des prairies pâturées et charge en strongles gastro-intestinaux

Afin de tester si les individus qui fréquentent le plus les prairies pâturées sont ceux qui ont une charge en SGI plus importante, nous avons réalisé un test de corrélation entre la proportion de localisations dans des prairies et la charge en SGI. Entre 2010 et 2013, nous avons 78 individus qui correspondent à nos critères : avoir un suivi GPS d'au moins un mois et une charge en strongles estimée. La proportion de localisations dans une prairie pâturée par rapport à celles hors d'une prairie pâturée a été calculée par individu. Chaque individu a aussi une charge en strongles associée. Les données présentaient une surdispersion due à un grand nombre d'individus avec une charge en SGI de 0. Ajouter un facteur aléatoire contenant le niveau de l'observation (numéro de ligne), comme pour le modèle précédent ou réaliser un GLMM avec une distribution « négative binomiale » n'ont pas permis de prendre totalement en compte la surdispersion. Nous avons alors réalisé un modèle de haie « hurdle model » avec la fonction « hurdle » du package pscl (Jackman, 2020). Cette fonction permet de traiter le jeu de données en deux parties. Dans un premier temps, elle applique un GLMM pour une distribution binomiale avec un lien « logit », entre les individus avec une charge en SGI égale à 0 et ceux avec une charge supérieure à 0. Dans un second temps, la fonction permet de réaliser

un GLMM avec une distribution de poisson tronquée pour les données supérieures à zéro. Pour ce modèle, la variable réponse était la charge en strongles, et la variable explicative était la proportion de localisations dans des prairies pâturées. Nous n'avons pas ajouté l'identité de l'individu en facteur aléatoire car nous avons uniquement une observation par individu.

2. RÉSULTATS

2.1 Utilisation de l'Habitat au Cours de l'Année

Nous avons tout d'abord analysé la temporalité de l'utilisation des prairies au cours de l'année. Nous observons dans premier temps que les prairies non pâturées sont plus fréquentées que les prairies pâturées quasiment tout au long de l'année. Au minimum, en juillet, nous observons une différence de 6,6% entre les prairies pâturées et non pâturées (figure 1). Pour les deux types de prairies, il y a une diminution de leur fréquentation durant la période hivernale puis une augmentation importante au printemps. Il y a un décalage d'environ deux mois entre le premier pic d'utilisation qui apparaît mi-mars pour les prairies pâturées et mi-mai pour les prairies non pâturées. En été, nous remarquons une décroissance dans l'utilisation des deux types de prairies avec un minimum en mi-juillet puis une

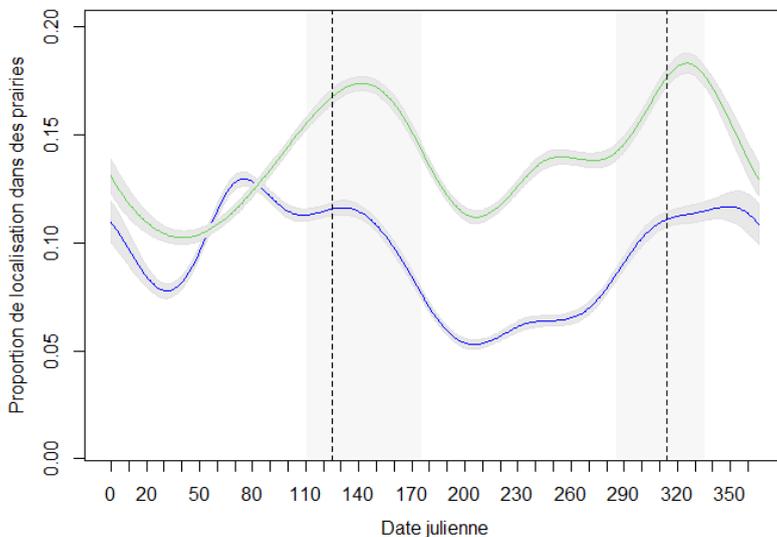


Figure 1. Graphique des prédictions des modèles additifs généralisés représentant la probabilité d'utiliser des prairies pâturées (en bleu) ou non pâturées (en vert) en fonction de la date julienne (N = 103 individus). Les lignes verticales en pointillées correspondent à la date médiane de mise en pâture (5 mai) et de retrait des pâtures (11 octobre) des animaux domestiques. Les limites des zones grisées autour des dates médianes correspondent aux 1^{er} quartile et 3^e quartiles des mises et retrait des animaux des pâtures.

ré-augmentation en automne.

Les dates médianes de mise en pâtures et de retrait des animaux domestiques sont respectivement le 5 mai et le 11 octobre. Nous avons donc défini deux grandes périodes de présence ou absence majoritaire des animaux domestiques sur les prairies à partir de ces dates. Nous avons ensuite comparé l'utilisation des prairies entre ces deux périodes. Nous obtenons une différence significative dans la probabilité d'utiliser des prairies pâturées entre la période de présence et d'absence des animaux domestiques (test

GLMM : $\chi^2 = 317,85$; ddl = 1 ; marginal $R^2 = 0,007$; $P < 0,001$). Nous observons une diminution de la probabilité d'utiliser cet habitat entre la période de présence et d'absence des animaux domestiques

de 34% (figure 2.a). Nous n'avons pas mis en évidence de différence significative entre les deux périodes pour des prairies non pâturées (test GLMM : $\chi^2 = 1,180$; ddl = 1 ; $\text{marginal } R^2 = 0,000005$; $P = 0,277$) (figure 2.b). Nous nous sommes ensuite intéressés à la probabilité d'utiliser une prairie pâturée lorsqu'une localisation est dans une prairie. Nous avons donc calculé la proportion de localisations dans des prairies pâturées par rapport aux prairies non pâturées (nous avons alors enlever toute localisation hors d'une prairie pâturée ou non pâturée pour cet analyse).

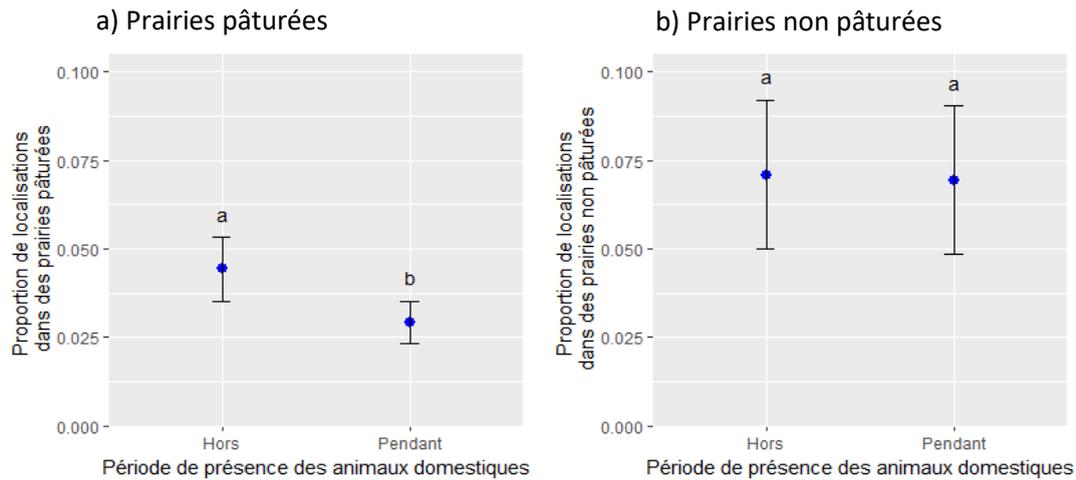


Figure 2. Graphique des prédictions des modèles GLMM représentant en a) la moyenne de probabilité d'utiliser des prairies pâturées et en b) la moyenne de probabilité d'utiliser des prairies non pâturées en fonction des deux périodes de présence ou d'absence majoritaire des animaux domestiques sur la zone d'étude (N = 103 individus) avec l'erreur standard. Des lettres différentes au-dessus des points indiquent une différence significative tandis que des lettres identiques indiquent qu'il n'y a pas de différence significative entre les périodes.

Nous obtenons en dehors de la période de présence des animaux domestiques, pour les prairies, une moyenne de probabilité d'utiliser des prairies pâturées de $\bar{x} \pm SE = 38\% \pm 3,8\%$ (n = 103), et de $\bar{x} \pm SE = 62\% \pm 3,4\%$ (n = 103) dans des prairies non pâturées. Ce qui veut dire que même hors de la période de présence des animaux domestiques la probabilité d'utiliser des prairies non pâturées est plus importante que pour les prairies pâturées.

2.2 Sélection de l'Habitat en Fonction de la Période de Pâturage

Nous avons ensuite analysé la sélection des habitats en fonction des deux grandes périodes de pâturage des animaux domestiques. Dans notre échantillon, 4 individus n'avaient pas de prairies non pâturées dans leur domaine vital et 13 individus n'avaient pas de prairies pâturées dans leur domaine vital (dont 2 individus qui n'avaient pas non plus de prairies non pâturées). Cela représente 14,5% des individus étudiés. Ces individus se trouvaient tous dans une forêt et seulement une petite partie de leur domaine vital contenait des cultures présentes en lisière de forêt.

Afin d'analyser la sélection des habitats en fonction des deux périodes de présence des animaux domestiques, nous avons estimé le coefficient de sélection pour chacun des quatre habitats (prairies pâturées, prairies non pâturées, cultures et forêts). Pour ces modèles, le résultat obtenu à partir des coefficients du modèle nous informe de la sélection si celui-ci est supérieur à 1 et de l'évitement s'il est inférieur à 1 (figure 3). Nous observons un évitement significatif des prairies pâturées pendant (test GLMM : $\chi^2 = 15,494$; $ddl = 1$; $marginal R^2 = 0,000$ * ; $P < 0,001$) (figure 3a) et hors (test GLMM : $\chi^2 = 43,344$; $ddl = 1$; $marginal R^2 = 0,000$ * ; $P < 0,001$) (figure 3b) de la période de présence des animaux domestiques. Au contraire, pour les prairies non pâturées nous constatons une sélection pendant (test GLMM : $\chi^2 = 139,004$; $ddl = 1$; $marginal R^2 = 0,000$ * ; $P < 0,001$) (figure 3a) et hors (test GLMM : $\chi^2 = 160,087$; $ddl = 1$; $marginal R^2 = 0,000$ * ; $P < 0,001$) (figure 3b) de la période de présence des animaux domestiques, avec une sélection plus forte en période de présence des animaux domestiques par rapport à la période sans animaux domestiques. Les cultures sont significativement évitées hors de la période de présence du bétail (test GLMM : $\chi^2 = 78,582$; $ddl = 1$; $marginal R^2 = 0,000$ * ; $P < 0,001$) mais sélectionnées pendant la période de présence du bétail (test GLMM : $\chi^2 = 158,841$; $ddl = 1$; $marginal R^2 = 0,000$ * ; $P < 0,001$). Les forêts sont sélectionnées hors (test GLMM : $\chi^2 = 554,813$; $ddl = 1$; $marginal R^2 = 0,000$ * ; $P < 0,001$) et pendant cette période de présence (test GLMM : $\chi^2 = 248,961$; $ddl = 1$; $marginal R^2 = 0,000$ * ; $P < 0,001$).

* Le calcul de $marginal R^2$ n'est pas adapté au type modèle élaboré pour la sélection de l'habitat.

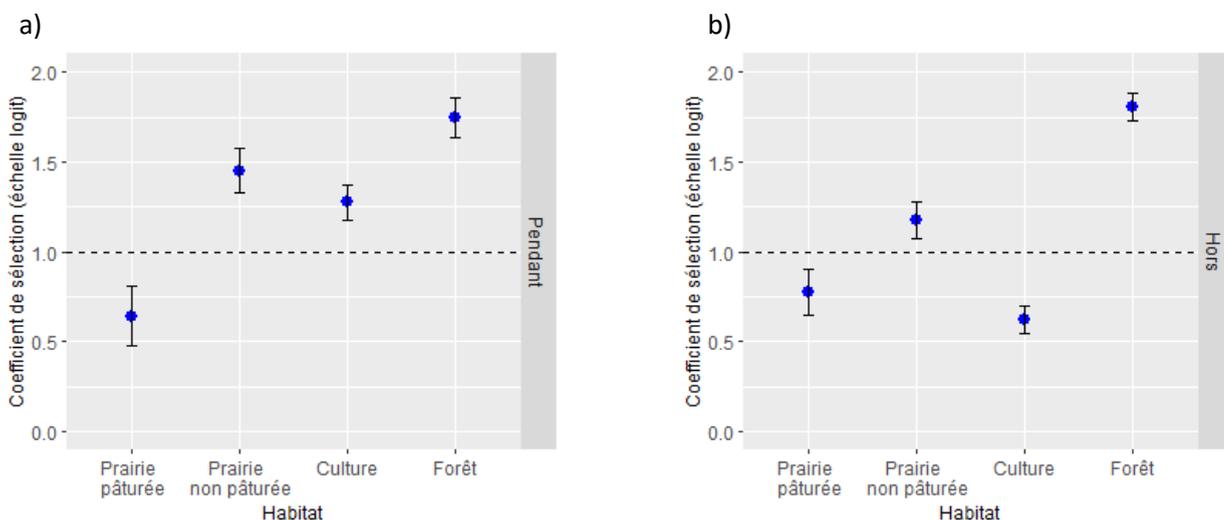


Figure 3. Graphique des coefficients des modèles GLMM représentant le coefficient de sélection pour chacun des habitats a) pendant et b) hors de la période de présence majoritaire des animaux domestiques sur les prairies (N = 87 individus) avec l'erreur standard à l'échelle logit. La ligne en pointillé indique la limite entre sélection (supérieur à 1) et évitement (inférieur à 1).

2.3 Sélection de l'Habitat en Fonction de l'Espèce Domestique

Nous avons ensuite testé l'hypothèse que les prairies pâturées seraient sélectionnées de façon différente en fonction de l'espèce domestique présente. Pour tous les individus qui ont des prairies

dans leur domaine vital, 2 individus n'ont pas de prairies pâturées par les bovins dans leur domaine vital, 37 individus n'ont pas de prairie pâturée par des équins et 67 individus n'ont pas de prairies pâturées par des ovins, seulement 4 individus sur 27 ont des localisations dans des prairies pâturées par les ovins. Cependant, la surface occupée par ces différentes espèces n'est pas équivalente. L'étude de la sélection des prairies en fonction des espèces nous a donc permis de prendre en compte le fait que cette disponibilité est différente pour chacune des espèces domestiques.

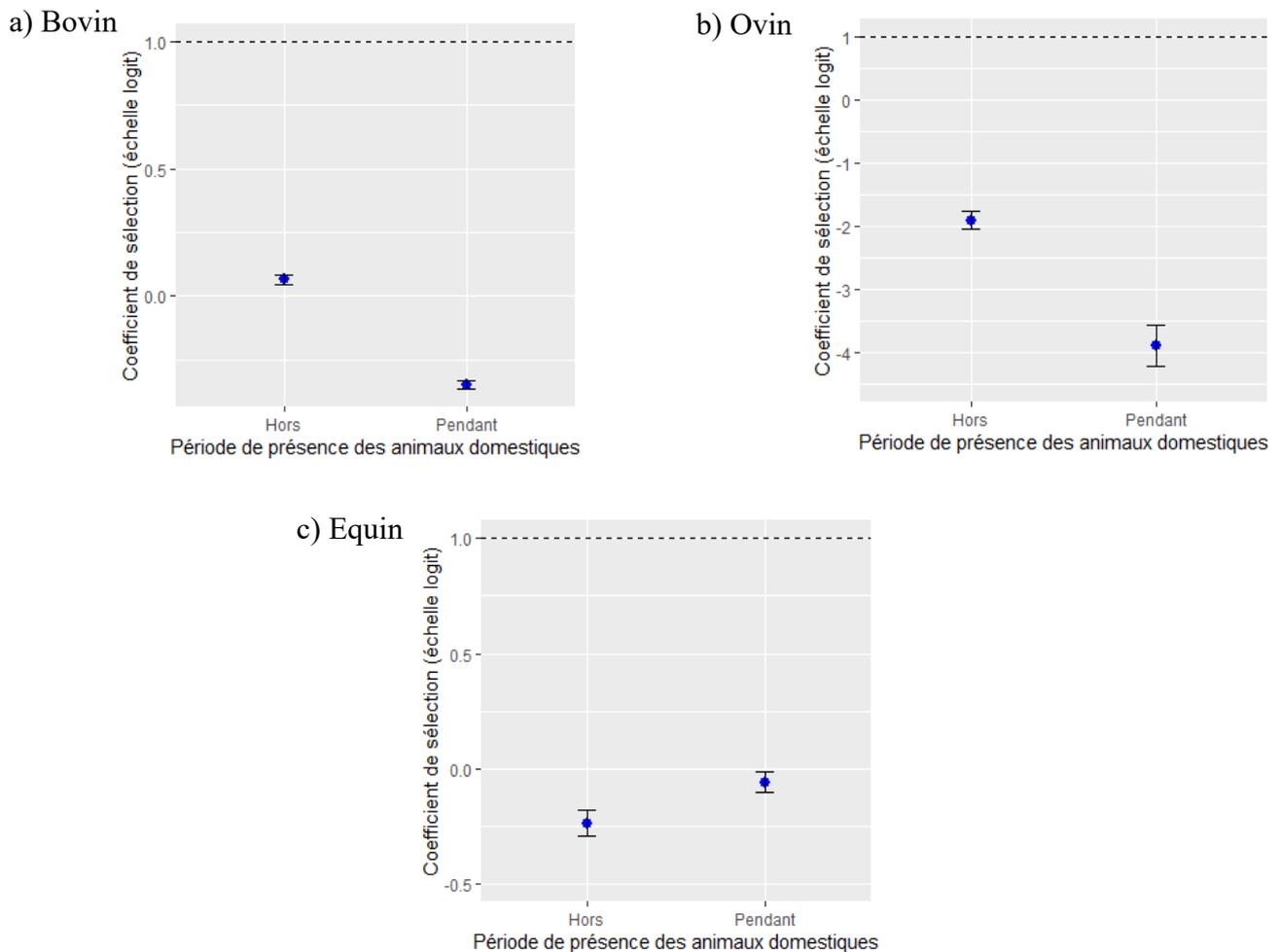


Figure 4. Graphique des coefficients des modèles GLMM représentant le coefficient de sélection pour chacune des espèces a) bovins (N = 85 individus), b) ovins (N = 20 individus) et c) équins (N = 50 individus), pendant et hors de la période de présence majoritaire du bétail sur les prairies à l'échelle logit avec l'erreur standard. La ligne en pointillé indique la limite entre sélection (supérieur à 1) et évitement (inférieur à 1).

Nous avons obtenu une interaction significative entre la période de présence ou absence des animaux domestiques et la probabilité qu'une localisation soit dans une prairie pâturée par les bovins (test GLMM : $\chi^2 = 298,834$; $ddl = 1$; $marginal R^2 = 0,000$ * ; $P < 0,001$) ou dans une prairie pâturée par les équins (test GLMM : $\chi^2 = 8,062$; $ddl = 1$; $marginal R^2 = 0,000$ * ; $P = 0,00452$). Les tests post-hoc montrent une diminution significative entre la proportion de localisations aléatoires et utilisés dans des prairies pâturées par des bovins pendant (test GLMM : $\chi^2 = 32,314$; $ddl = 1$; $marginal R^2 = 0,000$ *

; $P < 0,001$) et hors (test GLMM : $\chi^2 = 4,468$; $ddl = 1$; $marginal R^2 = 0,000 *$; $P = 0,0345$) de la période de présence des animaux domestiques et indiquent donc un évitement de ces prairies. Nous obtenons aussi, avec les tests post-hoc, un évitement significatif des prairies pâturées par des équins pendant (test GLMM : $\chi^2 = 135,27$; $ddl = 1$; $marginal R^2 = 0,000 *$; $P < 0,001$) et hors (test GLMM : $\chi^2 = 22,433$; $ddl = 1$; $marginal R^2 = 0,000 *$; $P < 0,001$) de la période de présence des animaux domestiques. En ce qui concerne les ovins, nous obtenons encore une fois, un évitement significatif des prairies pâturées pendant (test GLMM : $\chi^2 = 26,369$; $ddl = 1$; $marginal R^2 = 0,000 *$; $P < 0,001$) et hors (test GLMM : $\chi^2 = 168,13$; $ddl = 1$; $marginal R^2 = 0,000 *$; $P < 0,001$) de la période de présence des animaux domestiques.

Nous observons donc un évitement pour toutes les espèces pendant les deux périodes (figure 4). Pour les prairies pâturées par bovins et les ovins, l'évitement augmente pendant la période de présence alors que pour les équins, l'évitement diminue. L'évitement des prairies pâturées par les ovins est en général beaucoup plus important que celles pâturées par les bovins pendant les deux périodes et la différence d'évitement entre les deux périodes est également plus importante pour les ovins (1,99) que pour les bovins (0,28).

2.4 Utilisation des Prairies Pâturées en Fonction de la Présence d'Animaux Domestiques sur la Parcelle

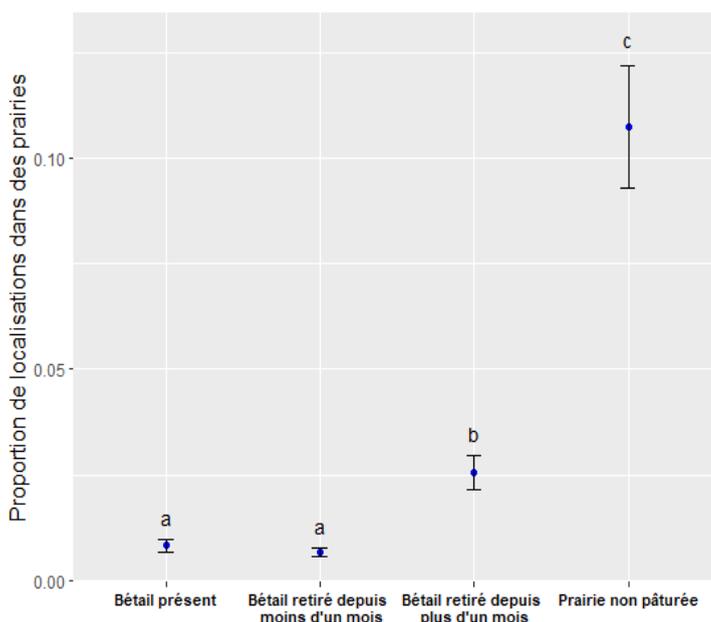


Figure 5. Graphique des prédictions du modèle GLMM représentant les probabilités d'utiliser des prairies en fonction des trois périodes de pâturage des animaux domestiques et des prairies non pâturées (N = 82 individus) avec l'erreur standard. Des lettres différentes au-dessus des points indiquent une différence significative tandis que des lettres identiques indiquent qu'il n'y a pas de différence significative entre les périodes.

Nous avons analysé plus en détail l'influence de la présence ou de l'absence des animaux domestiques en considérant trois périodes définies pour chaque parcelle au lieu de considérer deux périodes obtenues avec les dates médianes et de mise et retrait en pâture au niveau du site d'étude. Nous avons émis l'hypothèse que celles-ci devraient être moins fréquentées pendant la période de présence du bétail que lorsqu'il est absent depuis plus d'un mois. Nous obtenons une différence significative dans l'utilisation des prairies entre les différentes périodes de présence des animaux domestiques (test GLMM : $\chi^2 =$

1142,9 ; $ddl = 4$, $marginal R^2 = 0,513$; $P < 0,001$). Les tests post-hoc ont montré une différence

significative entre la période de présence du bétail et la période où celui-ci a été retiré depuis plus d'un mois (test GLMM : $\chi^2 = 41,74$; $ddl = 1$; $\text{marginal } R^2 = 0,056$; $P < 0,001$) avec une augmentation de 68%.

Entre la période où le bétail a été retiré depuis moins d'un mois et depuis plus d'un mois, nous obtenons aussi une différence significative (test GLMM : $\chi^2 = 76,439$; $ddl = 1$; $\text{marginal } R^2 = 0,077$; $P < 0,001$) avec une augmentation de 74% de l'utilisation des prairies pâturées (figure5). Cependant, aucune différence n'est observée entre la période où le bétail est présent et retiré depuis moins d'un mois (test GLMM : $\chi^2 = 2,208$; $ddl = 1$; $\text{marginal } R^2 = 0,002$; $P = 0,137$) avec une différence de 0,15% (figure5).

2.5 Corrélation entre Proportion de Localisations dans des Prairies Pâturées et Charge en Strongles Gastro-intestinaux

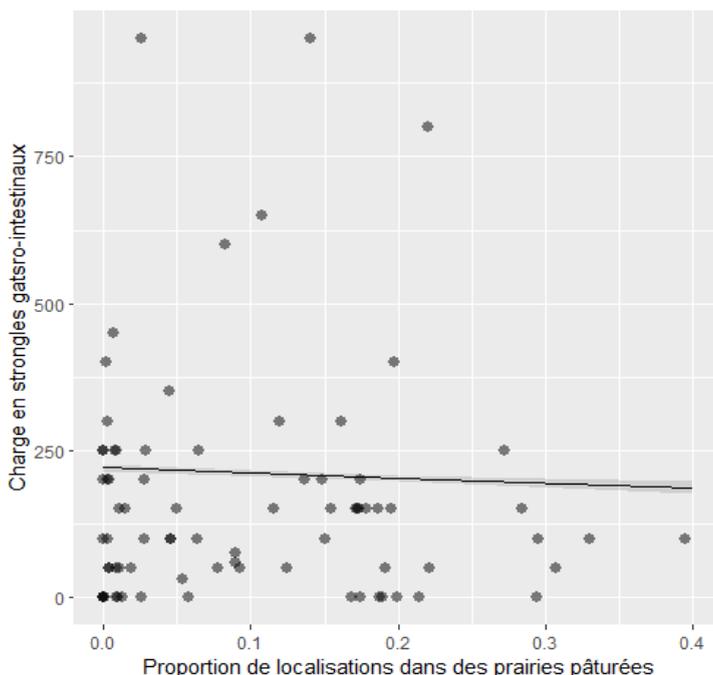


Figure 6. Graphique des prédictions du modèle de haie représentant la corrélation entre la charge en SGI et la probabilité d'utiliser des prairies (N = 78 individus) avec l'erreur standard. Les points correspondent aux données brutes.

Nous avons testé si la probabilité d'utiliser des prairies pâturées d'un individu était corrélée à sa charge en SGI. Contrairement à notre hypothèse, nous avons obtenu une corrélation significative négative entre ces deux variables avec le modèle de haie. La partie binomiale du modèle hurdle comparant les données des individus avec des charges en SGI égales à zéro ou supérieur à 0 n'ont pas donné de différence significative (hurdle model GLMM : $\chi^2 = 21,314$; $ddl = 1$; $R^2 = 0,814$; $P < 0,001$). Cependant, pour la partie traitant les données des individus

avec une charge en SGI différente de 0, nous avons obtenu une corrélation significative et négative (hurdle model : $\chi^2 = 21,314$; $ddl = 1$; $R^2 = 0,814$; $P = 0,831$). La pente de cette corrélation n'est pas très importante puisque d'après les prédictions du modèle des individus avec une probabilité nulle de fréquenter des prairies pâturées ont une en moyenne une charge en SGI de $\bar{x} \pm SE = 173 \pm 4,9$ (n = 78) tandis que des individus avec une probabilité de 30% de fréquenter des prairies pâturées ont une charge de $\bar{x} \pm SE = 158 \pm 7,1$ (n = 78) (figure 6).

3. DISCUSSION

Nous avons cherché à savoir si la présence d'animaux domestiques modifie l'utilisation des prairies par les chevreuils. Nous avons mis en évidence que les prairies pâturées sont toujours moins utilisées que les prairies non pâturées et que ce phénomène est d'autant plus marqué durant la période de présence majoritaire des animaux domestiques. Les analyses de sélection de l'habitat ont permis de montrer que les prairies pâturées sont évitées toute l'année tandis que les prairies non pâturées sont sélectionnées, avec une faible augmentation durant la période de présence des animaux domestiques. Cependant, l'utilisation des prairies pâturées augmente lorsque les animaux domestiques ont été retirés de la parcelle depuis plus d'un mois. Nous avons aussi mis en évidence que l'évitement des prairies diffère entre espèces domestiques. Les prairies pâturées par les ovins sont les plus évitées. Les prairies pâturées par les équins sont plus évitées que celles pâturées par les bovins en dehors de la période de présence des animaux domestiques. Le phénomène inverse est observé pendant la période de présence des animaux, avec une diminution de l'évitement des prairies pâturées par les équins et une augmentation de l'évitement pour les prairies pâturées par les bovins.

Pour environ 15% des chevreuils capturés entre 2010 et 2013, aucune prairie pâturée ou non pâturée n'était présente dans leur domaine vital. Le domaine vital se construit progressivement et sa composition résulte également d'un processus de sélection de l'habitat (Piper, 2011). Par conséquent, cet habitat n'est pas du tout sélectionné par 15% de notre échantillon. Le chevreuil est une espèce forestière mais qui s'est bien adaptée au milieu agricole et aux ressources associées (Hewison et al., 2009). Cependant, certains individus semblent rester quasiment strictement forestiers. Pour le reste de l'étude, nous nous sommes concentrés sur les individus ayant des prairies dans leur domaine vital.

Bien que la probabilité d'utiliser des prairies non pâturées soit plus importante que celle des prairies pâturées, la variation d'utilisation au cours de l'année est similaire entre ces deux habitats. Elle suit en partie la phénologie des ressources végétales. L'utilisation minimale de ces prairies à lieu au cours de l'été en lien avec une diminution des ressources sur ces habitats, due à la consommation des végétaux par la faune domestique et aux fauches sur les prairies non pâturées. Ce qui est en accord avec l'étude de Dupke et al. (2017) qui montre l'utilisation de l'habitat chez le chevreuil est lié à la phénologie des ressources alimentaires. L'utilisation des prairies pâturées et non pâturées diffère principalement au printemps, lors du pic maximal d'utilisation qui apparaît deux mois plus tôt pour les prairies pâturées. Un décalage d'utilisation de quelques mois entre des prairies pâturées et non pâturées par les vaches a aussi été mis en évidence par Kuiters et al. (2005). Ceci pourrait s'expliquer par le fait que les prairies pâturées sont enrichies en nutriments (potassium, azote, phosphore) par le biais des fèces des animaux domestiques et pourrait permettre à la végétation de pousser plus

rapidement et d'être de meilleure qualité au début du printemps (Haynes & Williams, 1993). La diminution d'utilisation des prairies pâturées et le pic d'utilisation des prairies non pâturées apparaît lorsque les animaux domestiques ont été mis au champ sur la moitié des parcelles étudiées. Cela pourrait être dû à un déplacement des chevreuils vers les prairies non pâturées en lien avec l'arrivée du bétail sur les parcelles. De plus, le pic d'utilisation des prairies pâturées coïncide avec la date médiane de mise bas (12 mai) chez cette population de chevreuils (Plard et al., 2013). Les prairies constituent un habitat offrant une couverture végétale au faon qui se cache en attendant que sa mère vienne le nourrir, et une ressource alimentaire recherchée pour la mère (McLoughlin et al., 2007).

Les chevreuils évitent les prairies pâturées tout au long de l'année tandis que les prairies non pâturées sont sélectionnées. Ces deux habitats diffèrent par l'exploitation des ressources (la faune domestique ou l'homme), les compétiteurs (faune domestique ou sauvage), la présence humaine pour la surveillance des troupeaux, ainsi que le risque parasitaire. Tous ces facteurs pourraient expliquer l'évitement des prairies pâturées par les chevreuils. Cependant, les prairies pâturées diffèrent aussi des prairies non pâturées par les bénéfices qu'elles procurent. Comme évoqué précédemment, les prairies pâturées reçoivent un ajout de nutriments par les fèces et offrent par conséquent une végétation plus riche (Haynes & Williams, 1993). La fréquentation de ces prairies est alors liée au compromis entre coûts et bénéfices procurés par cet habitat.

Nous avons mis en évidence une réduction de l'utilisation des prairies pâturées pendant la période majoritaire de présence des animaux domestiques, définie du 5 mai au 11 octobre. La présence d'animaux domestiques pendant cette période étalée est très variable d'une parcelle à l'autre et ne permet pas d'étudier l'influence de la présence effective du bétail sur les prairies. Ces périodes recouvrent plusieurs facteurs confondants car le comportement du chevreuil évolue en fonction de la période de l'année. En hiver, cette espèce forme de grands groupes, principalement en milieux ouverts qui se séparent en mars (Hewison et al., 1998). Les brocards deviennent alors territoriaux jusqu'au mois de septembre. La période de présence des animaux domestiques correspond donc aussi à la période territoriale du chevreuil. En mai, les chevrettes mettent bas et cela peut influencer sur leur utilisation de l'habitat notamment avec une sélection importante des prairies (McLoughlin et al., 2007). Il est aussi important de noter que le chevreuil est chassé, sur notre site d'étude, en battue de septembre à février et de juin à septembre, à l'approche. Ce dérangement provoqué par la chasse pourrait aussi moduler l'utilisation de l'habitat (Picardi et al., 2019). Pour compléter, comme nous l'avons montré avec l'analyse de sélection de l'habitat, les cultures sont évitées en hiver et sélectionnées pendant la période de présence des animaux domestique car la disponibilité en culture est importante à cette période. La variation de la disponibilité de cette ressource peut influencer la valeur attractive des autres habitats et notamment des prairies. La variation d'utilisation des prairies

pourrait alors être aussi liée à la saisonnalité et pas seulement à la présence de bétail. Ce phénomène est observé chez d'autres espèces tel que le bison d'Europe (*Bison bonasus*) qui se nourrit sur les prairies principalement au printemps et en automne (Kowalczyk et al., 2019).

Nous avons alors cherché à savoir si l'utilisation par les chevreuils des prairies pâturées varie avec leur utilisation par les animaux domestiques entre la période de mi-avril à mi-octobre. Nos résultats montrent que les prairies pâturées sont moins utilisées lorsque les animaux domestiques sont présents sur la parcelle. Dans le mois qui suit le retrait des animaux domestiques de la parcelle, leur utilisation ne diffère pas. Néanmoins, lorsque le bétail a été retiré des parcelles depuis plus d'un mois, leur utilisation par le chevreuil augmente. Bien que ces prairies soient évitées, elles sont tout de même utilisées, et ce principalement lorsque les animaux domestiques ne sont plus présents depuis plus d'un mois. Nous pouvons alors en conclure que l'utilisation des prairies n'est pas uniquement liée à la saison, mais à la présence ou non du bétail sur les parcelles et par conséquent à la déplétion des ressources. Le ratio coût-bénéfice semble ne pas évoluer dans le mois qui suit le retrait du bétail, mais augmenter vers le bénéfice lorsque le bétail a été retiré depuis plus d'un mois. Cette augmentation pourrait s'expliquer par le fait que la végétation a eu le temps de repousser (Hutchings et al., 2000). Les prairies pâturées enrichies par les fèces et l'absence de pression d'abrutissement par les animaux domestiques depuis plusieurs semaines, peuvent être composées d'une végétation plus riche et plus haute après un mois. Cela pourrait moduler le ratio coût-bénéfice vers un bénéfice plus important. De plus, les mammifères herbivores semblent brouter la partie supérieure de la végétation infestée par des parasites, limitant ainsi la contamination (Hutchings et al., 2000). Cela pourrait être aussi imputé aux fèces servant à estimer le risque parasitaire qui peuvent être moins visibles sur les pâtures après un mois. Cependant, Haynes & Williams (1993) ont montré que les fèces ne sont plus visibles au bout d'environ 4 mois (le temps de décomposition est variable en fonction des saisons, de la pluviométrie et de la consistance des fèces). Néanmoins, les mammifères herbivores semblent éviter de façon plus importante les fèces fraîches que les plus anciennes, qui sont identifiées principalement grâce à l'odorat (Hutchings et al., 1998), ce qui pourrait expliquer que les prairies sont plus utilisées un mois après le retrait du bétail. Ce comportement semble paradoxal, car les œufs ou larves de nématodes ne se sont pas encore développés jusqu'au stade infestant dans les fèces fraîches. Les nématodes survivent d'ailleurs quasiment toute l'année sur les prairies pâturées, la seule exception se produit lors des étés sont très chauds et secs (Nielsen et al., 2007). Bien que nous nous concentrons dans cette étude sur les SGI, les animaux domestiques peuvent aussi être vecteurs de transmission de virus ou de bactéries aux chevreuils qui se transmettent de façon plus importante par les fèces fraîches. Cela expliquerait alors un évitement plus important de ces fèces fraîches (Hutchings et al., 1998).

Nos résultats ont montré que les prairies pâturées sont évitées différemment en fonction de l'espèce domestique présente. Les prairies les plus évitées sont celles exploitées par des ovins. Cela peut être expliqué par plusieurs facteurs. Tout d'abord, les troupeaux de moutons sont composés d'un très grand nombre d'animaux et broutent à une hauteur d'herbe minimale très basse. Lorsque ces animaux sont retirés des parcelles il reste souvent très peu de ressources. De plus, les ovins sont les plus proches phylogénétiquement des chevreuils et partagent donc un nombre de parasites important avec les chevreuils (Winter et al., 2018). Les chevreuils pourraient alors éviter préférentiellement les prairies parasitées par ces animaux à cause du risque de parasitisme plus élevé. Cela nécessite alors une capacité de discrimination des fèces excrétées par différentes espèces.

Les prairies pâturées par les équins sont moins évitées que celles pâturées par les bovins pendant la période de présence des animaux domestiques. Les équins sont en général moins nombreux sur les prairies que les bovins, la déplétion des ressources est donc potentiellement plus importante pour les prairies pâturées par les bovins. Ceci pourrait expliquer une utilisation plus importante des prairies pâturées par les équins pendant leur période de présence. Par conséquent, le nombre de fèces dans les prairies pâturées par les bovins est plus important que pour les équins, en retour l'apport en nutriments dans le sol aussi. La végétation pourrait alors être plus riche sur les prairies pâturées par les bovins que par les équins en dehors de la période de présence des animaux domestique (au début du printemps). Cela expliquerait alors une utilisation plus importante des prairies pâturées par les bovins par rapport aux équins en dehors de leur période de présence.

De plus, les fèces des animaux ne sont pas distribuées de façon aléatoire dans les prairies. Chez de nombreux mammifères, notamment les bovins et poneys (*Equus caballus*) (Edwards & Hollis, 1982), les fèces sont concentrées dans certaines zones. Edwards & Hollis (1982) ont mis en évidence que les poneys concentrent leurs fèces dans certaines zones de façon plus importante que les bovins, 83,5% des fèces des poneys sont concentrés dans ces zones contre 71,3% pour les bovins. Si nous prenons en compte le fait que les fèces des chevaux sont moins importantes (car en densité plus faible) et qu'elles sont plus concentrées dans certaines zones que les bovins, alors les prairies des équins peuvent comporter moins de risque parasitaire et être identifiées comme tel par les chevreuils. De plus, les chevreuils partagent plus de parasites avec les bovins qu'avec les équins (Winter et al. 2018).

Nous avons mis en évidence une corrélation négative entre l'utilisation des prairies pâturées et la charge en SGI des individus, ce qui va à l'encontre de nos hypothèses. Ce résultat semble étonnant au vu de la littérature existante sur ce sujet. (Chintoan-Uta et al., 2014) ont montré que les chevreuils possèdent des souches de SGI résistantes aux antiparasitaires administrés aux animaux domestiques ce qui met en évidence un échange de SGI entre le chevreuil et le bétail. Sur le même

site d'étude que le nôtre, (Verheyden et al., 2020) ont montré une tendance de corrélation entre la proportion de pâtures dans le domaine vital et la charge en SGI chez les chevreuils. La proportion de prairies pâturées dans le domaine vital des chevreuils pourrait être une meilleure mesure de l'exposition au risque parasitaire que la probabilité de fréquenter des prairies pâturées. Il faudrait peut-être aussi prendre en compte des facteurs de correction, tel que l'âge et le sexe qui sont connus pour influencer le parasitisme (Body et al., 2011).

Les statuts parasitaires des individus sont évalués lors des captures en hiver, soit plusieurs mois après le départ du bétail. La survie des SGI dans l'hôte est d'environ deux à quatre mois, la charge en SGI est donc très certainement sous-estimée. Il serait alors intéressant de pouvoir réaliser des prélèvements de fèces à d'autres périodes de l'année, notamment avant, pendant et après la présence des animaux domestiques sur les prairies.

Sur les 20 individus ayant des prairies pâturées par des ovins dans leur domaine vital, seulement 4 utilisent effectivement ces prairies. Dans cette analyse de corrélation, la proportion de localisations dans des prairies pâturées concerne alors surtout celles pâturées par des bovins et équins. Or, le partage de parasite est plus faible avec ces deux espèces, le risque de contamination est de facto moins élevé.

Il est à noter que les individus fréquentant les prairies ont accès à des nutriments plus importants (Hewison et al., 2009). Cela pourrait leur permettre d'allouer plus de ressources à leur système immunitaire et donc diminuer la charge en SGI excrétés. Le régime alimentaire des chevreuils comprend des végétaux avec des tanins ayant des propriétés anthelminthiques (Hoste et al., 2006) qui pourraient leur permettre de limiter leur charge en parasites. L'augmentation de l'exposition au risque parasitaire pourrait être contrebalancée par une augmentation de tanins dans le régime alimentaire.

Pour conclure, les chevreuils font face à un compromis entre les coûts et les bénéfices provoqués par la présence d'animaux domestiques sur les prairies. D'une manière générale, les coûts semblent toujours plus importants que les bénéfices puisque les prairies pâturées sont évitées tout au long de l'année. Bien que les coûts associés à la disponibilité en ressources et que les signaux permettant aux chevreuils de détecter un risque parasitaire diminuent lorsque le bétail a été retiré depuis plus d'un mois, le risque d'infestation de SGI est toujours bien présent.

Des études ont montré l'intérêt de l'utilisation des prairies dans la performance individuelle des chevreuils (McLoughlin et al., 2007), cependant les prairies pâturées et non pâturées ne sont pas différenciées. Il pourrait alors être judicieux de mettre en relation cette utilisation des prairies pâturées avec la performance individuelle. Il serait pertinent de tester si les individus fréquentant le plus les

prairies pâturées ont un accès à des ressources plus importantes et donc sont ceux qui ont un poids plus élevé. De la même façon, nous pourrions évaluer si l'utilisation des prairies pâturées par les chevrettes influence leur succès reproducteur, en particulier la survie de leur faon.

Nous avons étudié le comportement d'utilisation des prairies par les chevreuils en conditions naturelles, cependant cette étude ne permet pas de conclure sur de réels liens de cause à effet. Il pourrait alors être intéressant de compléter cette étude avec la mise en place d'expérimentations permettant d'isoler les facteurs que nous avons présenté comme étant potentiellement à l'origine de l'évitement des prairies (compétition, déplétion des ressources, présence de fèces). Par exemple, afin de déterminer si le risque parasitaire est la principale cause d'évitement des ressources, nous pourrions déplacer des fèces (signal utilisé pour évaluer le risque parasitaire) sur des prairies non pâturées et comparer l'utilisation de ces prairies avant et après ajout des fèces.

4. REMERCIEMENTS

Je remercie mes deux encadrants, Nicolas Morellet et Gilles Bourgoïn pour leur disponibilité tout au long de ce stage ainsi que leurs précieux conseils. Je remercie tous les chercheurs du CEFS pour leur partage de connaissances et plus particulièrement Nathan sans qui, les modèles de sélection n'auraient certainement pas vu le jour, Yannick pour son aide technique à l'élaboration des périodes de pâturage et Bruno qui m'a aidée à comprendre les subtilités du parcellaire.

Je remercie enfin, l'équipe des stagiaires, Louise, Maxime, Valérian, Clara, Florian et Cassie ainsi que les doctorants, Marta et Maureen pour leur soutien et leur bonne humeur en toute circonstance.

5. REFERENCES

- Bagchi, S., Mishra, C., & Bhatnagar, Y. V. (2004). Conflicts between traditional pastoralism and conservation of Himalayan ibex (*Capra sibirica*) in the Trans-Himalayan mountains. *Animal Conservation*, 7(2), 121–128. <https://doi.org/10.1017/S1367943003001148>
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. doi:10.18637/jss.v067.i01.
- Beaumelle, C., Redman, E. M., de Rijke, J., Wit, J., Benabed, S., Debias, F., Duhayer, J., Pardonnet, S., Poirel, M.-T., Capron, G., Chabot, S., Rey, B., Yannic, G., Gilleard, J. S., & Bourgoïn, G. (2021). Metabarcoding in two isolated populations of wild roe deer (*Capreolus capreolus*) reveals variation in gastrointestinal nematode community composition between regions and among age classes. *Parasites & Vectors*, 14(1), 594. <https://doi.org/10.1186/s13071-021-05087-5>
- Berger-Tal, O., Polak, T., Oron, A., Lubin, Y., Kotler, B. P., & Saltz, D. (2011). Integrating animal behavior and conservation biology: A conceptual framework. *Behavioral Ecology*, 22(2), 236–239. <https://doi.org/10.1093/beheco/arq224>

- Bjørneraas, K., Van Moorter, B., Rolandesen, C. M., & Herfindal, I. (2010). Screening Global Positioning System Location Data for Errors Using Animal Movement Characteristics. *The Journal of Wildlife Management*, 74(6), 1361–1366.
- Body, G., Ferté, H., Gaillard, J.-M., Delorme, D., Klein, F., & Gilot-Fromont, E. (2011). Population density and phenotypic attributes influence the level of nematode parasitism in roe deer. *Oecologia*, 167(3), 635–646.
- Brooks, M. E., Kristensen, K., van Benthem, K. J., Magnusson, A., W. Berg, C., Nielsen, A., J. Skaug, H., Maechler, M., & Bolker, B. M. (2017). GlmmTMB Balances Speed and Flexibility Among Packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling.
- Chintoan-Uta, C., Morgan, E. R., Skuce, P. J., & Coles, G. C. (2014). Wild deer as potential vectors of anthelmintic-resistant abomasal nematodes between cattle and sheep farms. *Proceedings. Biological Sciences*, 281(1780), 20132985. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2985>
- Coulson, G., Cripps, J. K., Garnick, S., Bristow, V., & Beveridge, I. (2018). Parasite insight: Assessing fitness costs, infection risks and foraging benefits relating to gastrointestinal nematodes in wild mammalian herbivores. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 373(1751), 20170197. <https://doi.org/10.1098/rstb.2017.0197>
- Ducros, D., Morellet, N., Patin, R., Atmeh, K., Debeffe, L., Cargnelutti, B., Chaval, Y., Lourtet, B., Coulon, A., & Hewison, A. J. M. (2020). Beyond dispersal versus philopatry? Alternative behavioural tactics of juvenile roe deer in a heterogeneous landscape. *Oikos*, 129(1), 81–92. <https://doi.org/10.1111/oik.06793>
- Dupke, C., Bonenfant, C., Reineking, B., Hable, R., Zeppenfeld, T., Ewald, M., & Heurich, M. (2017). Habitat selection by a large herbivore at multiple spatial and temporal scales is primarily governed by food resources. *Ecography*, 40(8), 1014–1027. <https://doi.org/10.1111/ecog.02152>
- Edwards, P. J., & Hollis, S. (1982). The Distribution of Excreta on New Forest Grassland Used by Cattle, Ponies and Deer. *Journal of Applied Ecology*, 19(3), 953–964. <https://doi.org/10.2307/2403296>
- Gagne, R. B., Crooks, K. R., Craft, M. E., Chiu, E. S., Fountain-Jones, N. M., Malmberg, J. L., Carver, S., Funk, W. C., & VandeWoude, S. (2022). Parasites as conservation tools. *Conservation Biology*, 36(1), e13719. <https://doi.org/10.1111/cobi.13719>
- Gross, S. J., Ryan, W. G., & Ploeger, H. W. (1999). Anthelmintic treatment of dairy cows and its effect on milk production. *Veterinary Record*, 144(21), 581–587. <https://doi.org/10.1136/vr.144.21.581>
- Harrison, X. (2014). Using observation-level random effects to model overdispersion in count data in ecology and evolution. *PeerJ*, 2, e616. <https://doi.org/10.7717/peerj.616>
- Haynes, R. J., & Williams, P. H. (1993). Nutrient Cycling and Soil Fertility in the Grazed Pasture Ecosystem. In D. L. Sparks (Ed.), *Advances in Agronomy* (Vol. 49, pp. 119–199). Academic Press. [https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(08\)60794-4](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(08)60794-4)
- Hewison, A. J. M., Morellet, N., Verheyden, H., Daufresne, T., Angibault, J.-M., Cargnelutti, B., Merlet, J., Picot, D., Rames, J.-L., Joachim, J., Lourtet, B., Serrano Ferron, E., Bideau, E., & Cebe, N. (2009). Landscape fragmentation influences winter body mass of roe deer. *Ecography*, 32(6), 1062–1070. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.05888.x>
- Hewison, A. J. M., Vincent, J. P., & Reby, D. (1998). Social organisation of European roe deer. In *The European roe deer: The biology of success*. Scandinavian University Press. <https://hal.inrae.fr/hal-02842279>

- Holm, S. (1979). A Simple Sequentially Rejective Multiple Test Procedure. *Scandinavian Journal of Statistics*, 6(2), 65–70.
- Hoste, H., Jackson, F., Athanasiadou, S., Thamsborg, S. M., & Hoskin, S. O. (2006). The effects of tannin-rich plants on parasitic nematodes in ruminants. *Trends in Parasitology*, 22(6), 253–261. <https://doi.org/10.1016/j.pt.2006.04.004>
- Hutchings, M. R., Judge, J., Gordon, I. J., Athanasiadou, S., & Kyriazakis, I. (2006). Use of trade-off theory to advance understanding of herbivore–parasite interactions. *Mammal Review*, 36(1), 1–16. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2006.00080.x>
- Hutchings, M. R., Kyriazakis, I., Anderson, D. H., Gordon, I. J., & Coop, R. L. (1998). Behavioural strategies used by parasitized and non-parasitized sheep to avoid ingestion of gastro-intestinal nematodes associated with faeces. *Animal Science*, 67(1), 97–106. <https://doi.org/10.1017/S1357729800009838>
- Hutchings, M. R., Kyriazakis, I., Papachristou, T. G., Gordon, I. J., & Jackson, F. (2000). The herbivores' dilemma: Trade-offs between nutrition and parasitism in foraging decisions. *Oecologia*, 124(2), 242–251. <https://doi.org/10.1007/s004420000367>
- Jackman, S. (2020). pscl: Classes and Methods for R Developed in the Political Science Computational Laboratory. <https://github.com/atahk/pscl/>.
- Kowalczyk, R., Wójcik, J. M., Taberlet, P., Kamiński, T., Miquel, C., Valentini, A., Craine, J. M., & Coissac, E. (2019). Foraging plasticity allows a large herbivore to persist in a sheltering forest habitat: DNA metabarcoding diet analysis of the European bison. *Forest Ecology and Management*, 449, 117474. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117474>
- Kuiters, A. T., Bruinderink, G. W. T. A. G., & Lammertsma, D. R. (2005). Facilitative and competitive interactions between sympatric cattle, red deer and wild boar in Dutch woodland pastures. *Acta Theriologica*, 50(2), 241–252. <https://doi.org/10.1007/BF03194487>
- Kukielka, E., Barasona, J. A., Cowie, C. E., Drewe, J. A., Gortazar, C., Cotarelo, I., & Vicente, J. (2013). Spatial and temporal interactions between livestock and wildlife in South Central Spain assessed by camera traps. *Preventive Veterinary Medicine*, 112(3), 213–221. <https://doi.org/10.1016/j.prevetmed.2013.08.008>
- Linnell, J. D. C., & Zachos, F. E. (2011). Status and distribution patterns of European ungulates: Genetics, population history and conservation. In M. Apollonio, R. Andersen, & R. Putman (Eds.), *Ungulate Management in Europe: Problems and Practices* (pp. 12–53). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511974137.003>
- Mattiello, S., Redaelli, W., Carezzi, C., & Crimella, C. (2002). Effect of dairy cattle husbandry on behavioural patterns of red deer (*Cervus elaphus*) in the Italian Alps. *Applied Animal Behaviour Science*, 79(4), 299–310. [https://doi.org/10.1016/S0168-1591\(02\)00123-5](https://doi.org/10.1016/S0168-1591(02)00123-5)
- Mavrot, F., Hertzberg, H., & Torgerson, P. (2015). Effect of gastro-intestinal nematode infection on sheep performance: A systematic review and meta-analysis. *Parasites & Vectors*, 8(1), 557. <https://doi.org/10.1186/s13071-015-1164-z>
- McLoughlin, P. D., Gaillard, J.-M., Boyce, M. S., Bonenfant, C., Messier, F., Duncan, P., Delorme, D., Van Moorter, B., Saïd, S., & Klein, F. (2007). Lifetime Reproductive Success and Composition of the Home Range in a Large Herbivore. *Ecology*, 88(12), 3192–3201.
- Muff, S., Signer, J., & Fieberg, J. (2020). Accounting for individual-specific variation in habitat-selection studies: Efficient estimation of mixed-effects models using Bayesian or frequentist computation. *Journal of Animal Ecology*, 89(1), 80–92. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13087>

- Nakagawa, S., Johnson, P. C. D., & Schielzeth, H. (2017). The coefficient of determination R^2 and intra-class correlation coefficient from generalized linear mixed-effects models revisited and expanded. *Journal of The Royal Society Interface*, *14*(134), 20170213. <https://doi.org/10.1098/rsif.2017.0213>
- Nielsen, M. K., Kaplan, R. M., Thamsborg, S. M., Monrad, J., & Olsen, S. N. (2007). Climatic influences on development and survival of free-living stages of equine strongyles: Implications for worm control strategies and managing anthelmintic resistance. *The Veterinary Journal*, *174*(1), 23–32. <https://doi.org/10.1016/j.tvjl.2006.05.009>
- Pedersen, A. B., Jones, K. E., Nunn, C. L., & Altizer, S. (2007). Infectious diseases and extinction risk in wild mammals. *Conservation Biology: The Journal of the Society for Conservation Biology*, *21*(5), 1269–1279. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2007.00776.x>
- Picardi, S., Basille, M., Peters, W., Ponciano, J. M., Boitani, L., & Cagnacci, F. (2019). Movement responses of roe deer to hunting risk. *The Journal of Wildlife Management*, *83*(1), 43–51. <https://doi.org/10.1002/jwmg.21576>
- Piper, W. H. (2011). Making habitat selection more “familiar”: A review. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *65*(7), 1329–1351. <https://doi.org/10.1007/s00265-011-1195-1>
- Plard, F., Gaillard, J.-M., Bonenfant, C., Hewison, A. J. M., Delorme, D., Cargnelutti, B., Kjellander, P., Nilssen, E. B., & Coulson, T. (2013). Parturition date for a given female is highly repeatable within five roe deer populations. *Biology Letters*, *9*(1), 20120841. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2012.0841>
- Pozo, R. A., Cusack, J. J., Acebes, P., Malo, J. E., Traba, J., Iranzo, E. C., Morris-Trainor, Z., Minderman, J., Bunnefeld, N., Radic-Schilling, S., Moraga, C. A., Arriagada, R., & Corti, P. (2021). Reconciling livestock production and wild herbivore conservation: Challenges and opportunities. *Trends in Ecology & Evolution*, *36*(8), 750–761. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2021.05.002>
- R Core Team. (2020). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, www.R-project.org.
- Rebollo, S., Robles, L., & Gómez Sal, A. (1993). The influence of livestock management on land use competition between domestic and wild ungulates: Sheep and chamois *Rupicapra pyrenaica parva* Cabrera in the Cantabrian range. <https://doi.org/10.13039/501100014180>
- Rüttimann, S., Giacometti, M., & McElligott, A. G. (2008). Effect of domestic sheep on chamois activity, distribution and abundance on sub-alpine pastures. *European Journal of Wildlife Research*, *54*(1), 110–116. <https://doi.org/10.1007/s10344-007-0118-y>
- Van Soest, P. J. (1994). *Nutritional Ecology of the Ruminant*. Cornell University Press.
- Verheyden, H., Richomme, C., Sevilla, J., Merlet, J., Lourtet, B., Chaval, Y., & Hoste, H. (2020). Relationship between the excretion of eggs of parasitic helminths in roe deer and local livestock density. *Journal of Helminthology*, *94*. <https://doi.org/10.1017/S0022149X20000449>
- Winter, J., Rehbein, S., & Joachim, A. (2018). Transmission of Helminths between Species of Ruminants in Austria Appears More Likely to Occur than Generally Assumed. *Frontiers in Veterinary Science*, *5*, 30. <https://doi.org/10.3389/fvets.2018.00030>
- Wood, S., & Scheipl, F. (2020). *Gamm4: Generalized Additive Mixed Models using “mgcv” and “lme4”*. R package version 0.2-6. <https://CRAN.R-project.org/package=gamm4>