

# Table des Matières

A.1. Avant propos.....	3
A.2. Résumé .....	5
A.3. Summary .....	7
A.5. Remerciements .....	9
A.6. Liste des manuscrits .....	17
<b>CHAPITRE 1. INTRODUCTION GENERALE</b>	<b>19</b>
<b>A. Contexte et enjeux</b>	<b>21</b>
<b>B. Problématique et questions de recherche</b>	<b>23</b>
<b>C. Structure du document</b>	<b>26</b>
<b>D. Etat de l'art</b>	<b>28</b>
D.1. La démarche « patrons-processus » en écologie .....	28
D.2. Les questions d'échelles en écologie .....	30
La théorie de la hiérarchie .....	30
Des échelles et de leur identification .....	33
D.3. Le domaine vital : un patron spatial clé en écologie animale .....	33
Un sujet d'étude en soi.....	34
Les estimateurs déterministes et statistiques du domaine vital .....	35
Les estimateurs mécanistes.....	37
Vers une intégration des approches.....	39
D.4. Le concept de la sélection de l'habitat .....	40
Cadre théorique.....	40
Le concept d'habitat.....	42
La sélection de l'habitat : protocoles, procédures analytiques et limites .....	44
D.5. L'écologie du déplacement : un cadre conceptuel innovant .....	46
D.6. Revue des outils et protocoles applicables à l'écologie du déplacement.....	47
Echantillonner le déplacement.....	48
Evaluer l'état interne .....	50
Caractériser les facteurs externes .....	53
<b>CHAPITRE 2. MATERIEL ET METHODES</b>	<b>55</b>
<b>A. La zone d'étude</b>	<b>56</b>
A.1. Milieu physique.....	57
A.2. Végétation.....	57
A.3. Faune.....	58

<b>B. Le buffle africain</b>	<b>63</b>
B.1. Organisation sociale .....	65
B.2. Alimentation.....	66
B.3. Domaine vital .....	67
B.4. Reproduction.....	67
<b>C. Le dispositif experimental</b>	<b>68</b>
C.1. Tracking GPS.....	68
Matériel .....	68
Dispositif d'échantillonnage .....	69
C.2. Variables environnementales.....	73
C.3. Echantillonnages fécaux .....	74
<b>CHAPITRE 3. CONCEPTION D'UN NOUVEL ESTIMATEUR DU DOMAINE VITAL</b>	<b>77</b>
<b>A. Abstract</b>	<b>78</b>
<b>B. Introduction</b>	<b>78</b>
<b>C. Methods</b>	<b>80</b>
<b>D. Results</b>	<b>90</b>
<b>E. Discussion</b>	<b>92</b>
<b>F. Acknowledgments</b>	<b>95</b>
<b>CHAPITRE 4. ANALYSE COMPARATIVE QUANTATIVE D'ESTIMATEURS DU DOMAINE VITAL</b>	<b>97</b>
<b>A. Abstract</b>	<b>99</b>
<b>B. Introduction</b>	<b>99</b>
B.1. Criteria for selecting home range metrics.....	100
B.2. Statistical comparison of home range metrics.....	103
B.3. An AUC-based comparison of home range metrics .....	105
<b>C. Results</b>	<b>110</b>
<b>D. Discussion</b>	<b>113</b>
<b>E. Acknowledgements</b>	<b>116</b>

**CHAPITRE 5. DETERMINANTS ECOLOGIQUES DE L'UTILISATION DE L'ESPACE ET DU  
DEPLACEMENT 119**

**A. Abstract 120**

**B. Introduction 121**

**C. Material and Methods 122**

C.1. Study area ..... 122

C.2. Sampling design ..... 123

C.3. Herds movements and activity monitoring..... 124

C.4. Home range and space sharing computation ..... 125

C.5. Habitat selection analyses..... 126

C.6. Statistical analyses ..... 127

**D. Results 131**

D.1. Buffalo concentrations and herd size ..... 131

D.2. Large scale space use dynamics ..... 131

D.3. Small scale habitat preferences ..... 133

D.4. Space sharing and spatial fidelity..... 135

**E. Discussion 137**

**F. Acknowledgments 139**

**CHAPITRE 6. COMPORTEMENT SPATIAL ET BIORYTHMES 141**

**A. Introduction 143**

**B. Material and Methods 145**

B.1. Study area and buffalo population..... 145

B.2. Data recording..... 146

    Movement and sensor data ..... 146

    Environmental covariates ..... 147

B.3. Data analyses ..... 148

    Seasonal and sub-annual space use patterns..... 148

    Biorhythm analyses ..... 149

    Statistical analyses..... 150

**C. RESULTS 151**

C.1. Space use and selection patterns..... 151

    Herd 1 ..... 151

    Herd 2 ..... 152

Herd 3 .....	155
Herd 5 .....	156
Herd 7 .....	156
C.2. Biorhythms .....	157
Movement speed .....	157
Activity patterns .....	158
Diurnality index .....	159
Degree of functional coupling .....	159
<b>D. Discussion</b>	<b>160</b>
D.1. Space use and habitat selection patterns .....	161
D.2. Biorhythms.....	162
D.3. Conclusion and future directions.....	164
<b>E. Figures</b>	<b>165</b>
<b>CHAPITRE 7. STRESS, REGIME ALIMENTAIRE ET CHARGE PARASITAIRE</b>	<b>215</b>
<b>A. Abstract</b>	<b>217</b>
<b>B. Introduction</b>	<b>218</b>
<b>C. Material and Methods</b>	<b>221</b>
C.1. Study area and African buffalo population .....	221
C.2. Collection and processing of faeces .....	221
C.3. Faecal glucocorticoid assay .....	222
C.4. Diet quality analysis using NIRS.....	223
C.5. Coprological investigation for parasites.....	223
C.6. Statistical analysis.....	224
Indices of diet quality .....	224
Indices of parasitism.....	224
Description of variation between herds and seasons .....	224
Quantification of the variation between herds and seasons .....	225
Relationship between FC levels, parasitism and diet quality indices .....	225
<b>D. Results</b>	<b>227</b>
D.1. Faecal cortisol levels .....	227
D.2. Diet quality.....	229
D.3. Parasitological investigations.....	229
D.4. Influence of diet quality on faecal cortisol levels.....	232
D.5. Influence of parasite infection on faecal cortisol levels.....	234
<b>E. Discussion</b>	<b>235</b>



E.1. Glucocorticoid patterns.....	235
E.2. Faecal cortisol levels and parasitism .....	236
E.3. Faecal cortisol and diet quality.....	237
<b>F. Conclusions and future directions</b>	<b>239</b>
<b>G. Acknowledgments</b>	<b>240</b>
<b>CHAPITRE 8. SYNTHÈSE GÉNÉRALE</b>	<b>243</b>
<b>A. Résumé des principaux résultats</b>	<b>243</b>
Développements méthodologiques .....	243
Ecologie du buffle de savane Ouest-africain .....	244
<b>B. Limites de l'étude</b>	<b>247</b>
Echantillonnage .....	247
Sélection de l'habitat : les limites d'une approche dynamique.....	248
Suivis fécaux .....	249
<b>C. Ecologie du déplacement du buffle au PRW</b>	<b>250</b>
Patrons et processus de déplacement .....	250
Ressources alimentaires et état interne.....	252
Compétition intra-spécifique.....	254
<b>D. Implications pour la conservation et la gestion du buffle de savane Ouest-Africain</b>	<b>255</b>
<b>E. Perspectives</b>	<b>257</b>
Identification de patrons de déplacement récurrents .....	258
Du comportement de déplacement au budget d'activité .....	258
<b>CHAPITRE 9. BIBLIOGRAPHIE</b>	<b>261</b>



## A.6. Liste des manuscrits

### Manuscrit 1

Chapitre 3

Page 77

Benhamou S, **Cornélis D** (2010) Incorporating movement behavior and barriers to improve biological relevance of Kernel home range space use estimates. *Journal of Wildlife Management* 74:1353–1360

### Manuscrit 2

Chapitre 4

Page 97

Cumming GS, **Cornélis D** (submitted) Quantitative comparison and selection of home range metrics for telemetry data. *Diversity and Distributions*

### Manuscrit 3

Chapitre 5

Page 119

**Cornélis, D.**, S. Benhamou, G. Janeau, N. Morellet, M. Ouedraogo, and M.-N. de Visscher. (in press). Spatiotemporal dynamics of forage and water resources shape space use of West African savanna buffalo. *Journal of mammalogy* 92(6).

### Manuscrit 4

Chapitre 6

Page 141

**Cornélis, D.** et al. (in prep) Space use patterns and biorhythms of West African savanna buffalo: a dynamic approach

### Manuscrit 5

Chapitre 7

Page 215

**Cornélis, D.**, V. Grosbois, A. Belem, C. Milocco, S. Lapeyre, D. Bastianelli, O. Chastel, M. N. de Visscher, and S. Morand. (to resubmit). Seasonal stress patterns in African buffalo (*Syncerus caffer*): effects of diet quality and parasite infection on faecal cortisol levels. *Biological Journal of the Linnean Society*.



## Chapitre 1. Introduction générale





## A. Contexte et enjeux

Concilier la préservation de la biodiversité et la nécessité du développement économique est un enjeu d'actualité majeur en Afrique sub-saharienne. Au cours des dernières décennies, cette région du globe a connu une croissance démographique sans précédent. L'extension des zones agricoles et de l'élevage, le déboisement et les modifications du climat ont très largement contribué – et contribuent de plus en plus – à la contraction et à la fragmentation des espaces naturels. A telle enseigne qu'aujourd'hui, la grande faune sauvage se trouve le plus souvent confinée à l'intérieur d'aires dites « protégées » (parcs nationaux, réserves et zones de chasse), dont la plupart ne le sont de fait que sur le papier (Joppa et al. 2008). De surcroît, les conflits armés, la circulation d'armes de chasse et de guerre modernes, le marché de l'ivoire et des viandes de brousse ont également contribué à entamer les populations de grande faune. Entre 1970 et 2005, il est estimé que l'effectif global des grands mammifères africains au sein des aires protégées a chuté d'environ 60% à l'échelle continentale, et qu'il s'est effondré d'environ 85% en Afrique de l'Ouest (Craigie et al. 2010). En particulier, les savanes soudano-sahéliennes d'Afrique occidentale témoignent aujourd'hui d'un taux d'extinction des grands mammifères parmi les plus élevés à l'échelle du continent (Brashares et al. 2001).

Le Parc Régional du W (PRW) et les aires protégées attenantes qui forment le complexe WAP (W, Arli, Pendjari) constituent l'un des derniers écosystèmes naturels de savane en Afrique de l'Ouest. Ce vaste complexe transfrontalier (30.000 km<sup>2</sup>) à cheval sur trois pays (Bénin, Burkina Faso, Niger) abrite une population d'ongulés sauvages encore bien représentée, laquelle dispose d'une liberté de déplacement à grande échelle. A ce titre, le PRW est aujourd'hui inscrit au patrimoine mondial de l'humanité par l'Unesco, qui en a fait la première Réserve de Biosphère transfrontalière au monde. En 2002, une stratégie commune de gestion de ce complexe écologique et de sa périphérie a été mise en place par les trois pays, avec un soutien significatif de l'Union Européenne. A différents niveaux d'interventions, un ensemble de solutions (institutionnelles, techniques, ...) visant conjointement un développement plus harmonieux des zones rurales périphériques et la conservation de la biodiversité a été promu. A l'échelle du Parc W, la valorisation économique des écosystèmes par le développement de l'écotourisme est une option qui a fait consensus entre la plupart des acteurs, et de nombreux investissements publics et privés ont été consentis depuis pour la promotion de ce secteur d'activité. En dépit de ces efforts,

le maintien de l'intégrité du PRW et des aires protégées périphériques reste un défi de taille pour les gestionnaires nationaux.

Dans ce contexte où les frontières de la vie sauvage reculent chaque jour davantage, comprendre les processus écologiques qui régissent les exigences et le comportement de la grande faune sauvage est une nécessité d'importance croissante. Il s'agit de fait d'un prérequis indispensable à la mise en place, sur des espaces de plus en plus réduits et contraints, de politiques de conservation de la biodiversité efficaces et efficientes. C'est également par une bonne compréhension de ces processus qu'émergeront des solutions permettant d'atténuer les conflits entre l'homme et la faune (déprédation des cultures, prédation sur le bétail, ou encore transmission de pathogènes). Toutefois, l'écologie de la faune des savanes d'Afrique de l'Ouest demeure à ce jour largement méconnue en comparaison de celle de la faune sauvage d'Afrique australe et orientale. Les mesures de gestion appliquées en Afrique de l'Ouest sont donc extrapolées de connaissances acquises dans un contexte écologique différent. Ainsi par exemple, la grande majorité des études portant sur l'écologie du buffle africain ont été menées sur le buffle du Cap (*Syncerus caffer caffer*), une sous-espèce de grande taille évoluant en troupeaux importants. L'écologie du buffle de savane ouest-africain (*Syncerus caffer brachyceros*) demeure en revanche méconnue, et l'essentiel de ce que l'on en sait est issu de publications pionnières ou de recensements aériens sporadiques (Boy 1958; East 1998; Stark 1986).

Le statut de protection dont bénéficie le PRW et sa localisation le long d'un gradient latitudinal important (une centaine de km) confèrent au PRW des atouts de choix pour étudier les traits comportementaux des grands ongulés sauvages en Afrique de l'Ouest, parmi lesquels le buffle. De fait, bien que localisé en marge de son aire de distribution géographique, le buffle compte au PRW parmi les ongulés les mieux représentés en termes d'effectif (environ 3000 têtes) et de biomasse (Hibert et al. 2004 ). Cette espèce figure en outre parmi les plus emblématiques de la zone et son attrait touristique (vision et chasse) constitue une source de devises importante pour le PRW et les aires protégées périphériques.



## **B. Problématique et questions de recherche**

La question centrale de cette thèse porte sur les déterminants écologiques de l'utilisation de l'espace et du déplacement du buffle de savane ouest-africain. Ces informations sont de fait révélatrices de la façon dont cette espèce interagit avec son environnement et de ses exigences en termes d'habitat.

Le déplacement des grands herbivores relève d'interactions complexes entre de nombreux facteurs qui lui sont à la fois externes et intrinsèques (Illius & Gordon 1993). La satisfaction des besoins alimentaires est vitale, et fortement conditionnée par le type, la densité, et l'agencement spatial des ressources (biotiques et abiotiques). En conditions naturelles, les herbivores choisissent les habitats qu'ils occupent de façon à maximiser leur gain énergétique net et optimiser ainsi leurs chances de survie et de reproduction (Krebs & McCleery 1984; Owen-Smith & Novellie 1982). Le risque de prédation est également une force sélective importante, conditionnant potentiellement les stratégies de déplacement (Creel et al. 2005; Ripple & Beschta 2004). Ces stratégies peuvent également dépendre d'interactions sociales (e.g. compétition, ...) intra et interspécifiques. Les facteurs intrinsèques reflètent quant à eux les besoins physiologiques de l'animal, lesquels sont notamment fonction de sa taille corporelle, de son métabolisme ou encore de sa capacité de perception de l'environnement (Illius & Gordon 1993). Le niveau de satisfaction de ses besoins conditionne pour une part importante l'état interne de l'animal et sa motivation à se déplacer. L'étude du déplacement animal se trouve donc au croisement de plusieurs champs disciplinaires en écologie. L'approche analytique que nous avons développée dans notre étude s'inspire du paradigme émergent de l'écologie du déplacement (Nathan 2008), dont le cadre conceptuel nous a paru le plus intégratif, et sur lequel nous reviendrons plus en détail dans la section suivante (Etat de l'art).

Notre étude porte sur les déterminants écologiques qui sous-tendent le déplacement et la distribution d'utilisation de l'espace par des troupeaux reproducteurs au sein de leur domaine vital. Pour ce faire, nous avons eu recours à des méthodes d'observation indirectes : colliers GPS, capteurs d'activité et suivis fécaux.

Les patrons de distribution spatiale et de déplacement des ongulés sauvages sont fortement dépendants de l'hétérogénéité spatiale et temporelle des ressources biotiques et abiotiques (Bailey et al. 1996; Fryxell et al. 2004). Dans les écosystèmes de savanes africaines, les ressources en eau et en fourrage sont sujettes à une forte variabilité

saisonnaire et peuvent être spatialement ségréguées à certaines périodes de l'année. Dans ces conditions, les grands ongulés sont généralement contraints à faire des compromis entre la nécessité de s'alimenter et celle de s'abreuver (Redfern 2003). Cette observation vaut notamment au buffle, qui est contraint de s'abreuver tous les 24-48 heures (Prins 1996). Dans les zones semi-arides d'Afrique de l'Ouest, les herbacées pérennes constituent une ressource-clé pour les herbivores. L'énergie stockée dans leur système racinaire autorise une période de végétation active plus longue que les herbacées annuelles, et leur valeur fourragère est globalement meilleure que ces dernières (Bremner & De Ridder 1991; Poilecot 1999; Stark 1986). Dans notre zone d'étude, localisée en limite Nord de l'aire de distribution du buffle, les habitats riches en herbacées pérennes sont localisés dans des secteurs éloignés des points d'eau permanents. Nous nous attendons par conséquent à ce que les buffles présentent des patrons spatiaux fortement contraints par un accès à l'eau de surface limité en fin de saison sèche, et à ce qu'ils se déplacent aux premières pluies à destination de secteurs du PRW caractérisés par des habitats riches en herbacées pérennes et une production primaire plus élevée. Enfin, sachant qu'il a par ailleurs été suggéré que les troupeaux de buffle présentent des domaines vitaux peu recouvrants (Prins 1996; Sinclair 1977), nous nous attendons à observer une ségrégation spatiale entre troupeaux voisins.

Au PRW, l'accès au pâturage par le buffle est également conditionné par la dynamique spatiotemporelle des feux de brousse et – pour quelques troupeaux – par le régime de crue du fleuve Niger. En début de saison sèche, la couverture végétale est fortement modifiée par les feux de brousse allumés par les agents du Parc Régional PRW à des fins d'aménagement. L'objectif de cette pratique est d'ouvrir le milieu, d'améliorer la visibilité de la faune par les touristes, et d'induire une repousse temporaire des ligneux et des herbacées pérennes (Archibald & Bond 2004; Hibert 2007). Il a été montré qu'environ 70% de la superficie totale du PRW brûlent ainsi chaque année (Grégoire & Simonetti 2008). Par ailleurs, les abords du fleuve Niger et ses bras morts sont localement couverts de pâturages subaquatiques très attractifs, mais dont l'accès est conditionné par le régime de crue. Nous nous attendons donc à ce que la dynamique des feux de brousse et du fleuve Niger impactent la distribution spatiale et le déplacement du buffle au PRW.

Les indices et métriques dérivés de données de déplacement et d'activité constituent une source d'information potentiellement très utile pour décrypter les relations entre la faune et son habitat (Owen-Smith & Cain 2007; Owen-Smith et al. 2010). Ainsi par exemple en Afrique Australe, une augmentation de 50% du taux de déplacement du grand koudou

(*Tragelaphus strepticrosus*) a été observée entre la saison des pluies et la saison sèche (Owen-Smith 1979). Une tendance analogue a été mise en évidence chez le blesbok (*Damaliscus dorcas*) dans les pâturages brûlés (Novellie 1978). L'analyse des données d'activité ouvre pour sa part des perspectives intéressantes d'investigation des rythmes biologiques. Il a par exemple été montré qu'en l'absence de contraintes, la structure temporelle des fonctions comportementales et physiologiques des êtres vivants est fortement synchronisée avec les cycles circadiens (Aschoff 1969; Scheibe et al. 1999b). La désynchronisation des rythmes a été proposée comme un indicateur du stress, et plusieurs métriques ont été proposées (Berger et al. 2003; Scheibe et al. 1999b). Dans notre étude, nous nous attendons donc à ce que les troupeaux suivis présentent des taux de déplacement et d'activité journaliers plus importants durant la saison sèche en raison de la raréfaction des ressources en eau et en fourrage. Nous nous attendons également à ce que ces contraintes alimentaires induisent en saison sèche une diminution de la synchronisation des rythmes d'activité avec le cycle circadien. Nous nous attendons enfin à ce que les troupeaux confrontés localement à un dérangement diurne d'origine anthropique basculent leur rythme d'activité journalier en mode nocturne.

Le matériel biologique contenu dans les fèces permet l'investigation indirecte et non invasive de nombreux traits écologiques, physiologiques et comportementaux. Les fèces constituent notamment une source d'information très utile pour évaluer le niveau de stress des individus. En réponse à des stimuli négatifs, les êtres vivants libèrent des hormones de stress (glucocorticoïdes). La plupart des études suggèrent que ces hormones jouent un rôle clé dans la régulation de l'énergie. Il a ainsi été montré que les taux de glucocorticoïdes augmentent en situation de surcharge allostatique, c'est-à-dire lorsque les dépenses énergétiques de l'organisme ne sont pas compensées par l'énergie ingérée ou mobilisable (Landys et al 2006; McEwen et Wingfield 2003). Les parasites sont également des facteurs de stress importants. Les infections multi-parasitaires peuvent affecter les performances de l'hôte, sa reproduction et sa survie (Bordes et Morand, 2009). Comme nous le verrons au chapitre 5, deux stratégies contrastées de déplacement ont pu être mises en évidence à échelle annuelle : « résidente » et « migratrice ». Nous nous sommes donc demandé dans quelle mesure les variations du stress de ces troupeaux sont imputables aux variations de la qualité du régime alimentaire et de la charge parasitaire gastro-intestinale. Pour répondre à cette question, nous avons sélectionné deux troupeaux présentant chacun l'une de ces deux stratégies et sur lesquels nous avons suivi les variations du statut physiologique, nutritionnel et parasitaire durant un cycle annuel complet. Nous nous attendons à l'expression d'un pic

de stress en fin de saison sèche chez les deux troupeaux. Nous nous attendons également à ce que le troupeau effectuant une migration saisonnière au début des pluies présente en fin de saison sèche un régime alimentaire de moindre qualité que le troupeau non migrateur, et exprime des niveaux de stress plus élevés.

## C. Structure du document

Le chapitre 2 porte sur les matériels et méthodes mis en œuvre lors de la phase expérimentale. Nous y présentons successivement la zone d'étude, le buffle africain, et le dispositif expérimental déployé.

Les chapitres 3 et 4 constituent la partie la plus conceptuelle de notre étude. Les questions biologiques posées dans cette thèse recouvrent une question sous-jacente à laquelle nous avons tenté de répondre, qui est de savoir comment exploiter au mieux l'information générée par la technologie GPS pour caractériser les patrons spatiaux des individus suivis. Le chapitre 3 est une contribution au développement d'un nouvel estimateur du domaine vital. Cet estimateur (movement based kernel ou MBK) consiste en une amélioration de la méthode classique du noyau (i.e. location based kernel). Il tire parti de l'autocorrélation présente entre les localisations successives d'un même individu (e.g. données GPS) et permet en outre d'estimer avec plus de justesse la distribution d'utilisation d'un animal dont les déplacements sont affectés par des contraintes physiques ou comportementales. Nous développons ensuite au chapitre 4 une approche quantitative permettant la comparaison de différents estimateurs du domaine vital. Nous y comparons la performance de 4 estimateurs du domaine vital (parmi lesquels le MBK) au moyen de la statistique AUC (« *Area under the curve* »). Les MBK constituent un outil générique applicable à l'étude de nombreuses espèces. Nous en illustrons l'usage dans les chapitres 5 et 6.

Les chapitres 5 à 7 portent spécifiquement sur l'écologie du buffle de savane ouest africain. Dans le chapitre 5, nous analysons les patrons saisonniers de déplacement et d'utilisation de l'espace de 7 troupeaux en réponse à des facteurs environnementaux (eau et végétation) exprimés à grande échelle, et évaluons dans quelle mesure ces patrons sont contraints par des facteurs sociaux intra-spécifiques (i.e. évitement comportemental entre troupeaux). Ce chapitre est focalisé sur la transition entre la saison sèche et la saison des pluies, laquelle était supposée stimuler les modifications les plus notables d'utilisation de

l'espace. Le chapitre 6 aborde en première partie des questions analogues sur un échantillon de 5 troupeaux dont les déplacements ont pu être suivis durant au moins 10 mois (jusqu'à 20 mois pour certains). En plus des facteurs environnementaux considérés au chapitre 5, nous y explorons dans quelle mesure les feux d'aménagement et le niveau du fleuve Niger affectent l'utilisation de l'espace. En seconde partie du chapitre 6, nous étudions les patrons d'activité (sub-saisonniers et journaliers) et l'état interne de ces 5 troupeaux au travers d'indices biorythmiques dérivés des données de localisation GPS et des capteurs d'activité embarqués. Au chapitre 7, nous explorons au travers d'analyses fécales les variations saisonnières du niveau de stress de deux troupeaux présentant des stratégies contrastées d'utilisation de l'espace (migrateur ou non) et dans quelle mesure ces variations sont imputables aux variations de la qualité du régime alimentaire et de la charge parasitaire gastro-intestinale.

Nous dressons enfin au chapitre 8 un bilan des principaux résultats et en discutons la cohérence.

## D. Etat de l'art

Cette section présente le cadre théorique dans lequel cette thèse s'inscrit. Nous y développons plusieurs concepts clés en écologie animale, parmi lesquels la démarche patron-processus, les questions d'échelle, le domaine vital, la sélection de l'habitat et le nouveau paradigme de l'écologie du déplacement.

### D.1. La démarche « patrons-processus » en écologie

Un trait commun à tous les champs disciplinaires de l'écologie scientifique (sinon de la science en général) est l'analyse des relations entre des phénomènes observés et les mécanismes qui leur donnent naissance. Cette démarche en écologie porte le nom d'analyse « *patrons-processus* ».

Le concept de patron en écologie se réfère à des observations qui présentent une structure, en ce sens où leur distribution spatiale et/ou temporelle est différente d'une distribution statistique aléatoire (Schröder & Seppelt 2006). En d'autres termes, un patron est une caractéristique clairement identifiable dans la structure même de la nature ou dans des données extraites de la nature (Grimm et al. 1996). Ainsi par exemple dans la dimension spatiale, un patron caractérise à un moment donné la distribution non purement aléatoire d'individus, d'espèces, de ressources, ou encore de fonctions écologiques. Dans la dimension temporelle, un patron est l'expression d'un phénomène qui montre une tendance ou que l'on peut observer de façon répétée : évolution d'effectifs animaux ou végétaux, de paramètres physiques (températures, concentrations,...), etc.

Le concept de patron est fortement dépendant de l'échelle d'observation, c'est-à-dire des dimensions spatiale et temporelle auxquelles le phénomène est observé (Peterson & Parker 1998). Notre perception de la structure spatiale et/ou temporelle d'un phénomène est directement dépendante de l'étendue spatiale et/ou de la durée de son observation, mais également du « grain » de l'observation, en d'autres termes de la taille des unités échantillonnées (résolution spatiale et/ou pas de temps) (Levin 1992; Wiens 1989). Ainsi par exemple, une forêt observée sur une faible étendue peut paraître très homogène, mais apparaît structurée en mosaïque dès lors qu'on l'observe à plus grande échelle (Fortin & Dale 2005). En analyse des séries temporelles, la mise en évidence de tendances ou de cycles est également fortement dépendante de l'échelle d'observation, et le récent débat sur le changement climatique en est une belle illustration. Un patron caractérise donc un

phénomène dans une fenêtre d'observation spatiale et/ou temporelle, et contient sous une forme « codée » des informations sur l'organisation interne de celui-ci, c'est-à-dire sur les processus ayant donné lieu à son émergence (Grimm et al., 2005).

Les processus écologiques peuvent être définis comme les mécanismes au travers desquels différents objets d'un écosystème interagissent. Ces processus interviennent à tous les niveaux d'organisation concernés (de la biosphère aux individus). C'est au travers d'interactions complexes, exercées à différentes échelles spatiotemporelles, que des processus tant biotiques qu'abiotiques génèrent les patrons spatiaux et temporels que nous observons. D'un côté, les processus dépendent des patrons et de l'autre, ils génèrent des patrons. Ainsi par exemple, les animaux réagissent à certains patrons environnementaux (des gradients de densité d'une ressource, par exemple) et génèrent eux-mêmes des patrons (des phénomènes d'agrégation, par exemple).

Un processus est dit « *endogène* » (ou intrinsèque) lorsqu'il constitue une propriété inhérente au phénomène écologique étudié (par exemple, dans le cas du déplacement animal : la capacité de locomotion ou de dissémination, la compétition inter et intra-spécifique, ...) ou « *exogène* » (ou extrinsèque) lorsqu'il est indépendant du phénomène étudié (dans notre cas la prédation, le climat, le feu, ...). Comprendre les systèmes complexes requiert donc d'identifier quels processus opèrent aux différentes échelles spatiotemporelles et niveaux d'organisation, et comment ces processus interagissent entre eux (Bolliger et al. 2005; Fortin & Dale 2005). Ceci implique également d'identifier avec pertinence les échelles spatiales et temporelles auxquelles ces processus interviennent.

En pratique, l'étude des relations entre patrons et processus écologiques peut être abordée en entrée par le patron, ou par le processus (Bolker 2008). En première approche, ces relations sont généralement abordées par le patron, car les processus ne sont pas directement accessibles. Identifier des patrons et en investiguer la structure permet à l'écologie de décoder des processus, ou de formuler des hypothèses à leur propos. Cette démarche est par essence inductive et fait appel à des modèles *phénoménologiques* (Schröder & Seppelt 2006). Elle consiste à décrire et quantifier des patrons dans le but d'en dégager des concepts, des principes ou des règles applicables. Aborder les relations *patron-processus* par les processus relève d'une approche déductive et consiste à tester des hypothèses sur ces processus au moyen de fonctions et de distributions théoriques. Cette démarche explicative fait appel à des modèles mécanistiques et à la simulation

informatique, et consiste à identifier les combinaisons de processus qui reproduisent le mieux les patrons observés dans la nature.

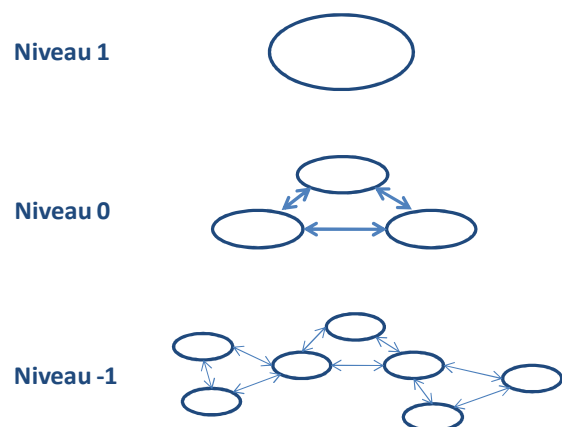
## D.2. Les questions d'échelles en écologie

Les questions d'échelle ont été abordées de longue date par les disciplines scientifiques traitant de systèmes physiques (géographie, astronomie, géomorphologie, climatologie, etc.). Elles font l'objet d'une littérature abondante en écologie depuis une trentaine d'années car elles définissent un cadre d'analyse et de compréhension des systèmes écologiques (Allen & Starr 1982; Levin 1992; Peterson & Parker 1998; Rietkerk et al. 2002; Wiens 1989). Ces questions sont également centrales en écologie car la plupart des questions et enjeux actuels requièrent des prédictions à des dimensions spatiales et/ou temporelles supérieures à celles auxquelles les dispositifs expérimentaux sont généralement astreints.

### La théorie de la hiérarchie

La théorie de la hiérarchie appliquée à l'écologie fournit un cadre permettant de structurer la connaissance des systèmes complexes, et plus particulièrement de traiter des ensembles de phénomènes se déroulant à plusieurs échelles spatiotemporelles. Elle occupe notamment une place prépondérante en écologie du paysage. Cette théorie considère que les processus écologiques sont organisés en niveaux hiérarchiquement emboîtés (Figure 1), avec à chaque niveau des composants et des propriétés spatiotemporelles particulières (Allen & Starr 1982; O'Neill 1986).

**Figure 1.** Représentation schématique d'un système hiérarchique. Le niveau 0 représente la composante du système analysé. Ce niveau hiérarchique comprend des composants d'un niveau inférieur (niveau -1), et fait lui-même partie d'un composant de niveau supérieur (niveau 1). Un même niveau hiérarchique peut lui-même comprendre plusieurs sous-systèmes.





Ainsi, à un niveau donné, les interactions à l'intérieur des sous-systèmes et entre les sous-systèmes génèrent les comportements et propriétés qui émergent au niveau supérieur. Réciproquement, les hauts niveaux dans la hiérarchie imposent des contraintes qui influencent la dynamique des niveaux inférieurs. Cette théorie prédit notamment que les niveaux hiérarchiques se distinguent entre eux par des phénomènes et processus qui agissent à des pas de temps différents, avec pour conséquence que des processus ayant des vitesses de fonctionnement très différentes interagissent peu. Dans notre schéma, les niveaux inférieurs au niveau -1 produisent des changements trop petits et/ou trop rapides pour affecter directement les processus au niveau 0. De même, les niveaux supérieurs au niveau 1 sont présumés trop grands et/ou trop lents pour influencer sur la mesure et la compréhension du niveau 0. Les niveaux immédiatement au-dessus et en dessous du niveau analysé définissent les contours d'une *enveloppe de contraintes* (biotiques et/ou abiotiques) autour du phénomène analysé (O'Neill et al. 1989). Un niveau hiérarchique est assimilable à un *domaine d'échelle* (Wiens 1989), c'est-à-dire une portion du spectre des échelles au sein duquel les relations pattern-processus traduisent des relations de cause à effet directes.

Dans cette approche, un système fait partie intégrante de la hiérarchie communément reconnue en écologie pour caractériser l'organisation du vivant (Figure 2). Cette théorie prédit donc que les organismes vivants évoluent dans un environnement structuré hiérarchiquement. En particulier, les animaux perçoivent cette structure et y réagissent à différentes échelles spatiotemporelles, et chaque aspect de leur biologie (comportement alimentaire, dispersion, orientation, dynamique de population, ...) se rapporte à un niveau de hiérarchie spécifique (Nams 2005).

Bien que cette théorie soit intuitivement attrayante et fixe un cadre d'analyse, son application demeure ardue. En effet, pour identifier les contours d'une enveloppe de contrainte, il importe d'identifier les niveaux hiérarchiques (i.e. les échelles) du phénomène étudié et les paramètres importants qui l'impactent par le haut et par le bas. Décortiquer le système requiert donc d'échantillonner et/ou d'expérimenter simultanément à différentes échelles (Rietkerk et al. 2002; Turner et al. 1989). Enfin, la plupart des concepts et modèles en écologie sont développés pour un niveau d'organisation spécifique et par des champs disciplinaires distincts, et sont généralement non transposables aux niveaux inférieurs et supérieurs (Figure 2).

Niveaux d'organisation		Disciplines	Processus
Biosphère	ÉCOLOGIE	Ecologie globale, synécologie	Flux d'énergie, cycles biogéochimiques, ... Evolution, succession, ...
Ecosystème		Ecologie du paysage, des communautés	Prédation, parasitisme, compétition, mutualisme, fragmentation...
Peuplement		Ecologie des populations, écophysiologie	Spéciation, adaptation, extinction, régulation démographique, dispersion, sélection, déplacement, cognition, ontogénèse, reproduction, sénescence...
Population		Biologie du comportement Eco-éthologie, écologie comportementale,...	
Organismes			
Organe Tissu, cellule, molécule, ...			Histologie, biologie cellulaire, biologie moléculaire, ...

**Figure 2 : Principaux niveaux de hiérarchie employés en écologie et biologie. Processus et disciplines associés.**

## **Des échelles et de leur identification**

Placer l'analyse des relations pattern-processus dans le cadre de la théorie de la hiérarchie permet d'intégrer la dimension multi-scalaire du système étudié, et de mettre l'accent sur les relations fonctionnelles entre différentes échelles d'analyse. Ces échelles sont toutefois dépendantes de nos capacités d'observation et de notre propre perception hiérarchique du système. Les dispositifs d'investigation (i.e. des cadrats au sol, des pixels sur une image, ou encore une suite temporelle de localisations GPS) délimitent des échelles d'observation, et les patrons que nous identifions ne traduisent pas forcément les échelles intrinsèques du phénomène étudié (Peterson & Parker 1998; Rietkerk et al. 2002). Qu'une échelle d'analyse nous apparaisse pertinente ne permet toutefois pas d'affirmer qu'elle le soit du point de vue de la plante ou de l'animal étudié (Dungan et al. 2002; Wiens 1989).

Les concepts d'échelle et de patrons sont inéluctablement liés (Hutchinson 1953). La description d'un patron est la description d'une variation et la quantification de cette variation nécessite la détermination d'échelles. Identifier des patrons revient donc à identifier des échelles (Levin 1992). En écologie du paysage, l'identification d'échelles caractéristiques ou de niveaux hiérarchiques revient à isoler des patches (ou agrégats), c'est-à-dire des éléments du paysage constituant chacun une unité écologique fonctionnelle. Comprendre comment les animaux perçoivent et réagissent à la structure de leur environnement procède d'une démarche analogue. On s'attend en effet à ce qu'un individu évoluant au sein d'un environnement donné adapte son comportement (et donc notamment son déplacement) lorsqu'il passe d'un domaine d'échelle à un autre. Dans la mesure où la complexité de l'environnement peut être appréhendée en se basant sur la théorie des systèmes hiérarchiques, il semble pertinent d'aborder l'étude des déplacements de la même manière. Les patrons de déplacement d'un individu constituent une voie d'entrée pour identifier des domaines d'échelles biologiquement pertinents pour l'espèce à laquelle il appartient, et décrypter les processus qui les génèrent, ou tout du moins formuler des hypothèses (Johnson et al. 2002).

### **D.3. Le domaine vital : un patron spatial clé en écologie animale**

Les mammifères, comme la grande majorité des vertébrés supérieurs, ne se déplacent pas de manière erratique dans l'environnement, mais restreignent leurs déplacements à des sites dont les dimensions sont bien inférieures à celles permises par leurs capacités de locomotion, et qu'ils exploitent le plus souvent durablement. C'est sur la

base de ce constat que le concept de domaine vital a été initialement formalisé par Burt (1943) comme « l'aire parcourue par un individu au cours de ses activités normales d'approvisionnement, de reproduction et de soins parentaux ». Le domaine vital est donc la résultante spatiale des comportements de déplacement qu'un individu (ou un groupe social) exprime à différentes échelles spatiotemporelles pour survivre et se reproduire, en d'autres termes pour maximiser sa valeur sélective.

Le domaine vital est un concept central en écologie car il matérialise un lien entre le déplacement d'un animal et les ressources nécessaires à sa survie et à sa reproduction. Ce trait du comportement animal a des conséquences importantes sur de nombreux processus écologiques, tels que la distribution, l'abondance et la régulation des populations animales (Gautestad & Mysterud 2005; Wang & Grimm 2007), la structure des communautés (Fagan et al. 2007), ou encore la diffusion de pathogènes (Kenkre et al. 2007). Ce concept est largement employé en sélection de l'habitat (Aebischer et al. 1993; Johnson 1980; Thomas & Taylor 2006a), pour estimer des capacités de charge ou la viabilité de populations animales (Akçakaya 2000; Loveridge et al. 2009; Woodroffe & Ginsberg 2000). Plus fondamentalement, si le domaine vital fait encore couler autant d'encre dans le milieu de l'écologie scientifique actuellement, c'est en raison du rôle clé qu'il joue dans la compréhension des processus écologiques et des mécanismes comportementaux qui structurent les populations animales (Fagan et al. 2007; Van Moorter et al. 2009).

### **Un sujet d'étude en soi**

En raison des difficultés méthodologiques et techniques inhérentes à sa définition et à sa conceptualisation, le domaine vital constitue un sujet d'étude en soi. En effet, bien que la définition de Burt formalise utilement le concept du domaine vital, elle ne spécifie pas comment il convient d'en estimer les contours. En outre, cette définition s'en tient à la simple représentation d'une surface, mais ignore les variations d'intensité de l'utilisation de l'espace à l'intérieur du domaine vital (Benhamou 1998; Kie et al. 2010; Powell 2000; Van Winkle 1975). De surcroît, dans la pratique, la caractérisation exhaustive du trajet parcouru par l'individu est le plus souvent impossible, et seul un échantillon de localisations permet le plus souvent d'estimer un domaine vital. Cette estimation s'est donc heurtée dès ses débuts à des problèmes d'échantillonnage et aux biais et contraintes de la théorie statistique classique, notamment, car l'acquisition d'un nombre suffisant de localisations constituait le plus souvent une contrainte forte. De ce fait, les estimateurs statistiques du domaine vital

ont initialement été conçus pour quantifier des patrons spatiaux générés par des processus de points, et pouvaient présupposer une indépendance statistique des localisations (Diggle 1983). La corrélation sérielle des données de localisation a donc longtemps été considérée comme un obstacle à l'estimation de domaines vitaux, en raison du non respect des hypothèses de base des tests statistiques standards (Swihart & Slade 1985b). Il a été montré depuis que la corrélation sérielle des localisations ne constitue pas une contrainte à l'estimation du domaine vital, mais constitue au contraire une source d'information. La contrainte principale est d'obtenir un échantillon représentatif de localisations, c'est à dire sur une durée permettant à l'animal de parcourir l'ensemble de son domaine vital, quel que soit le degré de corrélation sérielle (Benhamou & Cornélis 2010; Fieberg 2007; Laver & Kelly 2008; Otis & White 1999) : cf. Chapitre 3).

### **Les estimateurs déterministes et statistiques du domaine vital**

Une méthode purement empirique parmi les plus employées pour estimer la taille (ou représenter les contours) d'un domaine vital consiste à délimiter le plus petit polygone convexe (MCP) autour des données de localisations. Cet estimateur déterministe a été largement employé jusque récemment (Laver & Kelly 2008) pour les besoins d'études s'intéressant à la taille des domaines vitaux en relation notamment avec le régime alimentaire, le sexe, ou les composantes de l'habitat. Il est toutefois fortement dépendant du nombre de localisations employées, du patron spatial de l'habitat sous-jacent, et de différentes options de manipulation des données aberrantes ou d'évènements rares (par exemple les déplacements occasionnels exploratoires). Il conduit le plus souvent à une surestimation de la taille du domaine vital (Burgman & Fox 2003; Seaman et al. 1999; Swihart & Slade 1997). Il ignore enfin la structure interne du domaine vital, c'est-à-dire la distribution spatiale de l'activité de l'animal au sein du domaine vital.

La prise en compte de la distribution spatiale de l'activité de l'animal au sein du domaine vital (Van Winkle 1975) a constitué une avancée majeure car elle associe à tout point de l'espace le pourcentage du temps d'activité et éventuellement le type de comportement manifesté. La distribution d'utilisation (UD) reflète la distribution de l'occupation temporelle de l'espace, elle même supposée refléter la distribution des ressources nécessaires à l'animal, et les stratégies d'utilisation de l'espace par l'animal au sein de son domaine vital. Bien que le degré d'optimalité des mécanismes comportementaux par lesquels un mammifère exploite les ressources de son domaine vital reste encore peu

connu, la théorie de l'approvisionnement optimal permet de postuler que l'animal configure son domaine vital de manière à optimiser l'accès aux ressources qui lui sont nécessaires (Benhamou 1998; Mitchell & Powell 2007; Powell 2000).

Une manière empirique et intuitive de représenter la distribution spatiale d'une activité est la méthode des cadrats (angl. : *grid cell counts*). Elle consiste à apposer une grille à mailles carrées sur l'aire occupée par l'animal, et à sommer le nombre de localisations observées au sein de chaque cellule. Cette approche génère un histogramme à deux dimensions qui synthétise la distribution spatiale de l'activité. Il est ensuite possible de représenter cette distribution sous la forme d'isoplèthes (contours joignant les cellules jointives apparentant à la même classe). Cette méthode est toutefois fortement sensible à la taille de l'échantillon de localisations disponibles, et à la taille du maillage employé : un maillage trop grand produit des estimations grossières et tend à surestimer la surface du domaine vital tandis qu'un maillage trop petit le sous-estime (White & Garrot 1990).

Pour pallier ces problèmes, des méthodes de lissage basées sur des estimateurs statistiques du domaine vital ont été proposées, et la méthode du noyau (angl. : *kernel*) est aujourd'hui parmi les plus employées. Cette méthode consiste à superposer à chaque localisation une fonction de densité de probabilité, appelée fonction de noyau, le plus souvent une fonction de densité de probabilité normale bivariée circulaire (i.e. en forme de cloche). Ces fonctions de densité sont sommées, et le patron spatial en trois dimensions qui en résulte fournit ainsi une estimation de la distribution de l'utilisation de l'espace par l'animal. Un inconvénient notoire de cette méthode est que le patron spatial généré est néanmoins fortement dépendant du facteur de lissage appliqué (i.e. de l'écart-type de la fonction de noyau) (Fieberg 2007; Seaman & Powell 1996). De fait, un lissage trop important peut conduire à des estimations qui cachent les structures fines de la distribution d'utilisation; trop petit, il tend à engendrer des artefacts en surestimant la densité de probabilité de présence à l'emplacement des localisations enregistrées et en la sous-estimant ailleurs. A ce jour, aucune méthode de détermination a priori du facteur de lissage ne fait consensus (en dehors de quelques cas théoriques non réalistes pour une utilisation *in natura*), et les méthodes ad-hoc telles que la validation croisée au sens des moindres carrés (Stone 1984) sont fortement sensibles à la taille de l'échantillon, et peu adaptées aux jeux de données volumineux contemporains (Hemson et al. 2005; Kie et al. 2010). Le choix du facteur de lissage est donc le plus souvent laissé à l'appréciation de l'utilisateur, ce qui entrave fortement les comparaisons entre études.

Notons qu'un estimateur alternatif appelé « Locoh » a été développé récemment (Getz & Wilmers 2004). Cet estimateur effectue un lissage basé sur les distances aux plus proches voisins plutôt que sur la densité des localisations, et de ce fait, combine d'une certaine manière la fonction de noyau et la technique des MCP imbriqués. En comparaison des méthodes précitées, la méthode Locoh et ses variantes présentent l'avantage d'estimer proprement la distribution d'utilisation au voisinage des éventuelles frontières physiques (i.e. cours d'eau) ou sociales (i.e. territoire) du domaine vital. Il n'en demeure pas moins qu'elle requiert également la détermination subjective d'un paramètre susceptible d'impacter fortement le contour du domaine vital et la distribution de probabilité.

Les estimateurs statistiques du domaine vital synthétisent utilement des données de télémétrie. Par essence descriptifs, ils sont toutefois assortis d'une valeur prédictive limitée. L'identification des covariables déterminant les patrons d'utilisation est le plus souvent effectuée par des analyses corrélatives (i.e. sélection de l'habitat – voir plus loin) potentiellement très informatives. Cependant, les domaines vitaux demeurent en pratique le plus souvent estimés sur des étendues temporelles élevées, tels que l'année, ou la saison. Les approches corrélatives sont donc ainsi limitées aux échelles d'analyses les plus grossières (Kie et al. 2010; Moorcroft et al. 1999). De surcroît, l'investigation du domaine vital à des échelles temporelles infra-annuelles repose le plus souvent sur une segmentation arbitraire et anthropocentrique des données de localisations. Ainsi par exemple, dans de nombreuses études, le découpage d'un domaine vital annuel en saisons est classiquement effectué sur une base calendaire. L'investigation des processus opérant à des échelles spatiotemporelles infra-annuelles est un enjeu important des recherches actuelles sur le domaine vital. Nous reviendrons sur ces questions au chapitre 6, dans lequel nous développons une nouvelle approche des relations faune-habitat basée sur le concept de stationnarité.

### **Les estimateurs mécanistes.**

Bien que les estimateurs statistiques du domaine vital synthétisent utilement des données de télémétrie, leur valeur théorique ou prédictive demeure toutefois limitée. En conséquence, la détermination des facteurs contribuant à l'émergence des patrons d'utilisation est le plus souvent restreinte aux échelles d'analyses les plus grossières (Kie et al. 2010; Moorcroft et al. 1999).

Une alternative à l'approche statistique du domaine vital est le développement de modèles mécanistes, qui considèrent explicitement le domaine vital comme la résultante de

décisions de déplacement prises par l'individu en réponse à une variété de facteurs environnementaux et sociaux (Moorcroft & Lewis 2006; Smouse et al. 2010). Ces modèles sont dits « mécanistes » en ce sens que le patron d'utilisation de l'espace est formalisé par l'expression mathématique de règles de déplacement. Ces modèles de déplacement sont formalisés par des systèmes d'équations différentielles partielles. Ils requièrent la mise en œuvre d'outils mathématiques complexes, mais offrent un cadre prometteur pour la compréhension des mécanismes comportementaux donnant lieu à l'émergence du domaine vital, et au développement d'une théorie prédictive (Moorcroft & Lewis 2006).

La plupart des modèles mécanistes sont basés sur l'analyse mathématique de marches aléatoires. Cette dernière expression recouvre le fait que les règles de déplacement (exprimées sous la forme de distributions de probabilités de paramètres tels que la vitesse, l'orientation et la fréquence de rotation) sont des variables aléatoires. Au sens strict, la marche aléatoire de base, dont le prototype est représenté par le mouvement Brownien, est un processus de type diffusif ne menant pas à l'émergence de patrons spatiaux stationnaires (i.e. stables). Différents modèles dérivés ont donc été proposés pour tenter de mimer l'émergence d'un domaine vital stationnaire. Ainsi, les marches aléatoires corrélées intègrent une corrélation temporaire de la direction des pas, qui induit un biais directionnel local (Bovet & Benhamou 1988). Ce modèle demeure toutefois diffusif et ne mène pas à l'émergence d'un domaine vital. Dans la marche aléatoire biaisée, la direction du déplacement est constamment biaisée par un attracteur vers un point fixe (Benhamou 2006; Turchin 1998). Ici, selon que l'attracteur est localisé à grande distance du point d'origine de l'animal ou à proximité, ce modèle donne respectivement lieu à des déplacements directionnels permettant de simuler des migrations animales, ou à l'émergence de patrons spatiaux stationnaires tel que ceux du domaine vital. Les patrons spatiaux (circulaires et mono-nucléés) générés par ce type de modèle et ses dérivés (dits modèles d'attraction à un point focal) reflètent toutefois peu les patrons spatiaux réels animaux.

Partant du constat que de nombreux animaux ont la capacité de se remémorer les sites visités et qu'ils tendent à les revisiter périodiquement, plusieurs auteurs ont incorporé des effets de mémoire aux modèles de marche aléatoires (Don & Rennolls 1983; Gautestad & Mysterud 2006; Van Moorter et al. 2009; Wolf et al. 2009). Des approches prometteuses intègrent également des modèles mécanistes du domaine vital dans le cadre théorique de l'approvisionnement optimal. Mitchell & Powell (2004) proposent un modèle mécaniste du domaine vital permettant de tester le degré d'optimalité de l'utilisation de ressources



distribuées de manière hétérogène. Leurs résultats suggèrent notamment qu'un domaine vital peut émerger du choix des zones (angl. : patches) alimentaires qui engendrent le plus de gains, déduction faite des coûts de locomotion nécessaires à leur accession. Les mêmes auteurs ont testé avec succès sur les domaines vitaux (probabilistes) d'une centaine d'ourses noires (*Ursus americanus*) les prédictions de modèles (mécanistes) qui optimisent l'utilisation des ressources par des stratégies de maximisation des gains et de minimisation de la superficie du domaine (Mitchell & Powell 2007). Bien que prometteurs, ces modèles s'appliquent toutefois à des espèces se déplaçant autour d'un terrier (central place foragers).

L'approche mécaniste du domaine vital est un champ disciplinaire en plein développement. Bien qu'ils permettent en toute rigueur scientifique de tester des jeux d'hypothèses, les modèles actuels traduisent encore avec difficulté la grande diversité des processus desquels émergent les patrons spatiaux animaux. De fait, notre connaissance des bénéfices à court ou à long terme qui stimulent les différents modes de déplacement d'un animal demeure encore très fragmentaire (Holyoak et al. 2008). Dans une perspective heuristique, l'utilisation théorique de l'approche mécaniste est toutefois très prometteuse car elle permet d'étudier le type de pattern qu'un processus (ou une combinaison de processus) est susceptible d'engendrer, et offre à terme les perspectives les plus sérieuses de relier le déplacement individuel à la dynamique des populations (Morales et al. 2010).

### **Vers une intégration des approches**

S'appuyant sur des corpus théoriques différents, les deux approches (statistique et mécaniste) ont évolué durant plusieurs décennies de manière cloisonnée. La première estime les patrons spatiaux sans faire d'hypothèse a priori sur les processus sous-jacents qui les génèrent, et qui ne seront éventuellement identifiés qu'a posteriori par une analyse fine des patrons générés. La seconde modélise des processus et tente d'en faire émerger des patrons réalistes. La finalité ultime des deux approches est similaire, mais chacune tente de « démêler la pelote » par le bout opposé.

Le développement constant de la technologie GPS (miniaturisation, autonomie des batteries, etc.) permet de recueillir des données de localisation à intervalles de plus en plus courts. Il en résulte une diminution croissante de l'incertitude sur le trajet réellement parcouru par l'animal entre deux localisations. Ce constat a ouvert la voie à la conception

d'estimateurs du domaine vital intégrant simultanément l'approche probabiliste et mécaniste.

Un estimateur s'appuyant sur les ponts browniens a été proposé par Horne et al (2007). Il s'agit d'un modèle de déplacement basé sur les propriétés d'une marche aléatoire conditionnelle, et qui permet de distribuer entre deux localisations successives l'incertitude sur le trajet réellement parcouru. A mi-parcours entre deux localisations, la hauteur du « pont » est minimale et sa largeur maximale, formalisant de la sorte le fait que l'incertitude sur la position réelle de l'animal est maximale à cet endroit (Horne et al. 2007).

Dans le même esprit, nous avons développé un estimateur (movement based kernel) qui exploite explicitement l'information de déplacement de l'animal et permettant l'application de facteurs de lissage très petits, sans donner lieu aux artéfacts de la méthode du noyau classique. La différence fondamentale entre les deux approches est que notre méthode applique la fonction de noyau sur les temps d'activité entre localisations successives, avec des paramètres issus de l'approche mécanistique de l'analyse des déplacements, plutôt que sur la densité des localisations considérées comme indépendantes les unes des autres. Cet estimateur est en outre apte à gérer les effets de frontières. Un développement complet de cette méthode est présenté en chapitre 3

#### **D.4. Le concept de la sélection de l'habitat**

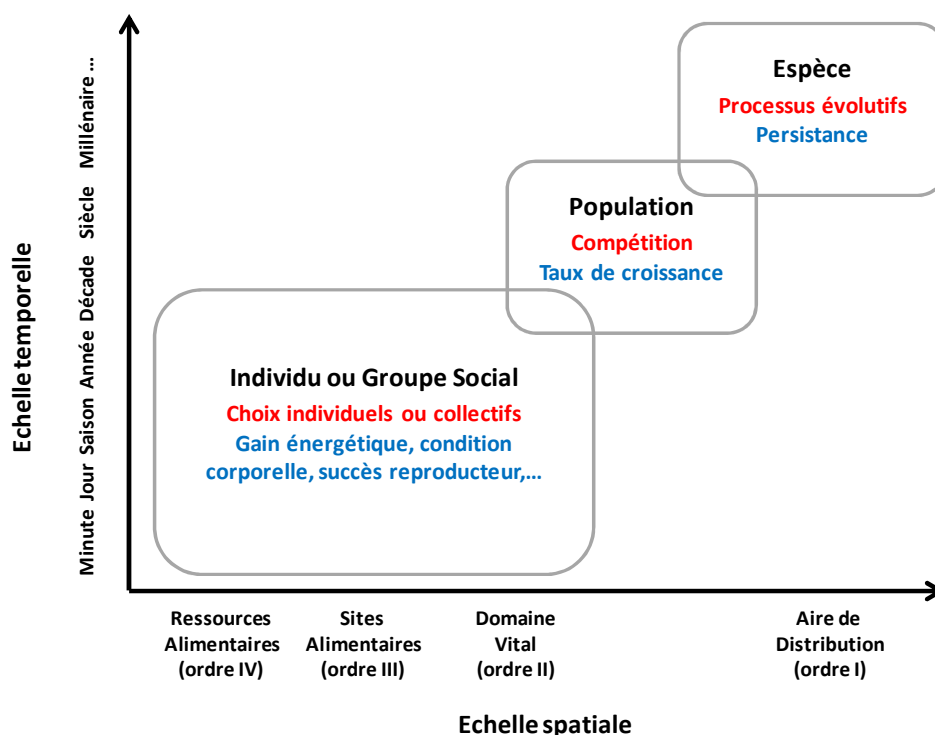
La sélection de l'habitat peut se définir comme le processus par lequel un individu choisit quels composants de l'habitat utiliser, et par extension comme l'un des processus qui déterminent la distribution géographique des populations et espèces animales (Johnson 1980). La sélection de l'habitat relève d'un processus hiérarchique, qui implique différents niveaux d'organisation (de l'espèce à l'individu), et qui intervient à différentes échelles spatiales et temporelles (Morrison et al. 2006). Derrière ce concept se cache une théorie volumineuse et non encore unifiée, dont nous tentons d'expliquer brièvement les concepts dans les lignes qui suivent.

##### **Cadre théorique**

Dans un esprit d'unification, un cadre de référence basé sur le concept d'échelle de sélection a été proposé par Johnson (1980). Cette échelle de sélection distingue quatre niveaux de sélection emboîtés : (i) la sélection de l'aire de répartition géographique par l'espèce (1<sup>er</sup> ordre), (ii) la sélection du domaine vital au sein de cette aire de répartition (2<sup>nd</sup> ordre), (iii) la sélection des sites alimentaires au sein de son domaine vital (3<sup>e</sup> ordre), et enfin

(iv) la sélection des ressources alimentaires (4<sup>e</sup> ordre). Ces échelles de sélection sont intimement liées, dans la mesure où les patrons de distribution à large échelle résultent eux-mêmes de l'agrégation de processus comportementaux à petite échelle (Figure 3).

Les patrons de sélection de l'habitat résultent donc d'interactions complexes, à la fois hiérarchiques, multi-échelles et multifactorielles (impliquant des facteurs biotiques, abiotiques et sociaux). Au-delà de ce cadre descriptif, aucune théorie prédictive ne fait consensus à ce jour. Une hypothèse avancée par Rettie & Messier (2000) propose l'existence d'une relation directe entre les facteurs limitant la sélection de l'habitat et les échelles de sélection. Ces auteurs suggèrent ainsi que le facteur le plus limitant (dans leur cas, la prédation) contraint les patrons de sélection aux plus grandes échelles. En deçà d'un seuil d'échelle donné, la contrainte imposée par le facteur le plus limitant s'éteint et un autre facteur limitant prend le relai. Cet emboîtement hiérarchique de facteurs limitants se poursuit ainsi jusqu'aux échelles les plus fines.



**Figure 3. Relations entre échelles spatiale et temporelle en sélection de l'habitat**

Les enveloppes (grisé) correspondent aux principaux niveaux d'organisation concernés. En rouge les principaux processus impliqués et en bleu les principales métriques de performance. Inspiré et adapté de Martin (2009); Mayor et al. (2009), et Gaillard et al. (2010).

L'hypothèse de Rettie & Messier (2000) n'est pas dénuée de sens et concorde par exemple avec celle de Bailey (1996), selon laquelle les facteurs abiotiques (eau, pente, ...) déterminent les patrons de distribution à grande échelle, et agissent comme une contrainte sous laquelle opèrent des facteurs biotiques (quantité et qualité du fourrage, par exemple). Dans la même logique, il est un fait admis que la fragmentation des habitats naturels par l'homme génère à large échelle une discontinuité croissante de la distribution (métapopulations) de nombreuses espèces (Hayward 2009).

Bien que séduisante, cette théorie demeure néanmoins controversée. Les résultats de certaines études empiriques (Dussault et al. 2005; Martin 2009) concordent avec l'hypothèse de Rettie et Messier, tandis que d'autres études (Gustine et al. 2006; Morin et al. 2005) aboutissent à des résultats opposés. Dans une revue récente, Gaillard & al. (2010) suggèrent à juste titre que la hiérarchisation des facteurs limitants est fortement dépendante de leur distribution spatiale. Par exemple, dans le cas de figure d'un risque de prédation élevé distribué spatialement de manière homogène à large échelle, on peut s'attendre à ce que ce facteur ait peu d'impact sur les patrons spatiaux des proies. On peut de même s'attendre à ce qu'un facteur limitant distribué de manière très hétérogène soit davantage prépondérant aux petites échelles qu'aux grandes (Hebblewhite & Merrill 2009). Gaillard & al. (2010) suggèrent enfin que l'évitement des facteurs les plus limitants aux grandes échelles est peu réaliste dans les situations de forte stochasticité environnementale et suggèrent que le champ de validité de la théorie de Rettie & Messier se limite aux écosystèmes présentant des contrastes saisonniers importants et prévisibles.

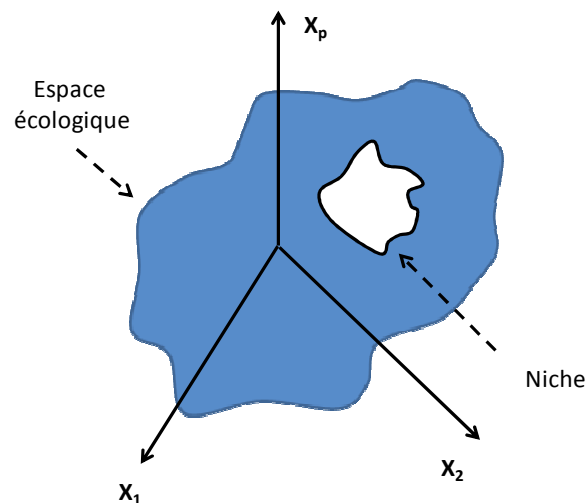
### **Le concept d'habitat**

Bien que fondamental en écologie animale, le concept d'habitat revêt plusieurs facettes et doit être interprété en fonction du contexte dans lequel il est employé. Dans sa forme élémentaire ou « structurelle », l'habitat est un concept spatial qui se réfère aux caractéristiques (biotiques ou abiotiques) de l'espace occupé par un individu (une population, ou une espèce), sans considération aucune quant à l'utilisation qui en est faite (Gaillard et al. 2010; Morrison et al. 2006).

Une définition plus fonctionnelle de l'habitat est issue de la théorie de la niche écologique développée par Hutchinson (1957). Dans ce contexte, l'habitat se définit comme l'ensemble des ressources (nourriture, couvert) et des conditions environnementales (abiotiques et biotiques) qui déterminent la présence, la survie et la reproduction d'un taxon (Caughley & Gunn 1996). Cette définition de l'habitat est donc intrinsèquement liée au concept de performance et inclut implicitement dans l'habitat des facteurs tels que la compétition, le parasitisme, ou encore la prédation.

Ce concept multifactoriel de niche écologique a été formalisé mathématiquement par Hutchinson comme étant la portion d'un espace multivarié (i.e. de l'hypervolume) dans lequel un taxon donné peut persister (Figure 4). La théorie de la niche distingue la niche « fondamentale », qui correspond à la portion de l'espace écologique qu'occuperait l'espèce en l'absence de compétiteurs, et la niche « réalisée », qui correspond à la portion de l'espace écologique effectivement occupée par l'espèce en présence de compétiteurs.

En pratique, les conditions d'observation d'une niche fondamentale sont rarement réunies dans les écosystèmes naturels du fait de l'existence d'interactions de compétition intra et/ou interspécifiques. En conséquence, l'occurrence ou l'abondance d'une espèce dans un habitat donné n'est pas nécessairement un bon indicateur de la qualité de cet habitat (Van Horne 1983). En outre, la plupart des dispositifs expérimentaux traitant de la sélection de l'habitat sont mis en œuvre à des échelles de temps courtes permettant difficilement de mettre en relation un patron de sélection observé et son bénéfice en termes de survie ou de succès reproducteur (Gaillard et al. 2010). Faute de mieux, il est le plus souvent assumé que les animaux sélectionnent les composants de l'habitat qui leur fournissent les meilleures conditions de survie et de reproduction. De ce fait, la distribution d'abondance (d'une population) ou d'utilisation (d'un individu) demeurent des indicateurs largement utilisés pour évaluer la qualité d'un habitat (Thomas & Taylor 2006b).



**Figure 4. Représentation schématique de la niche écologique.**

Les axes ( $X_1$ ,  $X_2$ , ...  $X_P$ ) représentent les variables qui caractérisent l'habitat (i.e. l'espace écologique). Le bleu représente les contours de l'hypervolume disponible (à l'espèce, à la population, ou à l'individu selon le contexte). Le blanc représente la portion de l'espace écologique utilisée, c'est à dire sa niche écologique.

## **La sélection de l'habitat : protocoles, procédures analytiques et limites**

Quantifier la sélection de l'habitat consiste à calculer la disproportion entre la disponibilité d'un (ou plusieurs) composant(s) de l'habitat et l'utilisation qui en est faite. Un composant de l'habitat est sélectionné dès lors que la proportion utilisée par l'animal est supérieure à la proportion disponible. A l'inverse, on parle d'évitement (Johnson 1980; Manly et al. 2002; Thomas & Taylor 2006b).

En pratique, la sélection de l'habitat est le plus souvent investiguée au moyen de données de géolocalisation d'individus, lesquelles sont mises en regard de covariables environnementales spatialisées (i.e. l'habitat au sens « structurel » du terme). S'inspirant du cadre de référence de Johnson (1980), Thomas et Taylor (1990; 2006b) ont classé les types de données généralement utilisés en différents types de protocoles, ou « *study designs* » :

- les protocoles de type I concernent les études menées à l'échelle populationnelle (i.e., 1<sup>er</sup> ordre de sélection), sur des individus géolocalisés mais non identifiés individuellement. Ces protocoles font généralement appel à des échantillonnages systématiques (transects, cadrats, ...). L'utilisation et la disponibilité de l'habitat est échantillonnée à l'échelle de la population. L'intensité d'utilisation est mesurée par un indice de densité des animaux, ou de tout indicateur indirect de présence (fèces, traces...).
- les protocoles de type II correspondent également à une approche populationnelle de la sélection de l'habitat. La disponibilité des habitats est en effet mesurée à l'échelle de la population. En revanche, les animaux sont identifiés individuellement et géolocalisés (e.g. tracking GPS), et l'utilisation est mesurée pour chacun. Les protocoles de type II visent par exemple à mettre en évidence les caractéristiques de l'habitat qui déterminent l'emplacement des domaines vitaux des animaux au sein d'une aire de distribution géographique donnée (i.e. 2<sup>nd</sup> ordre de sélection).
- les protocoles de type III correspondent à une approche individuelle de la sélection de l'habitat. Les animaux sont identifiés et géolocalisés, mais cette fois l'utilisation et la disponibilité des habitats sont mesurées pour chaque animal. Ce type d'étude vise généralement à mettre en évidence la sélection des sites alimentaires au sein du domaine vital de chaque animal (i.e. 3<sup>ème</sup> ordre de sélection).
- Les protocoles de type IV (Erickson et al. 2001) sont analogues aux protocoles de type III, à la différence près que le disponible est évalué pour chaque relocalisation de l'animal. L'utilisation et la disponibilité sont donc jumelées en chaque relocalisation.

De nombreuses procédures analytiques ont été mises au point pour analyser la sélection de l'habitat. Parmi celles-ci l'analyse compositionnelle développée par Aebischer et

al. (1993) fait figure de référence, et nous la détaillons quelque peu car nous l'avons employée pour caractériser les patrons de sélection dans notre étude. L'analyse compositionnelle permet de déterminer si la distribution des choix effectués par plusieurs animaux est significativement différente ou non d'une distribution "neutre", i.e. calculée sous l'hypothèse nulle de non-préférence. Elle peut être considérée comme l'équivalent d'un  $\chi^2$  d'homogénéité et d'adéquation à une distribution de référence (généralement uniforme mais pas nécessairement) pour variables continues. En d'autres termes, l'analyse compositionnelle teste globalement, pour des variables aléatoires continues dont la somme individu par individu est fixée d'avance (en général à 1), si la distribution pour chaque individu est conforme à la distribution de référence. Notons que l'analyse compositionnelle ne permet pas d'analyser simultanément plusieurs variables environnementales, et n'est pas adaptée à l'analyse de variables d'habitat quantitatives. Comme nous le verrons par la suite, les hypothèses biologiques principales de notre étude portaient sur certaines catégories d'une carte d'habitat. Nos hypothèses ont donc été testées par analyse compositionnelle.

Les approches multivariées de la sélection comprennent deux familles principales. La première famille propose une série de méthodes basées sur le concept de niche (Calenge & Basille 2008; Hirzel et al. 2002). Ces méthodes sont basées sur une comparaison de l'hypervolume utilisé par un individu (caractérisé par des relocalisations) avec l'hypervolume qui lui est disponible (Figure 4). Une limite importante de ces méthodes tient au fait que les patrons de sélection ne sont pas statistiquement testables. La seconde famille, basée sur méthodes de modélisation statistique (régressions multiples) permet de tester l'utilisation disproportionnée de composants structurels de l'habitat. Les fonctions de sélection de ressources figurent parmi les méthodes les plus employées dans cette famille (Boyce & McDonald 1999; Manly et al. 2002).

Quelle que soit l'approche analytique employée, notons qu'une des contraintes majeures des études de sélection de l'habitat est la taille critique de l'échantillon statistique. De fait, dans ce type d'étude, l'unité expérimentale est l'animal, et non la relocalisation (Aebischer et al. 1993; Thomas & Taylor 2006b). En l'occurrence, la mise en évidence d'une utilisation disproportionnée significative, même lorsqu'on recourt à des méthodes spécialement adaptées aux petits échantillons (e.g. tests de permutations, qui sont les plus puissants) nécessite le suivi d'au moins 6 individus (pour peu qu'ils se comportent de manière cohérentes ; et beaucoup plus sinon). Comme nous le verrons par la suite de ce document, c'est une contrainte à laquelle nous avons dû faire face dans cette étude en raison d'un taux de perte de colliers GPS relativement important.

A ce jour, la plupart des études traitant de sélection de l'habitat tirent parti de la technologie GPS, et correspondent à une approche individuelle. Dans ces protocoles,

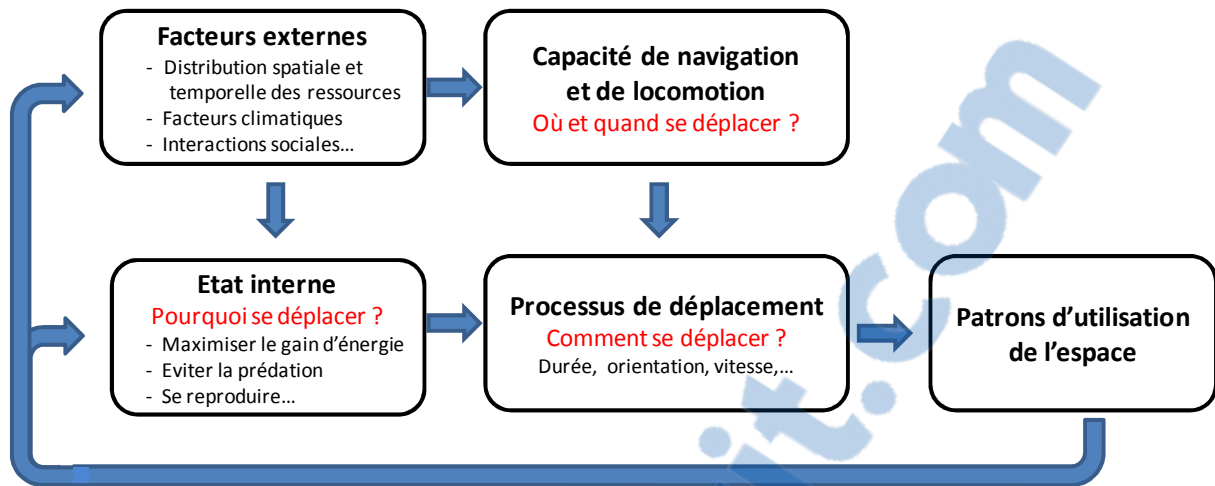
l'utilisation des composants de l'habitat peut être calculée directement au moyen des relocalisations GPS (présence-absence) ou par le biais d'estimateurs de la distribution d'utilisation au sein du domaine vital (Millspaugh et al. 2006). A défaut de pouvoir interroger l'animal sur sa propre perception, circonscrire les contours de l'habitat disponible est plus problématique et demeure subjectif. Ainsi par exemple, s'agissant des protocoles de type III évoqués ci-dessus, l'espace disponible est le plus souvent délimité par l'enveloppe du domaine vital. Comme nous l'avons vu dans la section précédente, la surface disponible (et donc la proportion de chaque habitat) peut varier considérablement selon l'estimateur du domaine vital et les paramétrages utilisés. L'utilisation d'une fonction de noyau de déplacement et la prise en compte d'éventuelles barrières ont permis de grandement limiter ces artéfacts dans le cadre de notre étude (cf. chapitre 3, 5 et 6).

## **D.5. L'écologie du déplacement : un cadre conceptuel innovant**

Comprendre et prédire les processus qui sous-tendent la distribution spatiale et les déplacements des animaux est une question au centre des préoccupations de nombreuses disciplines en écologie. Distribution spatiale et déplacements sont en effet des signatures fortes de la façon dont un individu interagit avec son environnement, et leur étude constitue une voie d'entrée originale pour déchiffrer les processus comportementaux sous-jacents (Nathan 2008; Owen-Smith et al. 2010; Schick et al. 2008).

En dépit de l'importance du déplacement en écologie animale, la plupart des études qui s'y rapportent (ou qui y font appel) sont longtemps demeurées cloisonnées dans des champs disciplinaires spécifiques (Holyoak et al. 2008). Partant de constat, un nouveau paradigme scientifique plaçant le déplacement comme le thème central a été récemment proposé (Nathan 2008; Nathan et al. 2008). Ce concept unificateur vise à promouvoir le développement d'une théorie intégrative du déplacement dans le but de mieux en comprendre les causes, les mécanismes, les patrons et les conséquences. Le déplacement y est présenté comme la résultante d'interactions dynamiques entre trois principaux composants : (i) l'état interne de l'organisme, (ii) sa capacité de locomotion et de navigation, et (iii) les facteurs externes auxquels il est confronté.





**Figure 5 : Schéma conceptuel de l'écologie du déplacement, inspiré de celui de Nathan & al (2008) et adapté au contexte de notre étude.**

L'état interne définit la motivation intrinsèque de l'individu à se déplacer. Il se réfère à son état physiologique, lequel motive l'individu à poursuivre un ou plusieurs objectifs. Ces objectifs reflètent à la fois des facteurs proximaux (e.g. s'alimenter) et ultimes (valeur sélective). Ce composant soulève la question suivante : « pourquoi se déplacer » ? La capacité de navigation se réfère à l'aptitude de l'organisme étudié à détecter, traiter et utiliser de l'information pour se déplacer. En milieu naturel, les ressources-clés d'un organisme sont le plus souvent distribuées de manière hétérogène dans l'espace et dans le temps. Dans ce contexte, il est crucial pour l'organisme de disposer des capacités cognitives lui permettant d'exploiter de tirer le meilleur parti de la dynamique spatiotemporelle de son environnement. Ce composant soulève la question suivante : « quand et où se déplacer » ? La navigation peut s'appuyer sur l'exploitation d'indices directs ou indirects, sur la mémoire d'expériences antérieures, voir même sur une « mémoire » génétiquement codée. Les facteurs externes représentent les facteurs environnementaux (biotiques et abiotiques) et sociaux qui conditionnent directement l'état interne de l'individu, et indirectement ses décisions de déplacement. Les interactions dynamiques entre les trois composants principaux de ce nouveau cadre conceptuel déterminent comment l'organisme optimise ses décisions de déplacement, et façonnent les patrons d'utilisation de l'espace.

## D.6. Revue des outils et protocoles applicables à l'écologie du déplacement.

Appliquer le cadre conceptuel de l'écologie du déplacement à un système écologique donné nécessite de caractériser à la fois le déplacement de l'animal étudié et les facteurs qui le déterminent, à savoir l'état interne et les facteurs externes. En conditions naturelles, et de

surcroit pour des espèces au comportement élusif et potentiellement très mobiles, les méthodes d'observation directe sont rarement applicables. Le recours à des méthodes d'observation indirectes est donc indispensable. Nous les passons brièvement en revue dans cette section.

### **Echantillonner le déplacement**

Le suivi d'animaux à distance a connu ses premières avancées au début des années 1960 (Cochran & Lord Jr 1963) au moyen du système de radiolocalisation VHF. Ce système est composé d'une balise radio-émettrice qui engendre une série discrète de trains d'onde à très haute fréquence et à intervalle régulier. Chaque animal étudié est équipé d'une balise dont la fréquence d'émission est spécifique, de sorte qu'il puisse être identifié et suivi de manière univoque. La position de l'animal est estimée par triangulation au moyen de station(s) de réception composée(s) d'une antenne directionnelle et d'un récepteur. La distance de transmission du signal est fonction de nombreux paramètres (puissance de l'émetteur, obstruction du milieu, ...), et varie de quelques centaines de mètres à plusieurs dizaines de kilomètres. Bien que surpassé par des technologies de géolocalisation plus récentes et précises, ce système demeure un composant de base de la plupart des systèmes télémétriques embarqués sur animaux sauvages en raison de sa fiabilité et de son faible coût d'investissement en matériel. Enfin, le système VHF demeure à ce jour incontournable sur les espèces les plus petites en raison de son poids (jusque 0.2g, [www.biotrack.co.uk](http://www.biotrack.co.uk)) et de sa consommation énergétique modérée.

Le système Argos est un système de localisation et de collecte de données par satellite mis en service en 1978 par le CNES (Centre National d'Etudes Spatiales, France), la NASA (National Aeronautics and Space Administration, USA) et la NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration, USA). Les balises Argos émettent automatiquement des signaux à destination de satellites en orbite terrestre basse (800 à 870 km, orbite polaire), lesquels les relayent vers des stations terrestres. La position des balises est calculée par la mesure de l'effet Doppler sur les signaux transmis avec une précision de l'ordre de 150 mètres au niveau de la mer. Ce système conçu initialement pour des applications maritimes perd de sa fiabilité lorsque l'altitude du déplacement n'est pas connue. L'effet Doppler correspond au changement de fréquence d'une onde acoustique ou d'une onde électromagnétique perçue lorsqu'un émetteur et un récepteur sont en mouvement l'un par rapport à l'autre. A ce jour, les plus petites balises pèsent approximativement 5g

([www.cls.fr](http://www.cls.fr); [www.argos-system.org](http://www.argos-system.org)). Notons que le système Argos ne permet pas de géolocaliser un animal à tout moment et à pas de temps constant. En effet, la couverture des satellites ne permet pas la transmission de signaux en continu.

Le système GPS (Global Positioning System) est une technologie de localisation par satellite mise au point par le Département de la Défense des Etats-Unis dans les années 70, et appliquée depuis le début des années 90 (Rodgers & Anson 1994) au suivi de la faune. Le système GPS utilise une constellation de 24 satellites actifs placés en orbite haute (env. 20.000 km) et qui transmettent en continu des signaux vers la terre. Le concept est basé sur le calcul du temps (« pseudorange ») nécessaire au signal pour atteindre un récepteur GPS au sol. La réception des pseudorange d'au moins 4 satellites est nécessaire au calcul d'une géolocalisation en 3 dimensions, mais la détection de 3 satellites par le récepteur est suffisante pour le calcul d'une géolocalisation dans le seul plan horizontal. La technologie GPS permet d'obtenir une géolocalisation 24h/24h sur toute la surface du globe, pour autant que l'obstruction à la transmission du signal demeure limitée. Ainsi, par exemple, cette technologie demeure à ce jour extrêmement limitée en forêt tropicale humide dense. Les GPS standards sont assortis d'une précision (i.e. justesse et fidélité) de localisation d'environ 20 à 30 mètres et une mise à jour potentielle de la position chaque seconde (Lejeune & Rondeux 2007; Tomkiewicz et al. 2010). Les récepteurs GPS sont passifs, en ce sens qu'ils ne sont pas capable de transmettre d'information. La transmission des localisations acquises doit donc être assurée par un système tiers. Plusieurs options de transmission des données GPS sont possibles, parmi lesquelles (i) le téléchargement des données par un opérateur au sol via un radio-modem UHF, ou (ii) une transmission automatique des données vers un serveur par le système Argos, par un réseau de téléphonie cellulaire local (GSM) ou encore par voie satellitaire (Inmarsat, Globalstar ou Iridium).

La durée de vie de tout système télémétrique est essentiellement dépendante de la quantité d'énergie embarquée, laquelle est généralement contrainte par une limite de poids imposée par le gabarit de l'espèce étudiée. Ainsi, il est généralement recommandé que le poids total du système (batterie, électronique, harnais) ne dépasse pas 2% du poids de l'animal pour un mammifère terrestre, ce afin de ne pas modifier son comportement et entraîner un surcoût de dépenses énergétiques (Bridger & Booth 2003; Cooke et al. 2004; Guillemette et al. 2002). A titre d'exemple, les plus petits récepteurs GPS actuels font de l'ordre de 13g (piles comprises) et ont la capacité d'enregistrer une localisation par heure durant 10 jours (soit environ 240 localisations). Sur buffle, les colliers pèsent environ 1250

grammes et certains constructeurs annoncent aujourd'hui (septembre 2011) des capacités d'acquisition d'environ 35000 données (soit l'équivalent de deux localisations GPS par heure durant deux ans).

## **Evaluer l'état interne**

### Capteurs embarqués externes

La plupart des constructeurs de systèmes de géolocalisation embarqués offrent la possibilité d'intégrer au collier GPS divers capteurs. Peu énergivores, ces capteurs permettent des enregistrements à relativement haute fréquence (intervalles de quelques secondes à quelques minutes) en longue durée (annuelle ou plus selon la capacité de la batterie). Parmi ceux-ci, les accéléromètres (ou capteurs d'activité) captent les mouvements de l'animal et le transcrivent sous la forme d'une valeur numérique (généralement une valeur codée sur 8 bits, soit de 0 à 255). Ces informations sont notamment utiles à l'investigation des rythmes biologiques (domaine de la chronobiologie). Il a par exemple été montré qu'en l'absence de contraintes, la structure temporelle des fonctions comportementales et physiologiques des êtres vivants est fortement synchronisée avec les cycles circadiens (Aschoff 1969; Scheibe et al. 1999b). La désynchronisation des rythmes a été proposée comme un indicateur du stress, et plusieurs métriques ont été proposées (Berger et al. 2003; Scheibe et al. 1999b). De surcroît, moyennant une calibration préalable du capteur et un couplage avec des données de géolocalisation, il peut être possible d'inférer le mode (repos, alimentation, transit, etc.) et le budget d'activité de l'individu équipé (Coulombe et al. 2006; Löttker et al. 2009; Ungar et al. 2011). Notons que des capteurs dits « de position » (exemple : tête haute ou tête basse dans le cas d'herbivores) ou des caméras embarquées (Davis et al. 1999) peuvent également fournir des informations utiles à l'établissement de ces budgets.

### Capteurs embarqués internes

De nombreuses études ont également fait usage de capteurs internes (implants) afin notamment d'établir des budgets énergétiques, d'estimer la condition corporelle ou détecter des états pathologiques. Ainsi, l'ingestion de proies peut ainsi être décelée chez certaines espèces au moyen de capteurs thermométriques localisés dans l'estomac (Austin et al. 2006), ou encore au moyen de capteurs du mouvement des mâchoires (Plötz et al. 2001).

Le rythme cardiaque étant un bon proxy du taux métabolique, il peut également constituer un paramètre utile à l'estimation de budgets énergétiques par type d'activité (Butler et al. 2004; Cooke et al. 2004). A titre d'exemple, des capteurs cardiométriques couplés à des capteurs thermométriques internes ont été employés pour comprendre comment les ongulés font face au froid et aux pénuries de nourriture en hiver (Arnold et al. 2004).

Enfin, il est également possible d'estimer la condition corporelle au moyen d'implants par impédancemétrie (Van Marken Lichtenbelt 2001). La bio-impédance est une mesure de la résistance des tissus biologiques, estimée par l'envoi d'un courant électrique de faible intensité (de l'ordre du milliampère) et de haute fréquence (10-100 kHz) au travers d'électrodes. Le tissu adipeux n'étant pas conducteur d'électricité, la résistance électrique peut constituer un bon indicateur de la condition corporelle, qui a été testé sur plusieurs espèces avec des succès contrastés (Hundertmark & Schwartz 2002; Pitt et al. 2006; Ten Hwang et al. 2005; Wirsing et al. 2002). Il en ressort que cet indicateur ne serait pertinent que chez les espèces constituant des réserves en graisse en quantité importante (Homyack 2010).

### Analyses fécales

Le matériel biologique contenu dans les fèces permet l'investigation indirecte et non invasive de nombreux traits écologiques, physiologiques et comportementaux.

Les fèces constituent une source d'information très utile pour caractériser le régime alimentaire et le statut nutritionnel. Des méthodes par observation directe de résidus non digérés ont été employées tant chez les herbivores (analyse micro-histologique de tissus végétaux (Alipayo et al. 1992)) que chez les carnivores (analyse morphologique d'ossements (Carss 1995)). Des méthodes exploitant les propriétés de la spectrométrie infrarouge ont également été appliquées au dosage des éléments nutritifs (azote, phosphore, fibres, minéraux, etc.) d'une grande variété de taxa, y compris parmi les herbivores africains (Dixon & Coates 2009; Ryan et al. 2007; Van der Waal et al. 2003; Wrench et al. 1997). Ces méthodes reposent sur l'existence d'une forte corrélation entre la concentration des composants ingérés et la concentration excrétée. La caractérisation du régime alimentaire est également possible au travers de méthodes radio-isotopiques. En effet, la proportion de radio-isotopes stables de Carbone ( $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ) dans les fèces est un bon indicateur des proportions de brout et de végétaux herbacés ingérés. Cette méthode repose sur le fait que

les végétaux présentant une photosynthèse en C3 (arbres, arbustes et fougères) et C4 (herbacées) fractionnent de manière distincte les radio-isotopes stables (Tieszen et al. 1983; Vogel et al. 1990).

Les fèces constituent également une source d'information très utile pour évaluer le niveau de stress des individus. En réponse à des stimuli négatifs, les êtres vivants libèrent des hormones de stress (glucocorticoïdes). L'existence d'une bonne corrélation entre les concentrations sanguines et fécales de ces hormones est exploitée depuis peu dans les disciplines émergentes que sont la physiologie ou l'endocrinologie de la conservation (Homyack 2010; Möstl & Palme 2002; Romero 2004; Wasser et al. 2000). La plupart des études suggèrent que ces glucocorticoïdes jouent un rôle clé dans la régulation de l'énergie. Il a été montré que les taux de glucocorticoïdes augmentent en situation de surcharge allostatique, c'est-à-dire lorsque les dépenses énergétiques de l'organisme ne sont pas compensées par l'énergie ingérée ou mobilisable (Landys et al 2006; McEwen et Wingfield 2003). Les mécanismes sous-jacents et les facteurs environnementaux régissant la libération d'hormones de stress demeurent néanmoins peu documentés et compris, en particulier chez les mammifères sauvages, un groupe moins étudié que les reptiles ou les oiseaux (Homyack 2010; Romero 2002).

Les parasites sont également des facteurs de stress importants. Les infections multi-parasitaires peuvent affecter les performances de l'hôte, sa reproduction et sa survie (Bordes et Morand, 2009). Les approches les plus classiques visant à caractériser la charge parasitaire gastro-intestinale sont également basées sur des méthodes fécales par identification et comptage d'œufs (Hansen & Perry 1994). Les méthodes diffèrent selon les taxa. Les œufs les plus lourds (ex: trématodes) sont généralement extraits par sédimentation (Jorgen et Brian, 1994). Le dénombrement d'œufs plus légers (nématodes, cestodes) ou d'oocystes (coccidies) fait appel à des comptages sur lame (méthode dite de Mc Master).

Notons enfin que le matériel génétique contenu dans les fèces constitue une mine d'information considérable, exploitée en écologie depuis une vingtaine d'années. Ce matériel génétique provient à la fois de l'individu lui-même (cellules épithéliales de l'intestin), et des proies qu'il a ingérées. Ainsi, le séquençage de l'ADN mitochondrial est employé pour étudier la présence d'espèces rares ou élusives et évaluer leur taux de consanguinité (Rivière Dobigny et al. 2009; Taberlet et al. 1997). Le séquençage permet également d'identifier les éléments du régime alimentaire des prédateurs (Deagle et al.

2005; Symondson 2002) ou encore de caractériser le partitionnement des ressources entre espèces (Farrell et al. 2000). Le génotypage de l'ADN nucléaire permet quant à lui des investigations à l'échelle individuelle. Des méthodes de sexage et de dénombrement d'effectifs (capture-recapture) ont ainsi été appliquées au départ de fèces (Eggert et al. 2003; Rivière Dobigny et al. 2009; Taberlet & Luikart 1999). Enfin, une autre application intéressante des méthodes d'identification individuelles au départ de fèces est la détection d'agents pathogènes et leur niveau de prévalence (Dong et al. 2008; Kohn & Wayne 1997).

### **Caractériser les facteurs externes**

Les nombreux facteurs qui influencent l'utilisation de l'espace par un animal peuvent être classés en deux catégories. La première se réfère aux caractéristiques des ressources, à la fois biotiques (composition de la végétation,...) et abiotiques (eau, altitude,...) qui déterminent l'occupation d'une zone. La seconde se réfère à l'environnement « social » de l'organisme, c'est-à-dire l'ensemble des interactions avec les autres animaux, tels que la compétition inter ou intra-spécifique, la prédation ou encore le parasitisme. Identifier ces facteurs et caractériser leur dynamique spatiotemporelle respective est un enjeu de taille qui conditionne pour une bonne part notre capacité à comprendre et interpréter les patrons de déplacement et de distribution spatiale des animaux.

Dans le cas des grands ongulés sauvages, caractériser par voie directe la dynamique spatiotemporelle des ressources est le plus souvent impossible et requiert de faire appel à des couches d'information générées par télédétection, c'est-à-dire au moyen d'instruments d'observation aérienne ou satellitaires. Ces dernières décennies, les progrès importants dans le domaine aérospatial ont permis la multiplication des satellites et des capteurs, et donc l'observation d'une gamme de plus en plus large de phénomènes terrestres. Ainsi par exemple, les capteurs à haute résolution spatiale permettent aujourd'hui de cartographier les principaux types de couverture végétale à une résolution décamétrique, voire plus fine. Cependant, en raison d'un coût élevé et de la faible étendue spatiale des images générés par ces capteurs (e.g. IKONOS, QUICKBIRD, SPOT 5) leur usage demeure limité à la caractérisation de phénomènes locaux, et présentant une dynamique temporelle lente (e.g. structure de la végétation). Depuis les années 80, l'utilisation des données de télédétection à basse résolution spatiale (kilométrique) et à haute répétitivité temporelle s'est largement développée. Ces capteurs balayent la surface terrestre par larges bandes (souvent plus de 2000 kilomètres), et offrent une couverture journalière quasi-totale de la surface du globe.

Ils sont aujourd'hui largement utilisés pour étudier la dynamique spatio-temporelle des phénomènes météorologiques et des ressources terrestres renouvelables. Par exemple, les instruments d'observation météorologiques (e.g. METEOSAT) disposent d'une résolution spatiale de 3 à 5 km et peuvent acquérir à échelle continentale des images avec une très haute résolution temporelle (jusqu'à une image toutes les 15 minutes). D'autres capteurs (NOAA-AVHRR, SPOT-VEGETATION, ENVISAT-MERIS, TERRA-MODIS) produisant ce type d'images sont adaptés à l'observation des surfaces terrestres. Par ceux-ci, le capteur TERRA-MODIS produit des images qui peuvent atteindre la résolution spatiale de 250m (contre 1km pour ses concurrents) avec une résolution temporelle journalière. Ce capteur propose en outre gratuitement toute une série de produits dérivés (e.g. indice de production primaire) à une résolution spatiotemporelle à priori pertinente pour l'étude du déplacement des grands herbivores sauvages. (Pettorelli et al. 2011).

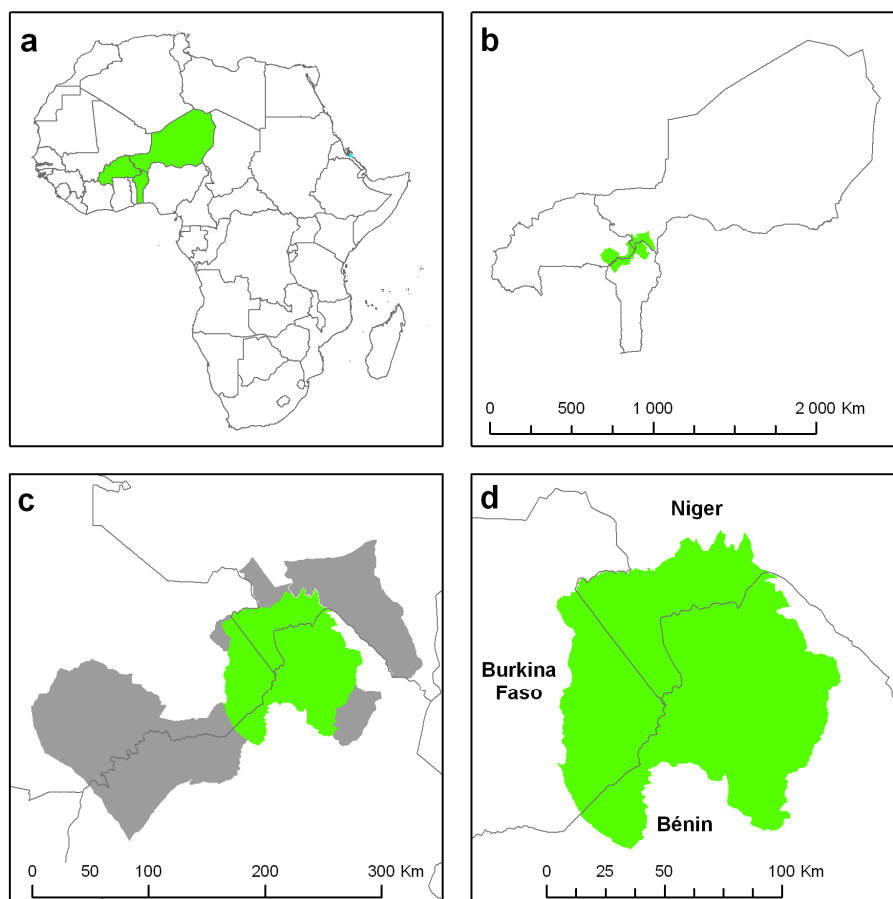


## Chapitre 2. Matériel et méthodes



## A. La zone d'étude

D'une superficie totale de 10.302 km<sup>2</sup>, le Parc Régional du W (PRW) s'étend sur le territoire de trois pays de l'Afrique de l'Ouest (Bénin, Burkina Faso et Niger). Le PRW est intégré au sein du complexe transfrontalier WAP (W, Arly, Pendjari), lequel couvre une superficie totale de 32.000 km<sup>2</sup> et constitue un des plus grands systèmes protégés de savane en Afrique (Figure 6).



**Figure 6. Carte de situation. En vert : contours du Burkina Faso, Bénin, et Niger. (b) en vert : complexe WAP. (c) en gris : complexe WAP; en vert : PRW. (d) en vert : PRW.**

Le PRW bénéficie de plusieurs classements de niveau international, dont la convention Ramsar (Zones humides). Il est inscrit au registre du Patrimoine mondial de l'UNESCO et des Réserves de la biosphère du MAB. En novembre 2002, le PRW est devenu la première « Réserve transfrontalière de la biosphère » en Afrique.

## A.1. Milieu physique

Les roches très anciennes de la région du PRW dessinent une vaste pénéplaine très érodée. Le seul relief bien visible (au Sud du Parc) est constitué par le piémont nord de la chaîne de l'Atakora. Il en résulte un paysage assez plat, l'altitude variant de 160 m au bord du fleuve Niger à 390 m au niveau de l'Atakora dans l'extrémité Sud-Ouest (Figure 7 p61). Le relief se caractérise par un ensemble de plateaux à bords accidentés (20 m de dénivelé en moyenne) et quelques collines. Ces plateaux sont en général recouverts d'une cuirasse latéritique et seuls les bas-fonds et la zone alluviale du fleuve présentent des sols limoneux plus profonds.

Le climat du Parc W se caractérise par un gradient d'aridité croissante du sud au nord, avec des pluviosités moyennes variant de 600mm dans la section Nord à 950mm dans la section Sud (Figure 7 p61). La partie Nord ne bénéficie que d'une courte saison humide (trois, quatre mois), tandis qu'au Sud elle s'étale sur six mois. En revanche, l'ensemble de la zone considérée ne connaît qu'une seule saison des pluies, ce qui la situe dans un climat de type soudanien, incluant pour la moitié Nord, une variante plus aride, de type soudano-sahélien. La saison des pluies bien marquée s'étend d'avril-mai à septembre-octobre. La saison des pluies est suivie d'une saison sèche dont la première partie est relativement fraîche (moyenne journalière de 21.6° C en décembre) tandis que la seconde beaucoup est plus chaude (moyenne journalière de 36.1°C en mai) avec des pics fréquents à 48°C en avril-mai.

Seul le fleuve Niger coule durant toute l'année dans le PRW. Les rivières Tapoa, Mekrou et Alibori ne forment plus en saison sèche qu'un chapelet de points d'eau, rendez-vous obligés de toute la grande faune. Quelques points d'eau aménagés dans le parc permettent en outre aux grands mammifères de s'abreuver pendant la saison sèche.

## A.2. Végétation

La végétation du PRW est principalement caractérisée par des savanes arbustives à boisées. On observe une densité plus importante de la végétation ligneuse à mesure que l'on progresse vers le Sud. Le long des principales rivières existent des galeries forestières, elles-mêmes longées par endroit par des pénéplaines herbeuses. Du Nord au Sud, les épineux (*Acacia spp*, etc.) cèdent progressivement le pas aux Combretaceae (*Combretum spp*, *Anogeissus leiocarpus*, etc.), puis aux légumineuses (*Isoberlinia doka*, *Daniellia oliveri*, etc.).

On rencontre donc plus spécialement au Nord des étendues de steppe sahélienne ouverte, à graminées annuelles et marquées par des arbustes et des buissons épineux, ainsi que des formations spécifiques de « brousse tigrée », à végétation ligneuse discontinue.

La savane mixte, associant graminées annuelles et pérennes aux ligneux épineux et inermes est caractéristique de la zone Centrale du PRW. Plus au Sud, cette savane est de plus en plus marquée par la présence des grandes graminées pérennes et d'arbres inermes, tels que les Combretum, Terminalia, Anogeissus, et Isoberlinia, caractéristiques des savanes soudaniennes. Dans les parties les plus humides de la zone (bas de pente, bords de rivières), se développent des formations dominées par des graminées pérennes caractéristiques (De Wispelaere 2004).

Chaque année en début de saison sèche, des feux de brousse sont allumés par les agents du PRW à des fins d'aménagement, brûlant ainsi jusque 70 % de la surface du PRW (Figure 8 p62). Le feu épargne le plus souvent les plateaux protégés par des escarpements très pentus, les zones latéritiques et rocheuses sans végétation, et les forêts riveraines. L'objectif de cette pratique est d'ouvrir le milieu et créer des coupe-feu, d'améliorer la visibilité de la faune par les touristes, et d'induire une repousse temporaire des ligneux et des herbacées pérennes. Ces feux rendent localement plus accessibles les nouvelles feuilles des herbacées aux animaux pousseurs en détruisant les matériaux secs et morts. En début de saison sèche, là où le sol contient encore un peu d'humidité, les feux stimulent une repousse herbacée temporaire (quelques semaines) attractive pour les pousseurs. Les zones de bas fond, présentant des sols plus profonds et accumulant par ruissellement et drainage davantage d'eau que les plateaux, sont donc susceptibles de présenter des herbages en repousse en début de saison sèche (Hibert 2007).

### **A.3. Faune**

Le PRW constitue l'un des tout derniers refuges de la grande faune ouest africaine (Lamarque 2004). Soixante-treize espèces de mammifères ont été inventoriées, parmi lesquelles les espèces emblématiques de la zone soudano sahélienne comme l'éléphant de savane (*Loxodonta africana*), le buffle (*Syncerus caffer brachyceros*), l'hippopotame rouan (*Hippopotamus equinus*), le bubale major (*Alcephalus buselaphus major*), le damalisque (*Damaliscus lunatus*), ou encore le guépard (*Acinonyx jubatus*).

La communauté d'ongulés comprend le guib harnaché (*Tragelaphus scriptus*), le céphalophe de Grimm (*Sylvicapra grimmia*), le céphalophe à flanc roux (*Cephalophus*

*rufilatus*), le cobe de Buffon (*Kobus kob*), le cobe Defassa (*Kobus ellipsiprymnus defassa*), le redunca (*Redunca redunca*), l'ourébi (*Ourebia ourebi*), la gazelle à front roux (*Gazella rufifrons*) et le phacochère (*Phacochoerus aethiopicus*).

Les prédateurs sont également présents dans le PRW : le lion (*Panthera leo*), la hyène tachetée (*Crocuta crocuta*), le guépard, le caracal (*Felis caracal*), le serval (*Felis serval*), le chacal commun (*Canis aureus*) et à flancs rayés (*Canis adustus*). Les primates sont largement représentés par le cynocéphale (*Papio anubis*), le patas (*Erythrocebus patas*) et le vervet (*Cercopithecus aethiops*).

Le fleuve Niger qui borde la composante nigérienne offre un habitat favorable aux hippopotames (*Hippopotamus amphibius tchadensis*) et aux lamantins (*Tricherus senegalensis*), plus rares.

Nous reprenons ci-dessous à titre indicatif les effectifs des grands mammifères estimés sur la zone d'étude et le complexe WAP au moyen d'un comptage aérien total (Bouché et al. 2003).

<b>Espèce</b>	<b>Effectif PRW</b>	<b>Effectif WAP</b>	<b>Taille de groupe</b>
Eléphant	879	4592	9 ± 12
Buffle	3076	10560	25 ± 31
Hippotrague	1640	7582	8 ± 8
bubale	217	2033	8 ± 8
damalisque	29	346	6 ± 5

**Table 1 - Effectif des grands ongulés estimés par comptage total**

Sources et légendes:

Figure 7 :

(a) Topographie : modèle numérique d'élévation SRTM (Shuttle Radar Topography Mission) à 90m de résolution (Rabus et al. 2003)

(b) Pluviométrie moyenne annuelle : issues du site <http://www.worldclim.org> (moyenne 1950-2000, à 1 km de résolution spatiale).

(c) réseau hydrographique : © SIG Ecopas. Couches vectorielles générées au départ des images et cartes IGN au 1/50.000<sup>ème</sup>. - Légende des cours d'eau principaux: (A) riv. Tapoa ; (B) fleuve Niger ; (C) riv. Kompa-Gorou ; (D) riv. Alibori ; (E) riv. Pako ; (F) riv. Mekrou.

(d) Végétation : © CIRAD-Ecopas. Carte de la végétation sylvopastorale du parc W et de ses zones périphériques (De Wispelaere 2004) - Légende simplifiée: (A) Affleurements rocheux et cuirasses a végétation très clairsemée ; (B) Unités de végétation dominées par les herbacées annuelles ; (C) Unités de végétation dominées par les herbacées pérennes ; (D) : Cordons ripicoles, galeries forestières et fourrés

(e) Production primaire : NDVI moyen annuel à 250m de résolution (Scharlemann et al. 2008). Base de données mise à disposition gracieuse par le Prof. David Rogers.

(f) Pistes et villages : © SIG Ecopas.

Figure 8 : données générées par le Centre Commun de Recherche de l'Union Européenne – Ispra (Grégoire & Simonetti 2008) en collaboration avec le programme Ecopas.



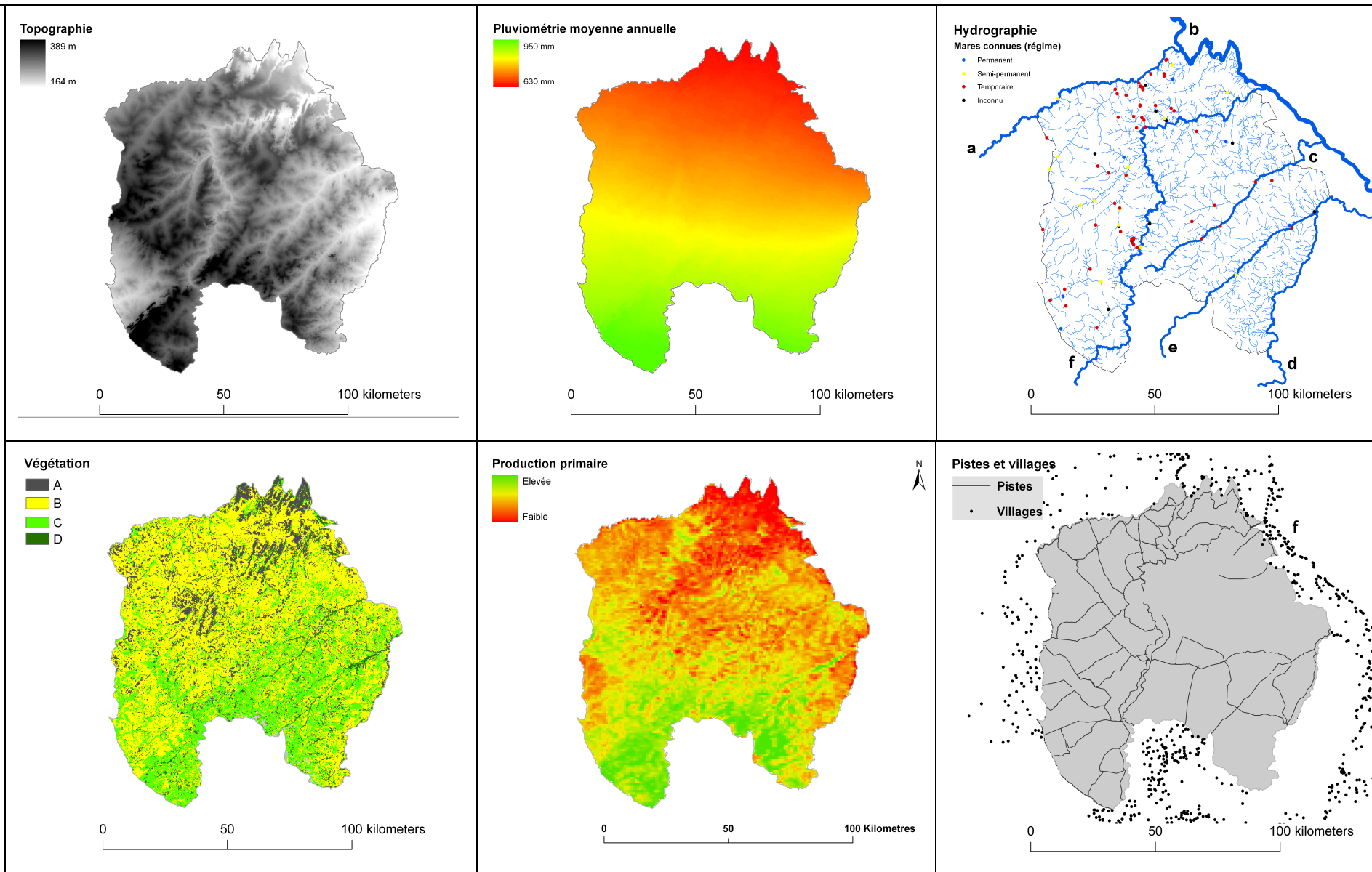


Figure 7. Milieu physique, biotique et humain

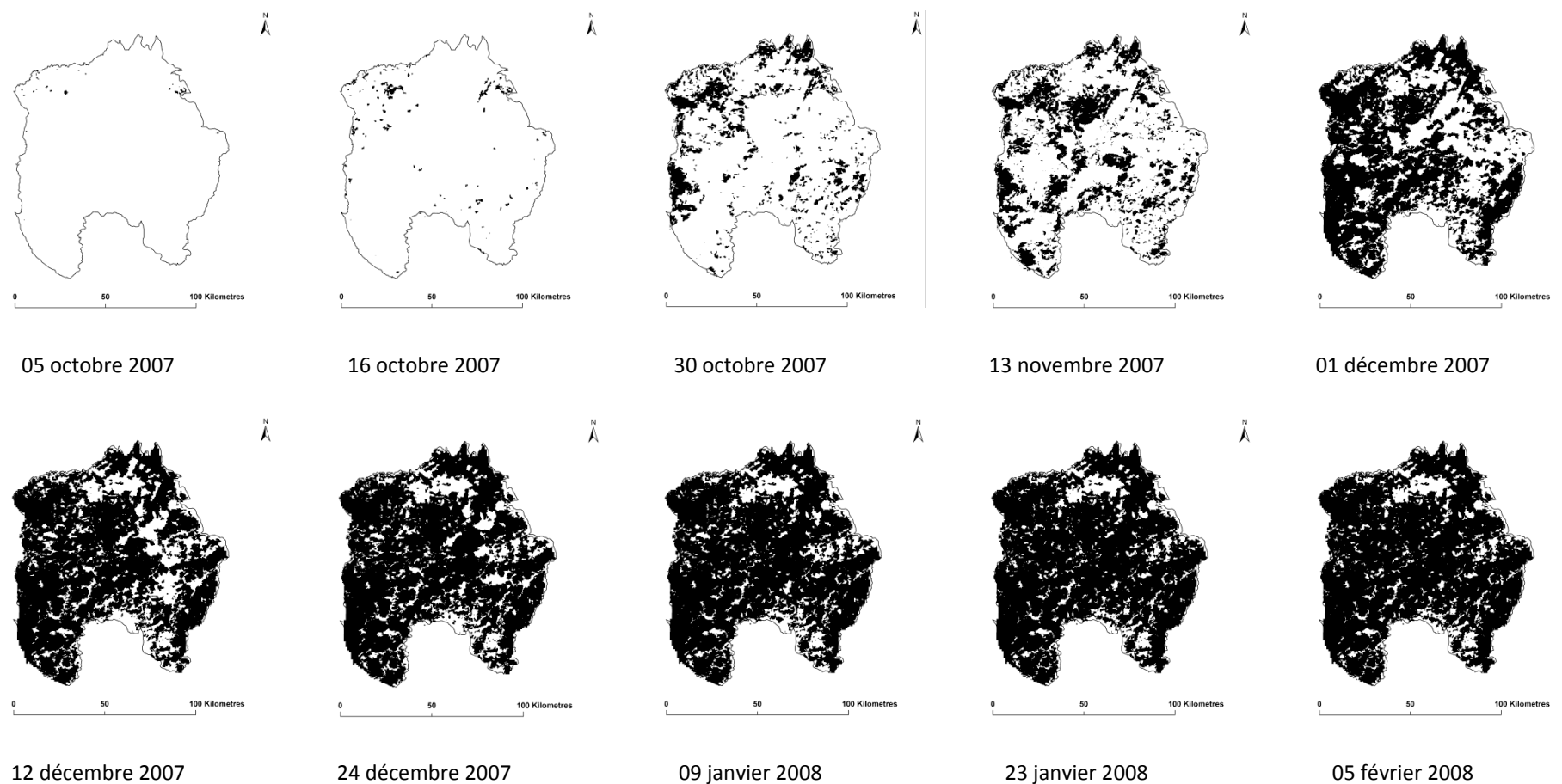


Figure 8. Série temporelle des feux de brousse de la saison 2007-2008 :



## B. Le buffle africain

Le buffle Africain (*Syncerus caffer* (Sparman, 1779)) est un mammifère herbivore et ruminant. Il appartient à la famille des bovidés, laquelle comprend environ 140 espèces, regroupées en 9 sous-familles. Les bovidés se distinguent par (i) un estomac adapté à la rumination, (ii) des sabots à deux doigts (artiodactyles), (iii) deux cornes frontales persistantes et creuses, et (iv) une dentition marquée par l'absence d'incisives sur le maxillaire supérieur et l'absence de canines. Le buffle africain appartient à la sous-famille des bovinés, tout comme quinze autres espèces, parmi lesquelles le buffle asiatique (*Bubalus bubalis*), les bisons américain (*Bison bison*) et européen (*Bison bonasus*), le yack (*Bos grunniens*), le gaur (*Bos gaurus*), et les espèces domestiques que sont le bœuf et le zébu (respectivement *Bos taurus taurus*, et *Bos taurus indicus*). Le genre *Syncerus* est monospécifique. Sur les plans morphologique et comportemental, le parent le plus proche du buffle africain est le buffle asiatique.

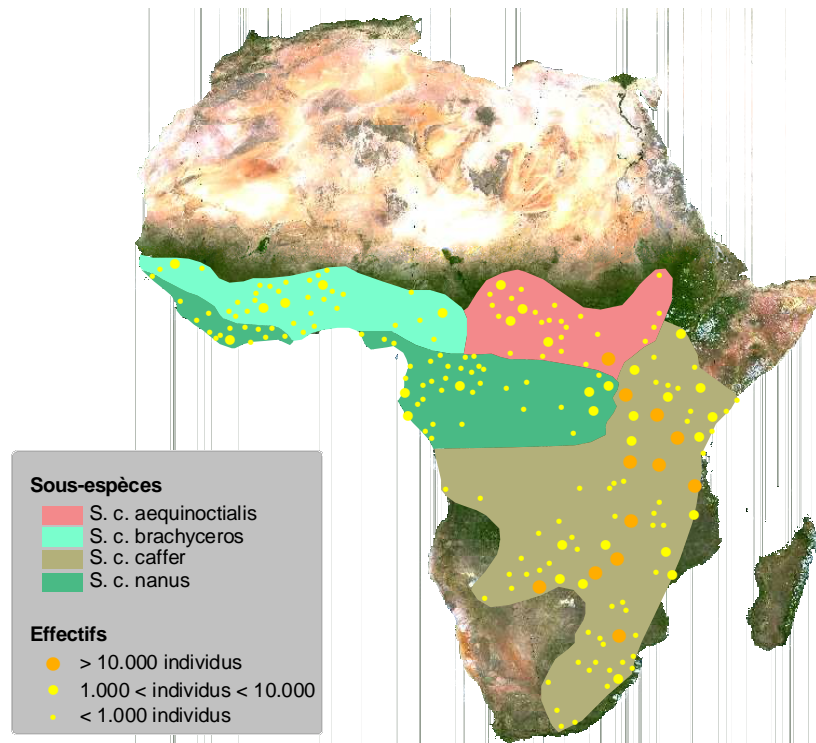
Sur le continent africain, le buffle est un des mammifères parmi les plus performants en termes de répartition géographique, d'abondance, et de biomasse. Son aire de distribution couvre quasiment tous les écosystèmes naturels au Sud du Sahara (Figure 9). Il affectionne principalement les savanes à forte biomasse herbacée, mais occupe également les clairières herbeuses des forêts denses tropicales humides et les formations arbustives sèches. Il pénètre les biomes arides là où l'eau de surface est disponible de manière permanente. Il est globalement absent des zones présentant des précipitations annuelles inférieures à 250 mm. (Estes 1991; Kingdon 1982; Sinclair 1977).

L'aire de distribution et les effectifs du buffle africain ont très fortement régressé depuis un siècle, d'une part en raison de la fragmentation des milieux naturels par l'homme, et d'autre part du fait de l'introduction de la peste bovine sur le continent africain au début du 20<sup>ème</sup> siècle. Une grande part de l'effectif (estimé entre 500.000 et 1.000.000 de têtes ; East, 1998) est donc aujourd'hui cantonné aux aires protégées (parcs nationaux, réserves, zones de chasse).

Le buffle africain présente (avec l'éléphant africain) un polymorphisme très prononcé très importante au sein de son aire de distribution. Le gabarit, la couleur du pelage et la forme du cornage diffèrent fortement selon les régions. Pour cette raison, un classement en deux espèces et jusque 52 sous-espèces a été proposé par le passé. A ce jour, tous les auteurs

s'accordent pour reconnaître une seule espèce, classée en trois ou quatre sous-espèces (East 1998).

Le buffle de savane d'Afrique Australe ou buffle du Cap (*S. c. caffer*) est le plus gros des buffles (poids entre 500 et 700 kg). Cette sous-espèce de savane dont l'effectif est estimé à 670.000 têtes (East 1998) se retrouve en République Démocratique du Congo, au Kenya, au Malawi, au Mozambique, en Angola, en Ouganda, au Rwanda, en Afrique du Sud, en Tanzanie, au Zimbabwe et en Zambie.



**Figure 9. Aire de distribution du buffle africain et sous-espèces.**

Le buffle de forêt ou buffle nain (*S. c. nanus*) est plus petit (poids entre 265 et 320 kg). Cette sous-espèce vit en milieu forestier et se rencontre au Libéria, en Sierra Leone, au sud de la Côte d'Ivoire, du Nigeria, du Cameroun et de la République Centrafricaine, ainsi qu'au Congo, au Gabon et en République Démocratique du Congo. Son effectif est difficilement estimable.

Le buffle de savane d'Afrique de l'Ouest (*S. c. brachyceros*) et le buffle de savane d'Afrique Centrale (*S. c. aequinoctialis*) présentent un phénotype (taille, livrée) intermédiaire entre les deux premières. L'aire de distribution du buffle de savane d'Afrique de l'Ouest (poids 450 kg) couvre le Cameroun, le Nigeria, le Bénin, le Togo, le Ghana, le Burkina Faso, ainsi que le Nord de la Côte d'Ivoire et de la Guinée, et le Sud du Sénégal. L'aire de

distribution du buffle de savane d'Afrique Centrale (poids d'environ 750 kg) occupe la République Centrafricaine, la République Démocratique du Congo, l'Ethiopie, le Soudan et le Tchad. La dernière estimation d'effectif en date est de 27.000 têtes (*S. c. brachyceros*) et de 133.000 têtes (*S. c. aequinoctialis*) (East 1998).

Notons qu'une analyse phylogéographique menée à l'échelle continentale sur la base d'ADN mitochondrial (D-Loop) de 750 spécimens de buffles a permis de mettre en évidence une séparation nette entre les populations du Sud-Est (correspondant à la sous espèce *S.c. caffer*), et celles du Centre-Ouest de l'Afrique (correspondant aux quatre autres sous-espèces). Il semble ainsi que la vallée du Rift marque la séparation géographique entre ces deux groupes, qui se seraient différenciés au cours du Pléistocène, période marquée par d'importantes oscillations climatiques.

L'essentiel de ce que nous savons aujourd'hui de l'écologie comportementale du buffle africain résulte de monographies (thèses doctorales et ouvrages) focalisées sur le buffle de savane d'Afrique Australe (Grimsdell 1969; Mloszewski 1983; Prins 1996; Ryan 2006; Sinclair 1977). L'écologie des buffles de savane ouest et centre-africains demeure mal connue, et ce que nous en savons provient de publications sporadiques (Boy 1958; Gillet 1969; Stark 1986). Quelques publications récentes lèvent enfin le voile sur l'écologie comportementale du buffle de forêt (Korte 2008a; Korte 2008b; Melletti et al. 2010; Melletti et al. 2006; Melletti et al. 2007).

Nous présentons ci-dessous les principaux traits comportementaux connus du buffle de savane.

## **B.1. Organisation sociale**

Les buffles sont des animaux grégaires, réputés non territoriaux. Ils évoluent en troupes reproducteurs d'environ 30 à 1000 têtes, comprenant des femelles, des jeunes et des mâles subadultes. Un buffle est considéré sub-adulte entre 3 et 5 ans et adulte dès l'âge de 6 ans (Prins, 1996).

L'unité familiale de base est constituée de la mère, de son veau, et de celui de l'année précédente. Les jeunes femelles restent auprès de leur mère jusqu'à la naissance de leur premier veau, et peut-être plus longtemps. Les mâles quittent cette unité à l'âge de 2 ans pour former des sous-groupes de mâles au sein du troupeau (Sinclair 1977).

A l'âge d'environ quatre ans, les mâles quittent le troupeau pour former des groupes de célibataires (de deux à une trentaine d'individus). Ceux-ci rejoignent le troupeau en saison des pluies, période d'abondance durant laquelle a lieu le rut. Selon plusieurs auteurs, cette ségrégation sexuelle opérée par les mâles est liée au coût énergétique des activités de reproduction (Prins 1996; Turner et al. 2005). Ces dernières se font aux dépens du temps normalement affecté à l'alimentation, et les mâles sont contraints de quitter le troupeau mixte lorsque leur condition corporelle diminue.

Les troupeaux reproducteurs se séparent périodiquement en sous-troupeaux, selon des patrons divers et encore peu expliqués. Sinclair (1977) rapporte que les troupeaux reproducteurs du Serengeti se scindent en saison sèche lorsque les ressources sont fragmentées. Bothma (2002) rapporte quant à lui que les troupeaux s'agrègent d'une manière générale en saison sèche là où l'eau et le fourrage sont abondants, et qu'en saison des pluies, des troupeaux plus petits se forment, mieux répartis sur l'habitat disponible. Halley et al. (2002) ont établi le même constat au Parc de Chobe (Botswana).

## **B.2. Alimentation**

Le buffle est un ruminant réputé peu sélectif, capable de subsister sur des pâturages herbacés grossiers et trop grands pour la plupart des autres herbivores (Bothma, 2002). Il peut ingérer quotidiennement l'équivalent de 2,2% de sa masse corporelle. Il ne peut toutefois pas tondre les pâturages aussi ras que d'autres espèces (Estes 1991; Prins 1996). Le buffle peut également consommer du matériel ligneux lorsque l'herbe se fait rare. Selon Estes (1991), le brout peut représenter jusqu'à 5% du régime total.

La disponibilité en eau de boisson est communément citée comme le facteur limitant principal chez le buffle. En effet, la teneur en eau de ses aliments ne peut couvrir ses besoins en eau (Prins 1996). De plus, cette espèce ne dispose d'aucune adaptation physiologique lui permettant de réduire ses pertes en eau : d'un part, il n'a pas la capacité de réduire ses pertes par la production de fèces sèches. En conséquence, le buffle devrait boire au moins tous les 48 heures (Prins 1996), voir au moins une fois par 24 heures (Estes 1991; Sinclair 1977). L'accès régulier à l'eau conditionne donc fortement l'utilisation de l'espace par le buffle.

### **B.3. Domaine vital**

Le buffle est une espèce réputée sédentaire. La taille des domaines vitaux chez le buffle dépend du type d'habitat et de la configuration spatiale des ressources (Estes 1991). Une compilation récente de la littérature fait ressortir des estimations de superficie variant entre 50 et 300 km<sup>2</sup> (review in Ryan et al. 2006).

Les modifications saisonnières du disponible alimentaire déterminent les mouvements des troupeaux au sein de leur domaine vital. Les patrons saisonniers divergent selon les sites étudiés. Au Serengeti, le domaine vital des troupeaux reproducteurs est généralement plus petit en saison sèche qu'en saison des pluies, car la distribution des troupeaux est réduite aux pâturages des bords de cours d'eau (Sinclair 1977). A l'inverse, dans la Réserve de Sabi Sand (Afrique du Sud), le domaine vital d'un troupeau suivi durant un cycle annuel a été estimé à 40km<sup>2</sup> en saison des pluies et à 120 km<sup>2</sup> en saison sèche (Funston et al. 1994).

### **B.4. Reproduction**

La reproduction est saisonnière dans les milieux caractérisés par une saisonnalité marquée (Estes 1991). La gestation chez le buffle est de 11,5 mois. Au parc National du Serengeti, les naissances ont lieu durant la seconde moitié de la saison des pluies, et les conceptions prennent place à la fin des pluies, lorsque les ressources alimentaires diminuent (Sinclair 1977). En Ouganda (Parc National Queen Elisabeth) où le climat se caractérise par deux saisons sèches et deux saisons des pluies, on observe deux saisons de reproduction (Grimsdell 1973b). La femelle est sexuellement mature vers l'âge de 5 ans. Les veaux peuvent être sevrés au bout de 4 à 5 mois, mais continuent le plus souvent à téter jusqu'au 7<sup>ème</sup> mois de la gestation suivante, voire jusqu'à la naissance du veau suivant (Bertschinger 1996; Estes 1991; Ryan et al. 2007). L'intervalle entre naissances varierait de 15 à 36 mois (Prins 1996; Sinclair 1977).

## C. Le dispositif expérimental

Le dispositif expérimental déployé pour les besoins de cette étude repose exclusivement sur des protocoles d'observation indirects : tracking GPS, télédétection et suivis fécaux. De fait, le contexte propre au PRW (vaste superficie, faiblesse du réseau de pistes, densité du couvert et comportement élusif des troupeaux) s'est avéré peu propice à la mise en œuvre de protocoles d'observation directs.

### C.1. Tracking GPS

#### Matériel

Le système télémétrique déployé dans le cadre de cette étude a été produit par la firme canadienne Lotek (n=15 colliers GPS, gamme 4400 M) et la firme allemande Vectronic (n=2 colliers GPS). Ces GPS disposent d'une capacité d'enregistrement de 12.000 à 15.000 géolocalisations. Ils peuvent être programmés avec des intervalles de temps compris entre 5 min et 6 h. Un modem de radiocommunication bidirectionnelle UHF intégré au collier permet le téléchargement à distance des données et des programmes d'acquisition (jusqu'à une distance au sol de 1 à 2 km selon la configuration du terrain). Dans le but de faciliter le téléchargement des données GPS au sol, une balise Argos a été intégrée au collier. Cette balise est programmée pour émettre à intervalles de 7 jours (chaque lundi) et transmet les 6 dernières localisations acquises par le GPS. Ces colliers sont également équipés d'un émetteur VHF destiné à faciliter l'approche au sol des animaux.

Chaque collier a en outre été équipé des capteurs suivants :

- un capteur d'activité (accéléromètre) bidirectionnel programmé pour produire une mesure d'activité [min : 0 ; max : 256] toutes les 5 minutes durant tout le suivi.
- un capteur de température extérieure.
- un capteur de mortalité permettant de savoir si l'animal est mort par la mise en route automatique d'un signal d'alarme émis par l'émetteur VHF après 24 heures d'inactivité de l'animal.

Enfin, chaque collier a été muni d'un système de libération (drop-off). Les drop-offs ont été programmés en usine pour tomber au terme de 48 semaines de fonctionnement. A noter que ce système de libération est également activable à distance à tout moment. Le

pois de l'équipement avec système de déclenchement automatique programmable du collier est de 1250 grammes.

## **Dispositif d'échantillonnage**

### Localisation des troupeaux

Début mars 2007, un survol aérien du Parc W a été réalisé dans le but d'asseoir un protocole de tracking représentatif de la distribution de la population. Pour ce faire, l'emprise de la zone à prospecter (Figure 10 p71) a été déterminée sur base des résultats d'un comptage aérien total antérieur (avril 2003, Programme MIKE - Monitoring the Illegal Killing of Elephants) mené sur toute la superficie du Parc (Bouché et al. 2003). Cette emprise a été définie de manière à (i) contenir 95% des effectifs de buffle observés en 2003 et (ii) couvrir les parties du Parc localisées à moins de 6km des points d'eau connus (permanents et semi-permanents). La zone à prospecter (52% de la superficie du Parc) a été délimitée en quatre blocs. Le survol a été mis en œuvre du 01 au 04 mars 2007 au moyen de 5 avions ultralégers biplaces (ULM) de la force aérienne nigérienne. La zone a été couverte par échantillonnage systématique le long de transects parallèles orientés Est-Ouest et distants de 1km (vitesse de vol moyenne : 120km/h, hauteur sol : 500 pieds). Les survols (n=20) ont été menés en matinée à partir de 07h30 (durée min : 02h10, durée max : 03h30). Dans chaque appareil, les observations ont été effectuées par le pilote et un passager (respectivement qualifiés pour des missions d'observation et expérimentés en comptage aérien) jusqu'à une distance de 500 mètres de part et d'autre de l'appareil. Pour ce faire, la limite externe de la bande à couvrir a été préalablement matérialisée sur chaque hauban (calibration effectuée pour une hauteur sol moyenne de 500m). Au total, 73 contacts (2398 buffles) ont été géoréférencés, et les zones de concentration les plus élevées ont été observées le long de la rivière Mekrou. Notons que ce protocole était spécifiquement destiné à asseoir le protocole d'échantillonnage GPS. Les effectifs observés à cette occasion ne donc peuvent être en aucune manière être comparés avec ceux du comptage aérien total de 2003.

### Déploiement des colliers

Trois sessions d'immobilisation de buffles et de pose de colliers ont été organisées durant cette étude. Nous n'avons délibérément ciblé que des individus adultes ou subadultes évoluant au sein de troupeaux reproducteurs.

Une première session (2007A) a été menée du 07 au 13 mars 2007 par voie aérienne, au moyen d'un hélicoptère et de deux avions d'observation légers respectivement mis à disposition par les forces aériennes burkinabé et nigérienne. Un total de 17 buffles (9 mâles, 8 femelles) ont été équipés de colliers GPS pour une durée théorique de 11 mois. Les colliers ont été répartis dans 9 troupeaux distribués le long d'un axe Nord-Sud d'environ 70km (Figure 10). Cet échantillon représente approximativement 10% du nombre total de troupeaux évoluant dans le parc W à cette période de l'année.

Au fil des mois, les composants de plusieurs colliers se sont détériorés : sangle, balise Argos, unité GPS, Modem UHF (caractéristiques techniques du matériel détaillées ci-après). Les mâles en particulier ont fortement détérioré leurs colliers au cours des premiers mois. Un renforcement du dispositif de suivi télémétrique de deux des troupeaux a été nécessaire avant le terme de la première session de suivi. Une seconde opération de captures par voie terrestre a été organisée fin 2007 (19 novembre au 02 décembre – session 2007B) dans le but de poser 3 colliers (troupeaux 1, 2,3). L'effort de capture a été focalisé sur ces troupeaux car ils faisaient l'objet de protocoles associés spécifiques (collectes de bouses, reconstitutions de trajets) qu'une rupture de continuité aurait fortement pénalisés. Deux femelles (troupeaux 1 et 2) ont été immobilisées et équipées de colliers de récupération (colliers de la session 2007A défectueux et reconditionnés). Le troisième collier n'a pu être posé.

La troisième et dernière opération de capture a été menée par voie terrestre du 21 mars au 01 avril 2008 (Session 2008) dans le but d'immobiliser 7 femelles (troupeaux 1,2,3,4). Sept buffles (6 femelles, 1 mâle) ont été équipés de colliers GPS-Argos (colliers de la session 2007A reconditionnés) pour une dernière session de 8 mois. Le dispositif de suivi des troupeaux 1 et 2 a été renforcé par la pose de trois colliers sur femelles. Quatre colliers ont été posés dans le secteur Centre (Figure 10) dans trois troupeaux distincts. Dans ce secteur, nous nous pouvons affirmer avec certitude avoir rééquipé des individus appartenant aux troupeaux 3 et 4, en raison (i) d'une rupture de continuité du suivi, et (ii) des faibles taux de succès des colliers posés en 2008.



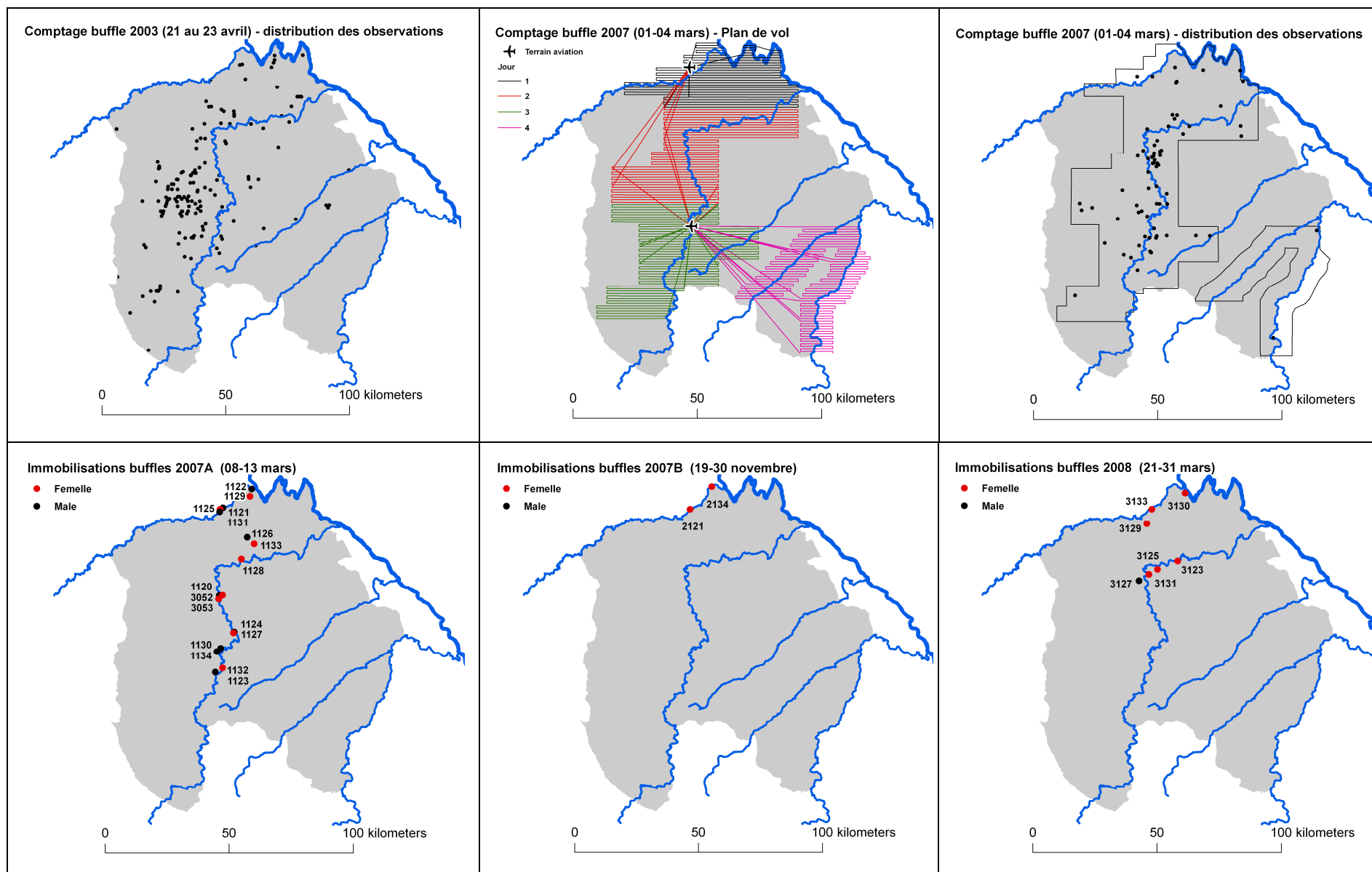


Figure 10. Echantillonnage : distribution des troupeaux et des immobilisations.

### Programmes d'acquisition des données télémétriques

Les colliers GPS ont été programmés de façon à acquérir des localisations à deux échelles d'observation : d'une part un programme « basse fréquence » destiné à caractériser les patrons aux larges échelles (annuelle, intra et inter-saisonnière) et d'autre part un programme « haute fréquence » destiné à appréhender plus finement les patrons d'activité. Dans le cadre de cette thèse, seules les données du programme « basse fréquence » ont été exploitées.

Les GPS de la session 2007A ont été programmés pour acquérir des localisations à intervalles de 3 heures (basse fréquence) durant toute la session de tracking et des segments de localisations acquises à intervalles de 5 minutes (haute fréquence) durant trois jours consécutifs, à raison d'un segment par mois.

A l'occasion des sessions de suivi 2007B, les GPS ont été programmés différemment. Pour la session 2007B, la fréquence d'acquisition des périodes de tracking intensif a été programmée à intervalles constants de 10 minutes durant trois jours, à raison de deux segments par mois. De fait, une analyse préliminaire des données acquises durant la session 2007A a montré que les localisations acquises à intervalles de cinq minutes sont si fortement corrélés spatialement que l'information supplémentaire qu'ils apportent par rapport à des points toutes les dix minutes est marginale. Le programme « basse fréquence » de la session 2007B a été porté à une acquisition GPS par heure.

Pour la session 2008, plus courte (8 mois au lieu de 11), la fréquence d'acquisition des périodes de tracking intensif a été maintenue 10 minutes, et celle des périodes de tracking extensif a pu être portée à un point par ½ heure.

### Bilan du tracking

Nous considérons d'une part un taux de réussite « global » calculé sur la durée initialement planifiée, et d'autre part un taux de réussite « en opération » calculé avant rupture d'un élément majeur (sangle, électronique, ...) du collier.

Au total, 26 colliers GPS (mâles : 10 ; femelles : 16) ont été déployés durant cette étude. Le contact a été perdu avec cinq d'entre eux immédiatement ou peu de temps après la pose, de sorte qu'aucune donnée n'a été récupérée, et qu'aucun diagnostic n'a pu être établi.

Les colliers déployés sur mâles présentent un taux de réussite global de  $34\pm 19\%$  ( $n=10$  ; moyenne $\pm$ écart-type) et un taux de réussite en opération de  $93\pm 8\%$  ( $n=9$ ). La plupart des colliers ont été sectionnés à l'occasion d'affrontements entre mâles durant la saison des pluies (6 ruptures de drop-off ; 2 ruptures de sangles).

Les colliers déployés sur femelles présentent un taux de réussite global de  $53\pm 39\%$  ( $n= 16$  ; moyenne $\pm$ écart-type) et un taux de réussite en opération de  $89\pm 13\%$  ( $n=12$ ). Les pertes de rendement résultent dans ce cas d'une usure progressive du matériel, et donc d'une chute partielle ou totale des taux d'acquisition au terme de quelques mois de tracking.

Le dispositif de suivi déployé a permis au final d'acquérir des données de déplacement pour 7 troupeaux.

## **C.2. Variables environnementales**

Dans notre étude, les données environnementales spatialisées sur base desquelles nos analyses de sélection de l'habitat ont été menées (chapitre 5 et 6) consistent en 4 sets de données principaux.

- Le premier jeu de données est un relevé cartographique des points d'eau permanents inclus dans les limites des domaines vitaux des troupeaux que nous avons suivis. Ce relevé a été effectué au sol en fin des saisons sèches 2007 et 2008 au moyen de GPS portatifs. Ce jeu de données a été employé pour analyser la dépendance à l'eau du buffle Ouest-africain.
- Le second jeu de données consiste en un relevé pluviométrique journalier effectué au moyen d'un pluviomètre à lecture directe localisé au poste de garde de la Tapoa (section Nord du PRW). L'occurrence d'orages (éclairs et tonnerre) était également enregistrée, même en l'absence de pluie. Un dispositif analogue a été mis en place en zone centrale du PRW (poste de garde du Point-Triple) en fin de saison sèche 2007, mais seul le premier évènement de pluie a pu être enregistré. Ces données ont été employées pour investiguer la relation entre la dynamique des pluies et les patrons de déplacement à large échelle.
- Le troisième jeu de données est une carte de végétation sylvopastorale provenant d'une scène Landsat ETM7 à 30 m de résolution spatiale Wispelaere (2004), et mise à jour en 2007. Cette carte a été utilisée pour tester la préférence des buffles pour les zones dominées par les graminées pérennes.

- Enfin, le quatrième jeu de données comprend une série d'images générées par le satellite MODIS (Moderate-Resolution Imaging Spectroradiometer) représentant la distribution spatiale de la production primaire au travers de l'indice de végétation NDVI (Normalized Difference Vegetation Index). Chaque image a une résolution spatiale de 250 mètres et représente une synthèse d'images MODIS journalières sur une période de 16 jours (produit MODIS Mod13Q1, de janvier 2007 à décembre 2008, <http://modis.gsfc.nasa.gov>). Nous avons examiné aux échelles inter et intra-saisonnière dans quelle mesure la distribution d'utilisation par les buffles peut être prédite au travers de cet indice de production primaire.

En sus de ces 4 sets de données, 2 sets de données complémentaires ont été générés pour explorer dans quelle mesure les feux d'aménagement et le niveau du fleuve Niger modifient ou contraignent l'utilisation de l'espace.

- Les surfaces couvertes par les feux ont été cartographiées à l'aide des données acquises par les capteurs TERRA (MOD02) et Aqua (MYD02) du satellite MODIS. Ces images sont acquises quotidiennement dans les bandes spectrales infrarouge (IR) et proche infrarouge (NIR) bandes, avec une résolution spatiale de 250 mètres au nadir. En pratique, la présence de nuages, de fumée et/ou les contraintes de distorsion liées l'angle d'acquisition ont réduit le nombre d'images exploitables à une période de 12 jours en moyenne. Au total, 10 images ont donc été utilisées pour couvrir la partie de la saison sèche 2007-2008 concernée par les feux de gestion (05 octobre 2007 au 05 février 2008).
- La hauteur du fleuve Niger a été suivie sur une base quotidienne par une station hydrométrique automatique située à proximité de notre zone d'étude (village de Karey Kopto).

### **C.3. Echantillonnages fécaux**

Sur la base d'analyses fécales, nous avons étudié durant un cycle annuel les variations du niveau de stress (cortisol) de deux troupeaux de la section Nord du PRW (H1 et H2). Nous avons analysé dans quelle mesure les variations du stress étaient imputables aux variations de la qualité du régime alimentaire et de la charge parasitaire gastro-intestinale.

Pour ce faire, un total de 450 échantillons de fèces (H1: 215; H2: 235) ont été recueillis entre avril 2007 et Mars 2008. Environ 25 échantillons ont été prélevés dans chaque troupeau sur une base mensuelle en 2007 et bimensuelle en 2008.







## Chapitre 3. Conception d'un nouvel estimateur du domaine vital

### MANUSCRIPT 1

#### **Incorporating movement behavior and barriers to improve biological relevance of Kernel home range space use estimates.**

Benhamou S.,<sup>(1)</sup> Cornélis D.<sup>(2)</sup> (2010)

Journal of Wildlife Management 74:1353–1360

(1) SIMON BENHAMOU, CEFE, CNRS, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5, France

(2) DANIEL CORNÉLIS, AGIRS, CIRAD, Campus de Baillarguet, 34398 Montpellier cedex 5, France

**KEY WORDS:** activity, home range, kernel density estimation, movement behavior, utilization distribution.

## A. Abstract

Kernel-based utilization distribution (UD) estimates are powerful tools to investigate home range space use and resource selection in many vertebrate species. By ignoring local movement information provided by the serial correlation between successive locations and the constraints to movement imposed by obvious boundaries, the classical kernel method results in loosely estimated UD's that tend to overflow into never-visited areas and eventually in possibly biased estimates of space use and habitat selection. We improved biological relevance of kernel home range space use estimates by incorporating both movement (and activity) information and boundary constraints.

## B. Introduction

Computing distribution of the relative frequencies with which an animal uses various areas of its home range (HR), usually referred to as "utilization distribution" (Van Winkle 1975), is of paramount importance when addressing questions of habitat preferences. Utilization distributions (UDs) are most often computed using the kernel density estimation method, which outperforms previously available estimation tools (Seaman & Powell 1996; Worton 1989; 1995). Generally speaking, a kernel density estimator provides smoothed histograms, i.e. descriptive representations of frequency distributions unimpaired by arbitrary choices in terms of origin and bin size (Silverman 1986). Initially proposed to quantify patterns generated by point processes, the classical kernel method implicitly assumes location independence. When applied to HR studies, this method therefore ignores local movement information provided by serial correlation between recorded locations. Serial correlation has been considered a statistical flaw rather than an information source (Swihart & Slade 1985a; 1985b), which is somewhat paradoxical because HRs are emerging stationary space use patterns generated by movement (rather than point) processes (Benhamou 1989; 1990; Börger et al. 2008; Van Moorter et al. 2009).

A serial correlation does not matter by itself in kernel density estimation (Fieberg 2007). The key issue is to obtain a representative sample of locations, that is, a sample acquired over a time long enough to let the animal walk around within its whole HR, irrespective of the degree of serial correlation (Laver & Kelly 2008; Otis & White 1999). A major point in kernel density estimation is the choice of the smoothing parameter ( $h$ ), which



corresponds to the standard deviation of the kernel function involved and so controls the influence radius of any location in the density estimation. Higher spatial resolution requires less smoothing, but a minimum amount of smoothing, inversely related to mean location density, is nevertheless necessary to reliably estimate a continuous density function from discrete locations (Silverman 1986). Thus, using an  $h$  value substantially lower than the least squares cross-validated value  $h_{lscv}$  (or some other smoothing parameter reference; see Horne and Garton 2006) in the classical kernel method tends to artefactually generate too high density estimates at recorded locations and too low density estimates in-between. Applied to locations presumed to be unlinked, but in reality serially correlated, this minimum smoothing constraint usually results in oversized  $h$  values, leading to HR representations encompassing too large, never visited areas (see example below). Removing the serial correlation through location subsampling is clearly counterproductive, as it results in a lower mean location density involving a larger smoothing and thereby a lower resolution (de Solla et al. 1999).

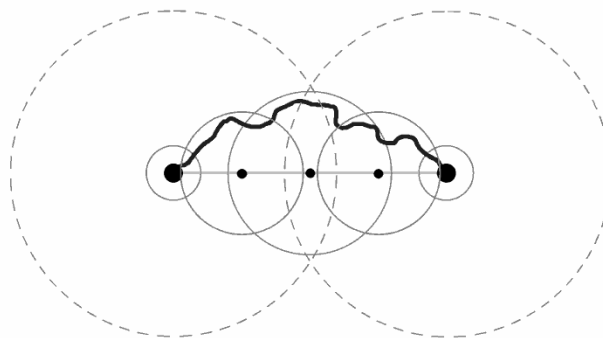
Our first aim was to improve biological relevance of UD estimates by developing a movement-based kernel method that explicitly incorporates local movement information supplied by serial correlation, as well as activity information. Indeed, mainly interested in the intensity with which an animal actively uses, rather than simply occupies, the various habitat patches of its home range, we deliberately focused on active rather than global UDs by assuming that space use intensity is proportional to activity time (rather than global time including resting bouts) spent by unit area. To estimate active UDs with better resolution, we assumed that, when locations are serially correlated, probability of finding the active animal at some intermediate time should distribute preferentially in the local movement direction (i.e. along the track segment linking the preceding and following recorded locations) rather than uniformly in any direction, as occurs in the classical kernel method. Thus the wide and isotropic location-based smoothing used by the classical method can be advantageously replaced by a narrow and locally anisotropic movement-based one. In addition, even with reduced smoothing, kernel-based UDs tend to overflow beyond obvious boundaries, corresponding to curvilinear elements segregating high location density areas on one side from areas animals clearly never used on the other side. Both topographical barriers, which physically restrict animal movements, and behavioral constraints, corresponding for example to territory borders, may be involved. As kernel density estimation assumes smooth transitions in location densities, abrupt changes due to a boundary will result in biased estimates in its vicinity (on both sides). Our second aim was therefore to eliminate boundary

biases by generalizing in 2 dimensions a method initially proposed in 1 dimension by Silverman (1986). We illustrated our methods using one example about the UD of an African buffalo (*Syncerus caffer*) herd that intensively exploited pastures along the south-western bank of a river.

## C. Methods

From a general point of view, consider a dataset of fixes acquired at a time interval  $T$  small enough to warrant that successive locations are serially correlated, and an associated dataset of binary activity status (activity or resting), acquired with a high rate  $f$  ( $f > 1/T$ ). Call  $D_i$  the length of the  $i^{\text{th}}$  track segment (i.e., the distance between recorded locations at times  $i-1$  and  $i$ ) and  $a_i$  the number of active intervals obtained for this segment. The proportion of activity time is therefore  $P_i = a_i/(fT)$ , and the efficient speed of movement is  $S_i = D_i/(P_iT) = fD_i/a_i$ . In the illustrative example below, we equipped a female of the buffalo herd with a Global Positioning System (GPS) collar (4400M by Lotek Wireless Inc., Newmarket, ON, Canada) acquiring a location every 180 min. We monitored activity and resting periods with an 8-bit activity sensor (included in the collar) quantifying back and forth head movements for 5-min intervals ( $f = 0.2 \text{ min}^{-1}$ ). Based on the way activity signals varied in known situations, we considered that a value  $>15$  meant that the animal was active during the corresponding 5-min interval. With  $T = 180$  min, the number of active 5-min intervals  $a_i$  of a given track segment  $i$  ranged between 0 and  $fT = 36$ , and we therefore computed the proportion of activity time for this segment as  $P_i = a_i/36$ . As grazers, buffalos continually move when foraging. Consequently, we systematically attributed short track segments ( $D_i < 50$  m) to resting behavior, whatever the value of  $a_i$  obtained, so as to eliminate possible false activity detections (e.g. animal at rest but disturbed by flies).

As noted above, space use probability densities based on serially correlated locations should distribute preferentially in the local movement direction rather than uniformly in any direction and, as space use intensity is equal to the activity time spent by unit area, they should also be inversely proportional to the local efficient speed  $S_i$ . We easily fulfill these 2 requirements by interpolating a series of additional equidistant locations along the track segments with an inter-location distance  $d_i$  proportional to  $S_i$ . Redistributing probability densities in this way results in interpolated locations whose number per unit length acts as a proxy of relative space use intensity along the segment considered.



**Figure 11. Basic principle of kernel-based utilization distribution (UD) estimation. It consists in setting circular bivariate probability density functions with a standard deviation equal to the smoothing parameter on every location and to sum them over space. In this schematic bird-eye view, these functions are represented by dashed (classical kernel method) or solid (movement-based kernel method) grey circles, with a radius proportional to their standard deviation. The classical method, in which recorded locations (big black dots) of an animal path (black curve) are taken into account as if they were unlinked, involves a large smoothing factor. In contrast, the movement-based kernel method, which rests on interpolated locations (small black dots) generated along the track segment (solid grey straight line segment) with a density proportional to the activity time spent there, makes it possible to apply a smoothing parameter that increases from the segment endpoints to the midpoint but remains lower than the one applied in the classical kernel method.**

The smoothing parameter can then be set to a value as small as desired just by increasing the interpolation rate (see below). However, restricting space use to narrow corridors overlaid on the track segments (Doerr & Doerr 2005; Ostro et al. 1999) is objectionable because an animal is generally unlikely to move in a straight line between any 2 successive recorded locations, except in the particular case where fixes are acquired with a very high rate. Rather, in agreement with Brownian bridge theory (Horne et al. 2007), intermediate (interpolated) locations along a track segment should be characterized by an uncertainty (and therefore by a smoothing parameter) that increases with the product  $t(P_i T - t)$  of the activity time  $t$  elapsed from the previous recorded location and the activity time  $P_i T - t$  remaining to reach the following one. Uncertainty thereby takes its local largest value at segment midpoints (Figure 11).

The actual way locational uncertainty varies along a given track segment may depend on the type of movement behavior involved and the structure of the habitat traversed. According to Brownian bridge theory, an interpolated location lying at distance  $tS_i$  from the previous recorded location should act as the center of a circular bivariate Gaussian distribution of the potential locations of the animal at time  $t$  whose variance is proportional to  $t(P_i T - t)/(P_i T)$ . The time interval  $T$  is not necessarily constant (and so will be noted  $T_i$ ) and

may change because of possibly different (inter-individual level) or varying (intra-individual level) acquisition schedules. Even with a fixed schedule,  $T$  is also liable to change to a large extent (multiplied by  $\geq 2$ ) because of some missing fixes due to recording failures, and movement information provided by fixes obtained too long apart may be dubious. Another issue is the variability to be attributed to recorded locations, which should not be restricted to the recording inaccuracy but should also incorporate a random animal behavior component (see below). Additional theoretical considerations are likely to provide complex mathematical expressions of the smoothing parameter that are valid only in restricted cases where basic assumptions made about movement behavior are fulfilled. We therefore chose to rely on the simplest smoothing parameter formula able to capture the essence of the phenomenon:

$$h_i(t) = [h_{\min}^2 + 4t(P_i T_i - t)(h_{\max}^2 - h_{\min}^2)/(P_i T_i T_{\max})]^{0.5}$$

where  $T_{\max}$  is the largest time interval assumed to provide sufficiently reliable movement information, involving that no location interpolation is made for larger intervals,  $h_{\min}$  is the lower limit of  $h_i(t)$ , which applies to any recorded location ( $t = 0$  or  $t = P_i T_i$ ), and  $h_{\max}$  is its upper limit, which applies to the midpoint of any track segment lasting  $T_{\max}$  during which the animal was always active ( $P_i = 1$ ). The value of  $h_i(t)$  applying to the midpoint of a segment of smaller duration ( $T_i < T_{\max}$ ) or involving some resting ( $P_i < 1$ ) corresponds to a local maximum  $< h_{\max}$ .

In practice, we divide the  $i^{\text{th}}$  track segment in  $n_i = \text{round}(P_i T_i / \tau)$  intervals with length  $d_i = D_i / n_i = \tau S_i$ , where  $\tau$  is the interpolation time interval, by  $n_i - 1$  interpolated equidistant locations, and we compute the smoothing parameter for the  $m^{\text{th}}$  (with  $m = 0, 1, \dots, n_i$  and  $1 \leq n_i \leq T_{\max} / \tau$ ) location of this track segment as

$$h_i(m) = [h_{\min}^2 + 4m(1 - m/n_i)(h_{\max}^2 - h_{\min}^2)\tau/T_{\max}]^{0.5}$$

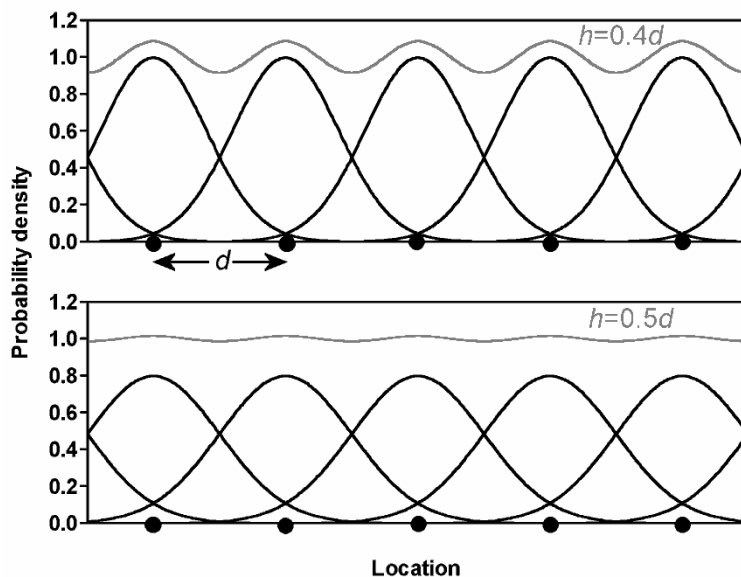
The smoothing parameter so takes the minimum value  $h_{\min}$  at any recorded locations (corresponding to  $m = 0$  or  $m = n_i$ ) and reaches its local maximum value at the midpoint(s) ( $m = n_i/2$  if  $n_i$  is pair, or  $m = n_i/2 \pm 0.5$  otherwise). In this way, we obtain  $N$  (recorded or interpolated) locations  $(x_k, y_k)$  and associated values of smoothing parameter  $h_k$  (with  $k = 1, 2, \dots, N$ ) and we estimate space use density  $U_Q$  at the center  $(X_Q, Y_Q)$  of any quadrat  $Q$  of a virtual grid overlaid on the whole environment using a circular bivariate Gaussian kernel function as:

$$U_Q = \frac{1}{2\pi N} \sum_{k=1}^N \frac{1}{h_k^2} \exp \left[ -\frac{(X_Q - x_k)^2 + (Y_Q - y_k)^2}{2h_k^2} \right]$$

The fraction of UD in quadrat  $Q$  is therefore equal to the product of  $U_Q$  by the quadrat area.

If the smoothing parameter  $h$  was constant, the kernel-based continuous probability density estimated from a series of discrete equidistant locations (i.e., involving a constant density) set along a given track segment should also be constant (except too close to the segment endpoints because of edge effects). This constraint is fulfilled with  $d_i < h$ , i.e.,  $\tau < h/S_i$ . Otherwise, the estimated density will present parasitic sinusoidal oscillations, which remain negligible for  $d_i < 2h$  (Figure 12). With a smoothing parameter  $h_i(m) \geq h_{min}$  progressively increasing from the 2 segment endpoints to the midpoint, the probability density will not be constant but slightly U-shaped and will also show noticeable additional parasitic sinusoidal oscillations for  $d_i > 2h_i(m)$ . Consequently, we can set  $h_{min}$  to a value as small as desired by using an interpolation time interval  $\tau$  sufficiently small to warrant  $h_{min} > d_i/2$  for most tracking intervals. In principle, still higher interpolation rates will lead to similar results at the cost of larger UD computation times. However, to avoid to downgrade the temporal resolution of activity information ( $f^{-1}$ ), it is preferable to express the interpolation time interval as  $\tau = (pf)^{-1}$ , where  $p$  is a positive integer. The interpolation rate  $\tau^{-1}$  should therefore be at least equal to  $f$ .

The movement-based kernel method eventually requires setting the lower and upper limits of the smoothing parameter,  $h_{min}$  and  $h_{max}$ , instead of a single  $h$  value in the classical kernel method. The choice of these 2 values is more a biological than mathematical matter. Obviously  $h_{min}$  must be at least equal to the standard deviation of the localization errors and must also integrate uncertainty of the habitat map when UDs are computed for habitat preference analyses. Beyond these technical constraints,  $h_{min}$  should also incorporate a random component inherent to animal behavior as any recorded location, even if accurately recorded and plotted on a reliable map, is just a punctual sample of possible locations at which the animal may be found at that time, given its current motivational state and history. Consequently,  $h_{min}$  should be large enough to encompass potential locations occurring in the same habitat patch as the recorded location.



**Figure 12. Relationship between smoothing parameter and location density. The sum (grey curves) of Gaussian probability density functions (black curves) centered on equidistant locations with inter-location distance  $d$  and having a standard deviation (smoothing parameter)  $h$  will present parasitic sinusoidal oscillations that are clearly noticeable for  $h < 0.5d$  but remain negligible otherwise (they fully disappear for  $h > d$ ). For analogous reasons, the smoothing parameter of the classical kernel method should not be lower than a threshold (such as  $h_{lscv}$ ) that is inversely related to mean density of recorded locations. In the movement-based kernel method, we can set the smoothing parameter  $h$  to a value as small as desired by increasing the density of interpolated locations (through interpolation time  $\tau$ ) along every track segment.**

The upper limit  $h_{max}$  should be set to a value that is directly related to  $T_{max}$ , as a larger track segment duration potentially involves a larger uncertainty at the segment midpoint. If several  $T_{max}$  values may be used, setting  $h_{max}$  to a value such that the difference  $h_{max}^2 - h_{min}^2$  is proportional to  $T_{max}$  warrants that  $h_i(m)$  is independent of the chosen  $T_{max}$  value. With short tracking intervals ( $T_i < T_{max}/2$ ), this difference can be consistently estimated as half the mean activity time-corrected squared distance:

$$h_{max}^2 - h_{min}^2 \approx \frac{1}{2n} \sum_{i=1}^n \frac{g_i^2 (P_i T_i + P_{i+1} T_{i+1}) T_{max}}{4 P_i T_i P_{i+1} T_{i+1}} = \frac{T_{max}}{8n} \sum_{i=1}^n \delta_i^2 (P_i^{-1} T_i^{-1} + P_{i+1}^{-1} T_{i+1}^{-1})$$

where  $g_i$  is the distance between the recorded location  $\mathbf{z}_i = (x_i, y_i)$  and the most likely animal location at time  $t = P_i T_i$  if  $\mathbf{z}_i$  was missing,  $\mathbf{z}_{i-1} + (\mathbf{z}_{i+1} - \mathbf{z}_{i-1}) P_i T_i / (P_i T_i + P_{i+1} T_{i+1})$ , computed for all couples of successive tracking intervals  $T_i$  and  $T_{i+1}$  with  $T_i + T_{i+1} < T_{max}$ , and with  $P_{i+1} T_{i+1}/2 < P_i T_i < 2 P_{i+1} T_{i+1}$  and  $S_{i+1}/2 < S_i < 2 S_{i+1}$  so as to restrict mean computation to movements globally homogeneous between  $\mathbf{z}_{i-1}$  and  $\mathbf{z}_{i+1}$ . For larger tracking intervals ( $T_i > T_{max}/2$ ) the value of  $h_{max}$  can be roughly estimated from the directional correlation of the recorded movements, i.e., the tendency to move more or less straight for a while (Benhamou 2004;

Benhamou 2006). With straight movements, characterized by a high mean cosine of changes of direction, locational uncertainty does not increase much along track segments, and  $h_{max}$  should therefore be set to a value slightly larger than  $h_{min}$ . In contrast, with tortuous movements, involving a mean cosine of turns close to zero (Brownian motion), the uncertainty becomes high, and at mid-time between any 2 recorded locations, the animal may be far from the segment midpoint. As the smoothing parameter acts as a standard deviation in the kernel function,  $h_{max}$  should not be larger than half the mean distance the tracked animal is expected to move for time  $T_{max}$  when fully active. Intermediate values of the mean cosine of turning angles should translate into intermediate  $h_{max}$  values.

In the illustrative buffalo example below, we observed that GPS locations acquired at  $T = 180$  min were serially correlated, but that movement information provided by locations after a 360-min delay (due to failures in satellite linking) was dubious. We therefore set the value of  $T_{max}$  to 180 min. With a mean distance of about 1 km moved in 180 min, the upper limit  $h_{max}$  of the smoothing parameter should be <500 m. As the movement recorded at 180-min intervals was characterized by a mean cosine of turning angles of about 0.3, we estimated that we could set the upper limit of the smoothing parameter to  $h_{max} = 300$  m. We also considered that, given the patchiness level of the habitat, we could reasonably set the lower limit of the smoothing parameter to  $h_{min} = 100$  m, although uncertainties linked to GPS locations were lower (approx. 15 m). We interpolated locations with  $\tau = 5$  min, resulting in inter-location distances that remained  $< 2h_{min}$  for 99% of track segments, and applied the smoothing parameter  $h_i(m) = 100[1 + 0.889m(1 - m/n_i)]^{0.5}$  with  $m = 0, 1, \dots, n_i$  and  $1 \leq n_i \leq 36$ .

We now examine how to eliminate boundary biases. Space use estimates in quadrats close to a boundary that blocks animal movement are biased because the kernel density estimator incorrectly evaluates boundary regions that in reality are part intensively used and part unused. Values obtained will be either overestimated (they should be null) if quadrats lie on the unused side or underestimated if they lie on the used side. The bias is greatest for quadrats in direct contact with a boundary, where space use will be under or over-estimated by about half its actual value. To correct these biases, we propose to extend in 2 dimensions a method introduced by Silverman (1986) in 1 dimension, that is, to reset space use to zero for quadrats lying on the unused side of a boundary and, for quadrats lying on the used side, to estimate space use by considering both the locations occurring there and their mirror-images with respect to the boundary.

For this purpose, we first model each boundary as a series of  $n \geq 1$  contiguous straight line segments, specified by the boundary coordinates  $(X_j, Y_j)$  with  $j = 0, 1, \dots, n$ , and corresponding to either boundary endpoints or junctions between successive segments. Closing a boundary to exclude an inaccessible area inside the HR or to represent the outside HR perimeter of a strictly territorial animal requires to set  $X_n = X_0$  and  $Y_n = Y_0$  (with  $n \geq 3$ ). In practice, we can obtain the coordinates of topographical boundaries either using a hand-held GPS receiver in the field or from a topographical map, whereas we can specify territorial boundaries from coordinates of the outmost animal locations. Length  $l_j$  and orientation  $\theta_j$  of any boundary segment  $j$  are

$$l_j = [(X_j - X_{j-1})^2 + (Y_j - Y_{j-1})^2]^{0.5}$$

$$\theta_j = \arctan_2(Y_j - Y_{j-1}, X_j - X_{j-1}),$$

where  $\arctan_2$  is the geometric arctangent function ( $\arctan_2(Y, X) = \arctan(Y/X) \pm b 180^\circ$ , with  $b = 0$  for  $X > 0$  and  $b = 1$  for  $X < 0$ , expressed in the restricted range  $[-180^\circ, 180^\circ]$ ). Angular value of the junction located at  $(X_j, Y_j)$  and linking segments  $j$  and  $j+1$  is  $\alpha_j = \theta_{j+1} - \theta_j$ , expressed in the restricted range  $[-90^\circ, 90^\circ]$ . Two useful derived angular parameters are the tangential direction at the junction location,  $\omega_j = \theta_j + \alpha_j/2 = \theta_{j+1} - \alpha_j/2$ , and the orthogonal bisector direction,  $\delta_j = \omega_j - 90^\circ$ .

The potentially biased areas correspond to the 2 adjacent lanes running in parallel along the used (internal lane) and unused (external lane) sides of any given boundary (Figure 13). The lane width  $w$  represents the influence radius of the kernel function used. For a Gaussian kernel function with a constant smoothing parameter  $h$ , the influence becomes negligible beyond  $3h$ . For a smoothing parameter varying between  $h_{min}$  and  $h_{max}$ , a reasonable choice consists in taking  $w = 2h_{max}$ . Number of boundaries and number of segments in a given boundary are not limited, and lanes of the same type may overlap. However, to avoid possible interferences between segments and junctions of the various parts of a boundary, the restrictions  $|\alpha_j| \leq 90^\circ$  and  $l_j \geq w$  apply for any junction and segment. The smallest inaccessible area occurring within a HR that can be excluded is therefore a  $w$ -side square. Using reduced smoothing parameters makes it possible to model boundaries with a better resolution.

The easiest way to correct boundary biases rests on some boundary-based coordinate transformations. For any point  $(x, y)$  occurring in the vicinity of a given boundary



and corresponding to either an animal location or a quadrat center, transformed Cartesian coordinates  $(x_j', y_j')$  in the frame of reference based on the  $j^{\text{th}}$  segment are:

$$x_j' = (x - X_{j-1})\cos(\theta_j) + (y - Y_{j-1})\sin(\theta_j)$$

$$y_j' = (y - Y_{j-1})\cos(\theta_j) - (x - X_{j-1})\sin(\theta_j),$$

and polar coordinates (distance and direction) with respect to the  $j^{\text{th}}$  junction are:

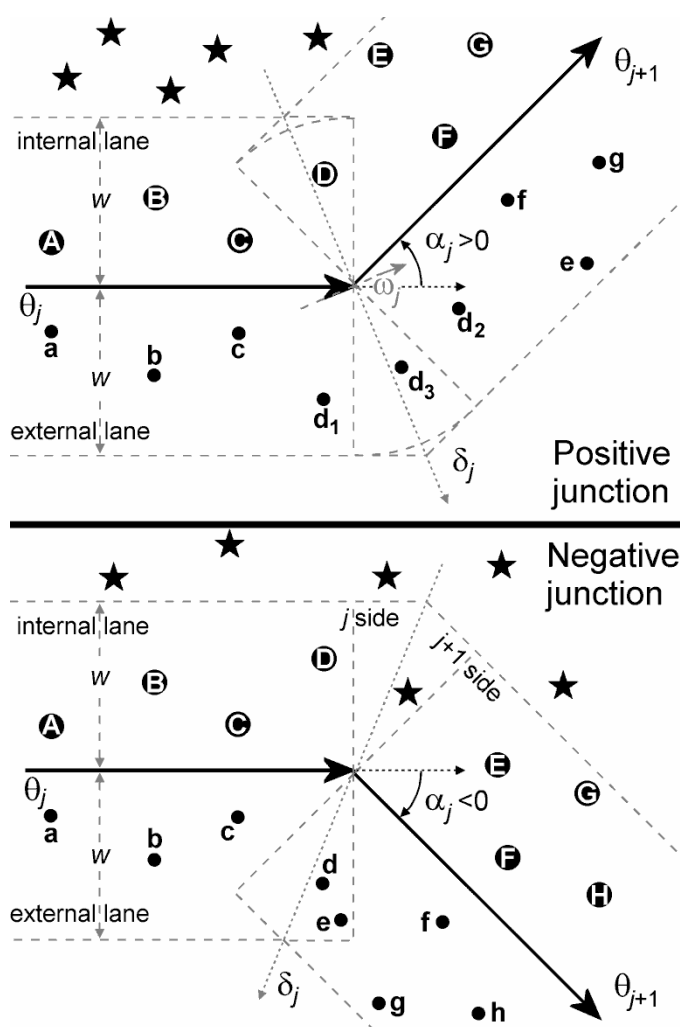
$$r_j = [(x - X_j)^2 + (y - Y_j)^2]^{0.5}$$

$$\varphi_j = \arctan2(y - Y_j, x - X_j) - \varphi_j$$

Rapport-Gratuit.com

Figure 13. Correcting biases occurring on the used side of a multi-segment boundary.

The preceding ( $j^{\text{th}}$ ) and following ( $(j+1)^{\text{th}}$ ) boundary segment, represented as solid vectors, form a positive or negative junction of magnitude  $\alpha_j$ . Stars stand for locations that do not generate any mirror-images because they are outside the internal lane or inside the internal lane but within a negative junction. Other animal locations are represented by large dots with upper case letters and their mirror-images are represented by small dots with corresponding lower case letters. A location within a positive junction, such as location D in the top panel, generates 3 mirror-images: one with respect to the  $j^{\text{th}}$  boundary segment ( $d_1$ ), one with respect to the  $(j+1)^{\text{th}}$  boundary segment ( $d_2$ ), and one with respect to the virtual segment oriented along the tangential direction  $\omega_j$  ( $d_3$ ). Any mirror-image contributes to the kernel density estimation at all quadrat centers lying within  $w$  of it on the internal lane, except if it is located within a negative junction. The contribution of mirror-images is then restricted to the quadrat centers subject to the additional constraint of lying on the side of the bisector axis  $\delta_j$  harboring the location that generates the mirror-image in question. For example, in the bottom panel, mirror-images  $d$  and  $e$  will contribute only to the kernel density estimation at quadrat centers lying on either the  $j$  or  $(j+1)$  side, respectively, of the axis  $\delta_j$ .



To distinguish used and unused sides of any boundary, we label coordinates  $(X_j, Y_j)$  in an order such that, for any point  $(x, y)$  close to a boundary segment  $j$ , we get  $y_j' > 0$  if this point lies within the HR and  $y_j' < 0$  otherwise. Thus, for a simple boundary made of one segment orientated east-west ( $\theta_1 = 0$ ), and thereby defined by the 2 endpoints  $(X_0, Y_0)$  and  $(X_1, Y_1)$  with  $Y_1 = Y_0$ , we would label western and eastern endpoints either 0 and 1 or 1 and 0, depending on whether the animal settled its HR north or south of the boundary, respectively. For more complex boundaries, a counter-clockwise junction ( $0 < \alpha_j \leq 90^\circ$ ) will delimit a convex HR area, whereas a clockwise junction ( $-90^\circ \leq \alpha_j < 0$ ) will delimit a concave HR area. A closed boundary will involve globally counter-clockwise or clockwise ordered boundary locations, respectively, depending on whether it delimits the outer perimeter of a territorial HR or an inaccessible area inside a HR.

Correcting overestimation bias occurring on the unused side of a boundary simply means that we reset to zero the probability density estimation  $U_Q$  of the quadrats  $Q$  lying on the external lane. We determine most of these quadrats by looking at transformed coordinates  $(x_j', y_j')$  of their centers, which should satisfy the requirements  $0 < x_j' < l_j$  and  $-w < y_j' < 0$  for any given boundary segment. The remaining quadrats are those lying within external angular sectors  $\delta_j \pm \alpha_j/2$  of positive junctions. Their centers satisfy the requirements  $\cos(\phi_j) > \cos(\alpha_j/2)$  and  $r_j < w/\cos(|\alpha_j/2| - |\phi_j|)$  for any positive junction.

Correcting underestimation bias occurring on the used side of a boundary requires transitorily adding virtual locations on the external lane, set as mirror-images of animal locations on the internal lane, so as to obtain similar location densities on both sides. It is straightforward to compute the coordinates of mirror-images with respect to any given boundary segment, as these mirror-images have the same transformed abscissae  $(x_j')$  as the locations  $(x, y)$  that generate them, but have opposite transformed ordinates  $(-y_j')$ :

$$x_{\text{mirror-image}} = x_j' \cos(\theta_j) + y_j' \sin(\theta_j) + X_{j-1}$$

$$y_{\text{mirror-image}} = x_j' \sin(\theta_j) - y_j' \cos(\theta_j) + Y_{j-1}$$

This segment procedure must therefore apply to all animal locations satisfying the requirements  $0 < x_j' < l_j$  and  $0 < y_j' < w$ . However, the contribution of mirror-images to probability density estimations must concern only the internal lane of the boundary used to generate these mirror-images, not only to prevent apparition of non-null density values in wrong places (quadrat centers with  $y_j' < -w$ ) but also to consider only the relevant sub-set of mirror-images when  $\geq 2$  external lanes overlap.

In the vicinity of a positive junction, application of the above segment procedure to locations lying within the internal angular sector  $\delta_j \pm 180^\circ \pm \alpha_j/2$  correctly generates 2 mirror-images for each location, with respect to the boundary segments preceding and following the junction. Nevertheless, no mirror-images are generated within the opposite external angular sector  $\delta_j \pm \alpha_j/2$ . We must therefore generate a third set of mirror-images in this blind sector by applying a virtual segment procedure with respect to the tangential direction  $\omega_j$  similar to the one we used for actual boundary segments:

$$X_{\text{mirror-image}} = x_j^* \cos(\omega_j) + y_j^* \sin(\omega_j) + X_j$$

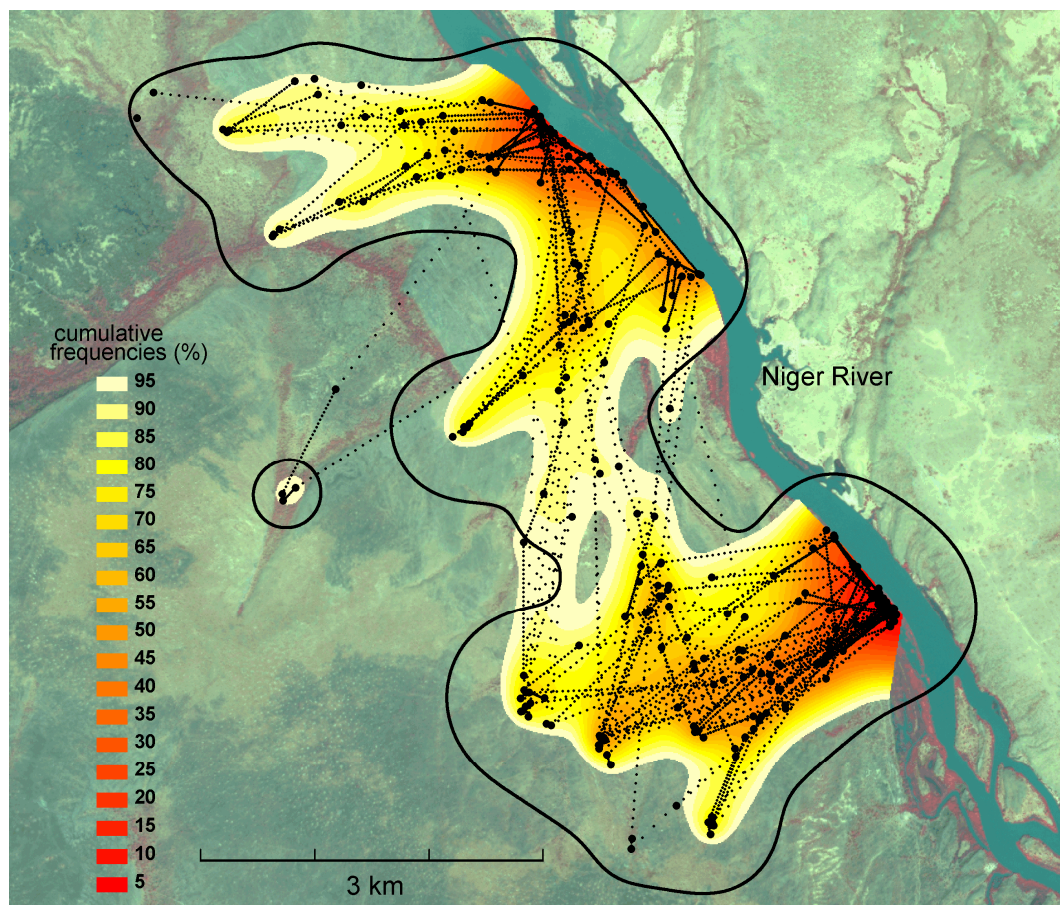
$$y_{\text{mirror-image}} = x_j^* \sin(\omega_j) - y_j^* \cos(\omega_j) + Y_j$$

with  $x_j^* = (x - X_j)\cos(\omega_j) + (y - Y_j)\sin(\omega_j)$  and  $y_j^* = (y - Y_j)\cos(\omega_j) - (x - X_j)\sin(\omega_j)$  applied to all locations satisfying the requirements  $-\cos(\phi_j) > \cos(\alpha_j/2)$  and  $r_j < w$  (Figure 13).

In the vicinity of a negative junction, the problem is reversed; the external angular sector  $\delta_j \pm \alpha_j/2$  is overexposed, as it contains mirror-images generated with respect to both the preceding and the following boundary segments. The density of mirror-images can be particularly high when successive negative junctions alternate with short segments (up to about 4 times the actual location density in the extreme case of an excluded  $w$ -side square). This is why the contribution of mirror-images located in any overexposed angular sector (i.e., those for which the inequalities  $\cos(\phi_j) > \cos(\alpha_j/2)$  and  $r_j < w/\cos(|\alpha_j/2| - |\phi_j|)$  hold true) to probability density estimations must concern only quadrat whose centers are bounded by the bisector  $\delta_j$  of the junction(s) involved (Figure 13).

## D. Results

In this illustrative example, we computed the UD of a buffalo herd. For this purpose, we applied our movement-based kernel method and we also considered the south-western bank of Niger River, which was never crossed, a topographical boundary. The areas encompassed within 95% UD isopleths were 14.1 vs. 30.9 km<sup>2</sup> (2.4 vs. 7.3 km<sup>2</sup> when considering only intensively used areas within 50% UD isopleths) if we computed the UD with the classical (location-based) kernel method and least-squares cross-validated smoothing parameter  $h_{lscv} = 460$  m (Figure 14). The volume overlap between the 2 UDs ( $\sum_Q \text{Minimum}(M_Q, L_Q)$ , where  $M_Q$  and  $L_Q$  are the fractions of UD in quadrat  $Q$  computed with the movement-based and location-based kernel methods) was only 61%.



**Figure 14.** Utilization distribution (UD) of the home range of a west African buffalo herd in late dry season 2007 (early Mar – late Apr). We computed the UD using the movement-based kernel method with smoothing parameter ranging between 100 m and 300 m on a  $10 \times 10$ -m virtual quadrat grid. Big dots represent locations recorded at 180-min intervals and tiny dots locations interpolated at 5-min activity intervals. We considered the south-western bank of the Niger River a boundary. The black contour corresponds to the 95% UD isopleth provided by the classical kernel method with least-squares cross-validated smoothing parameter  $h_{lscv} = 460$  m. The figure background corresponds to a scene taken by satellite Spot-5.

## E. Discussion

We designed new methods to improve kernel-based UD estimates by explicitly taking advantage of the movement information provided by serially correlated locations, and by taking obvious boundaries into account. As illustrated by the buffalo example, our methods prevented the estimated HR from largely stretching over regions never visited by the herd during the period considered, and thereby provided more reliable space use estimates for the areas that were really exploited.

With the emergence of automatic location systems such as GPS, getting representative samples of serially correlated locations is no more an issue for medium to large sized animals that can now easily be tracked for extended time periods at high acquisition rates. Smaller and highly active animals may move around within their whole home range in a shorter time. For such species, obtaining a representative sample of serially correlated locations may therefore require a shorter tracking time, but in turn a higher acquisition rate. As a result, the minimum sample size required to apply our method (about a few hundred serially correlated locations vs. about 50 independent locations in the classical kernel method; Seaman et al. 1999) appears to be independent of the animal's size. Low consumption GPS receivers powered by lighter batteries will certainly open promising perspectives for tracking small species in the future. Because of the lower accuracy and acquisition rate of the Argos location system, application of our method to animals tracked in this way should also be restricted to highly mobile species exploiting large areas such as pelagic seabirds (Weimerskirch et al. 2005). Our method may also apply to tiny animals such as insects tracked with harmonic radars (Ovaskainen et al. 2008), as well as to small mammals tracked with a manual or semi-automatic technique based on direct observation (Benhamou 1990; 1996). In turn, manual radiotracking is unlikely, in most cases, to fulfill the location sampling requirements in terms of accuracy, acquisition rate, and sample size.

The movement-based kernel method explicitly takes activity data into account and so results in activity rather than global UDs. Utilization distributions are useful to estimate the intensity with which various habitat types are used (Benhamou 1996; Marzluff et al. 2004; Millspaugh et al. 2006). Keeping or removing resting bouts in UD computation may have serious consequences on the results of such analyses. For instance, for a strictly nocturnal mammal that remains sleeping in a den during the day, keeping the resting time spent at the den in resource selection analysis will result in a strong preference to the habitat type where the den was located, thereby minimizing the actual importance of habitat types suitable for

foraging and other activities. An alternative would be to use the distance traveled (Buskirk & Millspaugh 2006). However, as an intensive use of the profitable areas generally involves not only more tortuous and thereby longer paths, but also slower movements, foraging intensity tends to be proportional to the activity time rather than distance traveled (Barraquand & Benhamou 2008; Benhamou 1992). Hence, activity UD estimates certainly provide the best means to estimate foraging habitat preferences. This holds true as well for species displaying multimodal (in time and space) resting distributions. In such polyphasic species, however, identifying resting bouts is difficult without the help of well calibrated activity sensors. When available, activity data are generally processed independently of location data (e.g. to compute activity rhythms) whereas, as we showed, activity data can also be used profitably to improve the biological relevance of UD estimates.

Activity is intimately related to movement. Even if an almost immobile animal can be active, a resting animal remains immobile. The movement-based kernel method involves an interpolation that redistributes activity time  $t$  along track segments, associated with a simple expression of the smoothing parameter  $h_i(t)$ . Resting bouts occur necessarily at fixed (and potentially unknown for polyphasic species) locations and therefore should not be redistributed along track segments. For species that usually move when active (e.g. grazing herbivores such as buffalo), a short distance between 2 successive fixes will certainly indicate an animal at rest, but a medium distance may either correspond to intensive foraging behavior at low speed (involving a high local space use) or to a mixture of resting and high speed transit behaviors (involving a low local space use). The movement-based kernel method may be applied to such species when activity data are not available, provided it can be reasonably assumed that the animal is (almost) always active ( $P_i = 1$ ,  $S_i = D_i/T_i$ ), at least when the distance moved  $D_i$  is larger than a given threshold so as to remove major resting bouts. For species that do not need to move to forage intensively (e.g., browsing herbivores), even a short distance between 2 successive fixes may correspond to intense foraging or to resting. We therefore do not recommend applying the movement-based kernel method to these species when activity data are not available.

It is worth noting that, with a very high fix rate (e.g., a fix every 5 min for a buffalo), most movement information is already present in the initial series of recorded locations, and there is then no need to rely on the movement-based kernel method. Indeed, in this case, no interpolation is required, and the density of recorded locations makes it possible to use a small smoothing parameter in the classical kernel method framework. The results obtained



by the classical method based on active locations recorded at a high rate should be similar to those obtained with our movement-based kernel method applied to locations acquired at a lower rate. In some way, using the movement-based kernel method makes it possible to compensate for the missing recorded locations that would have been available if a higher rate was used.

The second improvement we introduced is a technique for eliminating HR boundary biases. An alternative is the Local Convex Hull method (Getz & Wilmers 2004; Getz et al. 2007), which was developed to avoid generating such biases by considering local neighborhood relationships of animal locations. Because it imposes a deterministic (rather than probabilistic) HR perimeter connecting the outmost locations, the Local Convex Hull method is useful to compute the UD of a HR restricted to a territory or of a HR including a fully excluded area without specifying boundary locations, but it tends to overlook space use in peripheral unbounded HR areas. Furthermore, as the Local Convex Hull method also ignores movement information, it is likely to provide UD estimates with a lower resolution than the movement-based kernel method.

A potential weakness of our method comes from its lack of standardized procedure for setting the minimum and maximum values of the smoothing parameter when the tracking interval is large ( $T_i > T_{max}/2$ ). The value of  $h_{min}$  and  $h_{max}$  we chose in the buffalo example subjectively appeared to provide a suitable trade-off between overexpanded HRs, encompassing large areas never used, and overcontracted HRs, reduced to a set of narrow corridors overlaid on the track segments. Fortunately, these values are not critical. Dividing or multiplying by two the values we initially used (i.e. setting  $h_{min} = 50$  m and  $h_{max} = 150$  m or  $h_{min} = 200$  m and  $h_{max} = 600$  m instead of  $h_{min} = 100$  m and  $h_{max} = 300$  m) just contracts or expands the HR area by about 20% (volume overlap between initial and either contracted or expanded UDs: 85%). Such variations are probably too large to allow for reliable inter-studies comparisons, but we can make reliable intra-study comparisons by setting the same smoothing parameters to all tracked individuals.

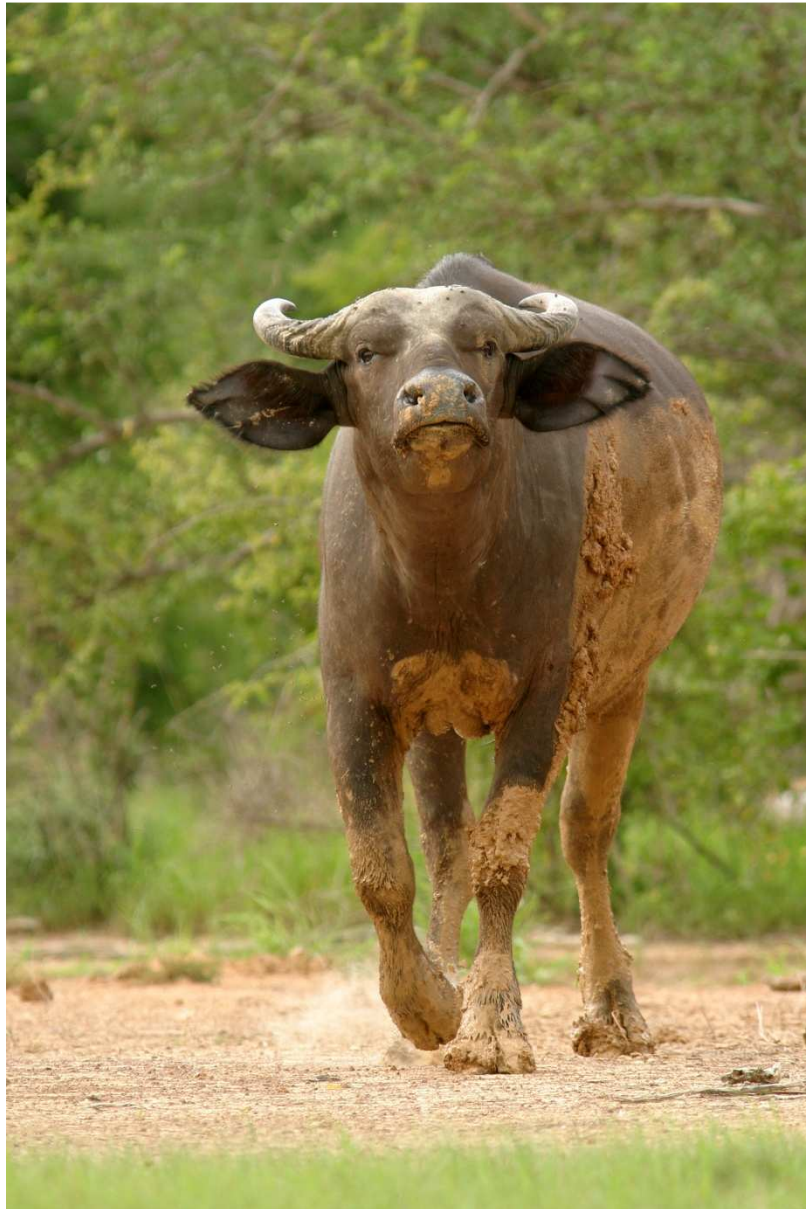
To implement our methods, we wrote a Pascal program that generates UD matrices with a header specifying their characteristics for effortless integration into a Geographical Information System. The program code is freely available upon request to the senior author and can run under most operating systems thanks to the FreePascal compiler 2.4 (freely available at [www.freepascal.org](http://www.freepascal.org)). The main parameters used can be easily set in the program without any knowledge of Pascal language.



Correctly estimating resource and habitat selection is of paramount importance for management and conservation purposes. It has recently been shown that most of the drawbacks that may be encountered when performing resource selection analyses can be avoided by computing habitat preference based on UD estimates rather than on raw locations (Millsbaugh et al. 2006). However, the large smoothing involved in classical (location-based) kernel-based UD estimates tends not only to attribute high space use estimates to areas never visited, but also to artefactually homogenize habitat preferences by lowering the differences in use of contiguous areas. By involving a reduced smoothing parameter and correcting biases occurring in bounded areas, our movement-based kernel method improves spatial resolution of UD estimates and their biological significance. Using this method should therefore make it possible to better estimate habitat preferences of many species.

## **F. Acknowledgments**

We thank G. Janeau for both his involvement in field work and his stimulating discussions about space use estimates. The buffalo example came from a current study funded by the French National Research Agency (ANR Mobility program, supervised by M-N. de Visscher). We thank Associate Editor G. White, N. Owen-Smith, and an anonymous referee for comments that improved our manuscript.



# Chapitre 4. Analyse comparative quantitative d'estimateurs du domaine vital

## MANUSCRIPT 2

### Quantitative comparison and selection of home range metrics for telemetry data.

Cumming G.S <sup>(1)</sup>, Cornélis D <sup>(2)</sup> (2010)

Diversity and Distributions (in review)

(1) Percy FitzPatrick Institute, DST/NRF Centre of Excellence, University of Cape Town, Rondebosch, Cape Town 7701, South Africa. E-mail [graeme.cumming@uct.ac.za](mailto:graeme.cumming@uct.ac.za). Tel. +27-21-650-3439. Fax +27-21-650-3295.

(2) CIRAD, Animal et Gestion Intégrée des Risques, Campus de Baillarguet 34398 Montpellier, France. E-mail [daniel.cornelis@cirad.fr](mailto:daniel.cornelis@cirad.fr)

**Keywords:** home range, telemetry, AUC, movement ecology, PTT, Argos, GPS, LoCoH, kernel, cluster



## A. Abstract

Home range metrics are widely used to address questions in ecology and conservation, but the quantitative basis for choosing and parameterizing metrics is weak. Home range estimates are ecological and statistical hypotheses that must balance Type I and Type II errors. We present a new approach to home range comparison, using the AUC statistic, and then use it to compare the performance of 4 standard home range metrics on data from 44 ducks (2 species) and 9 African buffaloes. Kernel density estimators appear to offer the best combination of ecological and statistical validity. Estimators that use Minimum Convex Polygons at any stage of the algorithm perform poorly and should be avoided. One of the future challenges in the field will be to develop multi-scale metrics that capture different hierarchical controls on animal movement, and we offer some suggestions for integrating hierarchical clustering and kernel-based approaches.

## B. Introduction

Home range metrics are widely used in ecology to describe the extent of habitat that an individual or population of animals uses. They are important and widely used tools for exploring a range of fundamental and applied ecological questions. For example, home range metrics have been used in studies of seasonal variation in energetic and life history requirements (Anderson et al. 2005; Kelt & Van Vuren 1999; Loveridge et al. 2009); habitat preference (Johnson 1980; Millspaugh et al. 2006; Thomas & Taylor 2006b); the influence of social status and competition on territory size and reproductive success (Schradin *et al.* 2010); and the areas that are needed for population viability (Akçakaya 2000; Irwin 2008; Woodroffe & Ginsberg 2000).

Home range (HR) metrics have become more sophisticated as computing and telemetry technology have advanced, and as the variety of applications of home range estimators has increased. Early analyses of home ranges typically delineated the home range using a minimum convex polygon (MCP) (Mohr 1947), which is the smallest area that includes all points and has no acute angles on its external boundary. MCPs include all of the animal resightings in a data set (or 95% in a 'peeled' MCP; Schoener 1981), but (1) tend to heavily overestimate home range areas and (2) ignore the distribution of space use within their borders. Although estimators that simply determine a home range boundary may be

useful in some cases (e.g., when the number of relocations is very low), HR estimators that take into account the utilization distribution of space use (and allow distinction between core and peripheral areas) are clearly more useful.

As the weaknesses of MCP approaches have become evident (Burgman & Fox 2003; Laver & Kelly 2008; Seaman et al. 1999), and as the kinds of questions posed by ecologists have become more spatially explicit, a variety of more rigorous methods have been developed (reviewed in Börger *et al.* 2008). Curiously enough, however, there is no single accepted statistic for comparing the quantitative estimates that are produced by different home range metrics. Although several possibilities have been proposed (e.g., Horne & Garton 2006), none of the current alternatives has the three desirable qualities of being (1) straightforward to quantify and interpret, (2) statistically rigorous, and (3) free of assumptions about the underlying statistical distribution of points.

In this paper we contribute to the quantitative basis for the comparison of home range metrics. We first lay down a set of criteria (both qualitative and quantitative) for consideration when selecting a home range metric. We then explain how a widely used statistic, the Area Under the Curve (AUC) of a threshold Receiver Operating Curve (ROC), can be used to compare home range metrics. Lastly, we use our new approach to evaluate the performance of four commonly used metrics on two sets of GPS satellite telemetry data derived from 44 individual birds of two different species (Red-billed Teal, *Anas erythrorhyncha*; and Egyptian Geese, *Alopochen aegyptiacus*, both in family Anatidae) and 9 individual buffalo (*Syncerus caffer*). As our analysis demonstrates, AUC statistics are useful for comparing between estimators and for fine-tuning parameter choices for any single metric.

## **B.1. Criteria for selecting home range metrics**

The selection of a home range metric for a given study can be viewed as feeding a data set through a set of three filters: philosophical, ecological, and statistical.

The philosophical filter focuses on the question of whether home range metrics are an appropriate approach for the kind, or broader class, of the specific problem that is under consideration. As with any study, analysis must be guided first and foremost by the research question and the scientific framework in which the study is being undertaken. There is a growing literature on approaches to exploring and understanding animal movement data, and it is possible that another approach will be more useful or more appropriate for

answering the kind of question that is being asked. Home range estimates should be undertaken when needed, rather than as a default starting point for telemetry data sets.

If the initial philosophical filter (i.e., that of the relevance of a home range metric for answering the research question in an ecologically meaningful way) is passed, we can then consider the ecological filter. This consists of an assessment of our understanding of the biology of the organism under study, the nature of the available data set, and the theoretical and applied questions that are to be answered. The selection of a given home range metric must be dictated first and foremost by ecological considerations. Even the use of poorly-fitting MCPs may be justified in some cases, for instance if the study is purely descriptive or if errors of exclusion have far higher consequences than errors of inclusion (e.g., when defining habitat for endangered species). The selection of ecologically relevant metrics is well discussed by other authors and since it is not our primary target in this paper, we refer the interested reader to Laver & Kelly (2008) or Kie *et al.* (2010) for further detail. A good discussion of sources of 'biotic error' in spatial estimation routines can be found in Fielding & Bell (1997).

The third filter, the statistical filter, is the focus of this paper. The basic considerations of good science dictate that once philosophical and ecological considerations have been met, home range estimates should use the soundest possible statistical approach. The definition of a home range metric is fundamentally a classification problem. A home range algorithm behaves as a spatial (and sometimes a temporal) classifier that must classify each location in a chosen area as a member or a non-member of the home range. In this context a home range metric can be viewed as a statistical hypothesis in which the classifier is contrasted with a 'random' home range or a weak first estimate, such as an MCP. Home range estimates that do no better than a random classifier (i.e., the equivalent of randomly designating a point in space as being inside or outside an animal's home range) should be rejected. In reality, of course, most home range metrics do better than random and the selection of a metric becomes a problem of determining which statistical hypothesis best fits the data. In solving this problem, both Type I and Type II errors (in this context, more easily thought of as errors of inclusion or commission and exclusion or omission) are important.

Kenward *et al.* (2001) suggested that "The solution must be to minimize the risk of Type I errors by *a priori* selection of estimators". More recently, Getz *et al.* (2007) have stated that "Obviously, a method that produces both smaller Type I and Type II errors than another is preferred, provided the method is not computationally difficult to implement".

Although this statement improves on the earlier focus on Type I errors, it ignores the point that the accuracy of a spatial classifier rests on a *trade-off* between two antagonistic sources of error. Increased Type I errors will generally result in decreased Type II errors, and vice-versa. Reducing errors of omission usually increases errors of commission, and vice-versa. A statistically sound home range metric will include the majority of resightings within the home range *and exclude an ecologically defensible number of non-resightings* from the home range. The primary statistical challenge thus lies in finding the metric that offers the best balance between the two kinds of error, while retaining ecological meaning.

In practical terms, home range metrics should be implementable on a normal desktop computer (although this particular parameter changes rapidly) and hence they should be computationally efficient, particularly for large data sets (i.e., >3,000 resightings). They also need to be robust to unusual data sets. For instance, 'holes' within a minimum convex polygon may reflect estimation errors or may be important exclusions (e.g., a human settlement occurs inside a protected area); and clusters that are surrounded by other clusters (e.g., littoral animals, such as sandpipers, that may use an island in the middle of a small lake as well as the lakeshore but not the water in between) should be detected.

Lastly, there is an increasing recognition in animal movement ecology that habitat use by animals is multi-scale (Boyce 2006; Boyce et al. 2003; Fortin et al. 2003; Mayor et al. 2007; Mayor et al. 2009). We are not aware of any home range analyses that have explicitly proposed multi-scale estimators, but this is an important subject for further research. A good home range estimator will facilitate the characterization and description of multi-scale habitat use, capturing not only core vs. periphery but also different 'islands' of frequently used habitat at different scales. These will often be areas used during different seasons or for different activities, such as breeding and foraging.

To summarize, we propose that *a priori*, a quantitatively sound home range estimator will: (1) optimize the trade-off between errors of omission and commission; (2) distinguish between high and low-use areas (i.e., indicate core and periphery); (3) be suitably sensitive to landscape features that constrain or alter animal movements, such as roads or fencelines, and be robust to unusual data, in the sense that the estimator should deal appropriately with examples in which the topology of habitat use is not a single, smooth polygon; (4) offer some indication of stratification within the broader home range, and ideally capture elements of multi-scale home range structure; and (5) be computationally efficient enough that it can be implemented on a laptop or desktop computer for large data sets.



## B.2. Statistical comparison of home range metrics

A useful parallel to the home range estimator problem - and indeed, a solution to what is virtually the same problem - comes from approaches to predicting species occurrences from environmental variables. Most measures for assessing the goodness of fit of species occurrence models are based on the error matrix ('confusion matrix', Table 2) which describes the numbers of true and false positives and negatives included at a given probability value (Cumming 2000; Cumming 2009). In statistical terms, all quantitative classifiers seek to optimize the tradeoffs between entries in the four cells of the confusion matrix, minimizing error and maximizing accuracy (Fielding & Bell, 1997).

		Actual	
		1	0
Predicted	1	a	b
	0	c	d

**Table 2. Confusion matrix, or error matrix, for a home range estimate. In this instance the 'actual' data are resightings and the 'predicted' data are the home range estimate. Within the study area, all cells will either contain resightings (1) or not (0). The home range estimate will classify each cell as being inside (1) or outside (0) the home range. A good classifier will yield high proportions of True Positives, a, and True Negatives, d. False Positives, b, are Type I errors; False Negatives, c, are Type II errors. The two antagonistic qualities that characterize classifier fit are captured by sensitivity ( $a/(a+c)$ ) and specificity ( $d/(b+d)$ ).**

Integrating the plot of sensitivity against 1-specificity over a range of probability thresholds (or in the case of home range metrics, isopleths) produces a measure termed the Area Under the Curve (AUC) of the threshold Receiver Operating Curve (ROC). The AUC provides an indication of the overall fit of the model to the data and hence offers a single metric of the goodness of fit (Cumming 2000; Fielding & Bell 1997). The use of the AUC in other contexts has been well documented and it will already be familiar to many readers, but it has not previously been applied to the comparison of home range estimators.

The AUC is not without weaknesses. In practice its value has been more as a comparative tool (i.e., for contrasting the results of competing models for the same data set, as with Akaike's Information Criterion) than as an absolute measure of model fit. Published concerns over AUCs (e.g., Peterson *et al.* 2008) arise primarily from the fact that the AUC is scale dependent. It is influenced by prevalence, which is the ratio of positive to negative values (in the context of home ranges, resightings to non-resightings) in the data, and hence by both the grain and extent of analysis (Cumming 2000). This means that 'absolute'

goodness-of-fit values cannot be assigned to an AUC value. For example, the AUC of a species occurrence model can be artificially inflated (without adding any ecological meaning) by increasing the extent of the analysis to include unsampled areas without species presences (Cumming 2000). Related statistics such as kappa, however, suffer from the same weakness. In fact, since nearly all frequentist statistics are influenced by sample size and correspondingly by the grain and extent of sampling, virtually any statistic that is applied to spatial data and does not explicitly correct for both grain and extent will be influenced by prevalence (Cumming 2009). The known problems with AUCs are not debilitating, but they do mean that the AUC must be used sensibly and with full awareness of its scale dependency. Fortunately, for home range data an 'absolute' measure of fit is not necessary because home ranges are unique to individuals or populations; what is more important is to know which of a set of competing estimators or parameters gives the best results for a given data set at a given scale, and the AUC of the ROC plot can perform this role admirably.

The AUC has also been criticized for not providing a definite cut-off point for inclusion or exclusion (species present or species absent); presence/absence delineation, when needed, is more readily determined by the use of simple heuristics, such as selecting as a threshold the probability value that includes 95% of known resightings (i.e., the 95% isopleth). This approach also presents little difficulty in the study of home range metrics, since it is already the standard approach for determining which points fall inside or outside a home range estimate; and if necessary, the choice of a different isopleth (e.g., a 50% isopleth for 'core area' analysis) can be justified by arguing its ecological meaning.

One further limit on the AUC must be noted. This applies to data sets in which multiple resightings occur from the same location (e.g., animals observed repeatedly near the same burrow or roosting site). Since the ROC plot traditionally uses binary (presence/absence) data to calculate specificity and sensitivity, most implementations of the AUC will treat cells as simply being occupied or unoccupied during estimation of goodness of fit. This means that the additional capabilities offered by algorithms (such as kernel estimators) that capture variations in point density within each grid cell will be ignored during AUC-based comparisons. In this paper this consideration is not important, but it would arise in the comparison of kernel-based methods to approaches that do not weight repeatedly resampled locations more highly than singly sampled locations.

### **B.3. An AUC-based comparison of home range metrics**

Given these criteria, and keeping in mind the ever-present caveat that ecological understanding has primacy over statistical accuracy, we compared a set of state-of-the-art home range metrics (Table 3) using the AUC statistic and data from 44 GPS-Argos tracked birds of two southern African species, Red-billed Teal (n=20) and Egyptian Geese (n=24). To further diversify the comparison we also compared results using data for 9 individually GPS-UHF tracked African buffalo. The numbers of resightings in each individual test data set ranged from 72 to 9697.

The results from an AUC-based assessment of a home range metric are scale-dependent. We thus ensured that all calculations for any single data set were performed using the same resighting data, at the same grain and extent, and on genuinely comparable outputs. Since some metrics (e.g., the kernel density estimator) generate raster files, and since the assessment as a whole is easier to programme using raster data, all home range estimates (i.e., whether the output was raster or vector) were converted to raster files at identical grain and extent for the calculation of AUCs.

GIS and statistical analyses were run in the software packages Arcview, R, Free Pascal, and Matlab. In R, we used the standard implementations offered in the *adehabitat/adehabitatHR* package as developed by Calenge (2006) and including the LoCoH algorithm developed by Getz *et al.* (2004; 2007). The Movement-based Kernel Density Estimator (MKDE) (Benhamou & Cornélis 2010) was computed using Pascal (duck data) and the *adehabitatHR* package (R Software, buffalo data). AUC estimation was performed independently in R (buffalo) and Matlab (ducks). For the duck data, R routines were called from within Matlab, allowing the use of Matlab functions for data manipulations and timing.

All routines for which times are presented were implemented in R and/or Matlab, running in Mac OSX v10.5.8 on the same MacBook Pro laptop computer with a 3.06GHz Intel Core 2 duo processor and 4GB of RAM. Implementation of any single estimator was halted after 2-3 days (or longer, in a few cases) if no result had been obtained.

A single base raster map for each individual resighting data set (i.e., for each animal) was created manually in ArcView at 0.005-degree resolution (ducks; i.e., c. 556m) or 100m (buffalo) and at an extent at which each point was at least 0.1 degrees (ducks; c. 11,000m) or 5,000m (buffalo) away from the edge. Although for less extensive data sets a finer resolution would be both feasible and biologically preferable, we wanted to keep everything as

consistent as possible when comparing between different methods and data sets. The base map was used for each estimator to determine both grain and extent, thus removing variation in scale and prevalence as potential confounding variables in the comparison of different estimators.

For the MKDE estimator as run on the duck data, a raster map was generated in UTM coordinates and the results were reprojected into geographic coordinates before AUC analysis. This was necessary because the MKDE routine uses UTM coordinates but the duck data in many cases span several UTM zones. The reprojection process meant that an exact match in the total number of cells was not always possible. However, prevalence (i.e., total number of cells scored as resightings as a ratio of the total number of cells in the raster file) for all MKDE analyses differed from prevalence in other analyses by a mean of just 0.0003 and was within 0.001 of the prevalence for other estimators in all cases. Differences of this magnitude affect only the fourth or fifth decimal point of the AUC and hence are not sufficiently large to influence the outcome of the comparison. The data for each individual buffalo, by contrast, fell within a single UTM tile.

We implemented each of the four home range estimators for all 44 ducks and 9 buffalo, with three exceptions: (1) Home range estimation for ClustHR was limited by the demands of processing time to data from 25 ducks and 7 buffalo data sets; and (2) due to minimum sample size requirements for the MKDE metric, we used data for only 38 ducks for this estimator.

**Table 3. Home range metrics that were compared, their computational basis, and details of the specific implementation used in the comparison. Obviously, many of our results for a given metric might be slightly improved on by tinkering with the finer details of each algorithm; we deliberately used the most standard implementation in each case to provide a justifiable basis for comparison.**

Home Range metric	How it works	Details of specific implementation
<p>Location-based Kernel Density Estimator (LKDE)</p>	<p>Widely used two dimensional kernel density estimator. Calenge (2006) states that the Utilization Distribution (UD) is the bivariate function giving the probability density that an animal is found at a point based on its geographical coordinates. The home range is defined as the minimum area in which an animal has some specified probability of being located. The functions used here correspond to the approach described in Worton (1995). The kernel method has been recommended by many authors for the estimation of the utilization distribution (e.g., Worton (1989; 1995)).</p> <p>The default method for the estimation of the smoothing parameter is the <i>ad hoc</i> method, i.e. for a bivariate normal kernel</p> $h = \text{Sigma} * n^{(-1/6)}$ <p>where</p> $\text{Sigma} = 0.5 * (\text{sd}(x) + \text{sd}(y))$ <p>which supposes that the UD is bivariate normal. The UD is then estimated over a grid.</p>	<p>Used default settings for the kernel UD routine in adehabitat (bivariate kernel, <i>ad hoc</i> smoothing method)</p>
<p>Movement-Based Kernel Density Estimator (MKDE)</p>	<p>Movement-based kernel density estimation (MKDE) (Benhamou 2011; Benhamou &amp; Cornélis 2010) is a further refinement of LKDE. This estimator takes advantage of the local movement information provided by the serial correlation between successive locations. MKDE also improves the biological relevance of kernel home range estimates by incorporating both boundary constraints to movement (i.e. physical or behavioral barriers) and activity sensor information.</p>	<p>Used the following parameters:</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- for duck data, D=10000, Lmin=50m, cs=556m, tau=5min, Tmax=250min.</li> <li>- For buffalo, D was automatically assessed using the plug-in (BRB.D) function; Lmin=50m, Hmin = 100m; tau=5min, Tmax=190min),</li> </ul>
<p>Cluster Home Range analysis</p>	<p>From the R help file (Calenge 2006): This method estimates home range using a modification of single-</p>	<p>Calculated contours for each data set from</p>

Home Range metric	How it works	Details of specific implementation
(ClustHR)	<p>linkage cluster analysis developed by Kenward et al (2001). The three locations with the minimum mean of nearest-neighbour joining distances (NNJD) form the first cluster. At each step, two distances are computed: (i) the minimum mean NNJD between three locations (which correspond to the next potential cluster) and (ii) the minimum of the NNJD between a cluster "c" and the closest location. If (i) is smaller than (ii), another cluster is defined with these three locations. If (ii) is smaller than (i), the cluster "c" gains a new location. If this new location belongs to another cluster, the two clusters fuse. The process stops when all relocations are assigned to the same cluster.</p> <p>At each step of the clustering process, the proportion of all relocations which are assigned to a cluster is computed (so that the home range can be defined to enclose a given proportion of the relocations at hand, i.e. to an incomplete process). At a given step, the home range is defined as the set of minimum convex polygons (MCPs) enclosing the relocations in the clusters.</p>	<p>isopleth 5 to 100 in intervals of 5 (i.e., 20 steps). The ClusterHR algorithm was too slow to run on sample sizes over about 3,000.</p>
Local Convex Hull (LoCoH)	<p>The LoCoH is based on the k-NNCH (Nearest-Neighbour Convex Hull) method described in Getz &amp; Wilmsers (2004). This algorithm selects a number <math>k</math> (specified by the user) of nearest neighbours around each of the <math>n</math> locations of the data set, and generates <math>n</math> MCPs. These MCPs are then sorted in ascending order of size (smaller MCPs capturing areas with a high density of points, and larger MCPs capturing areas with a lower density). The sorted MCPs are split into 10 classes of equal size and a spatial fusion generates 10 isopleths. Subsequent variants of this estimator (Getz et al. 2007) generate a utilization distribution using kernels built for each location and its nearest neighbours. The method is described by Getz and Wilmsers (2004) as 'a simple extension of MCP to a union of a set of local MCPs'.</p>	<p>Calculated contours for each data set from isopleth 5 to 100 in intervals of 5 (i.e., 20 steps). The smoothing parameter <math>k</math> was assessed from 10 to 50 for bird data sets and from 50 to 120 for buffalo data sets. The maximum AUC from each set of results (i.e., from home ranges produced at 5 different <math>k</math> values for each data set) was selected for comparisons.</p>

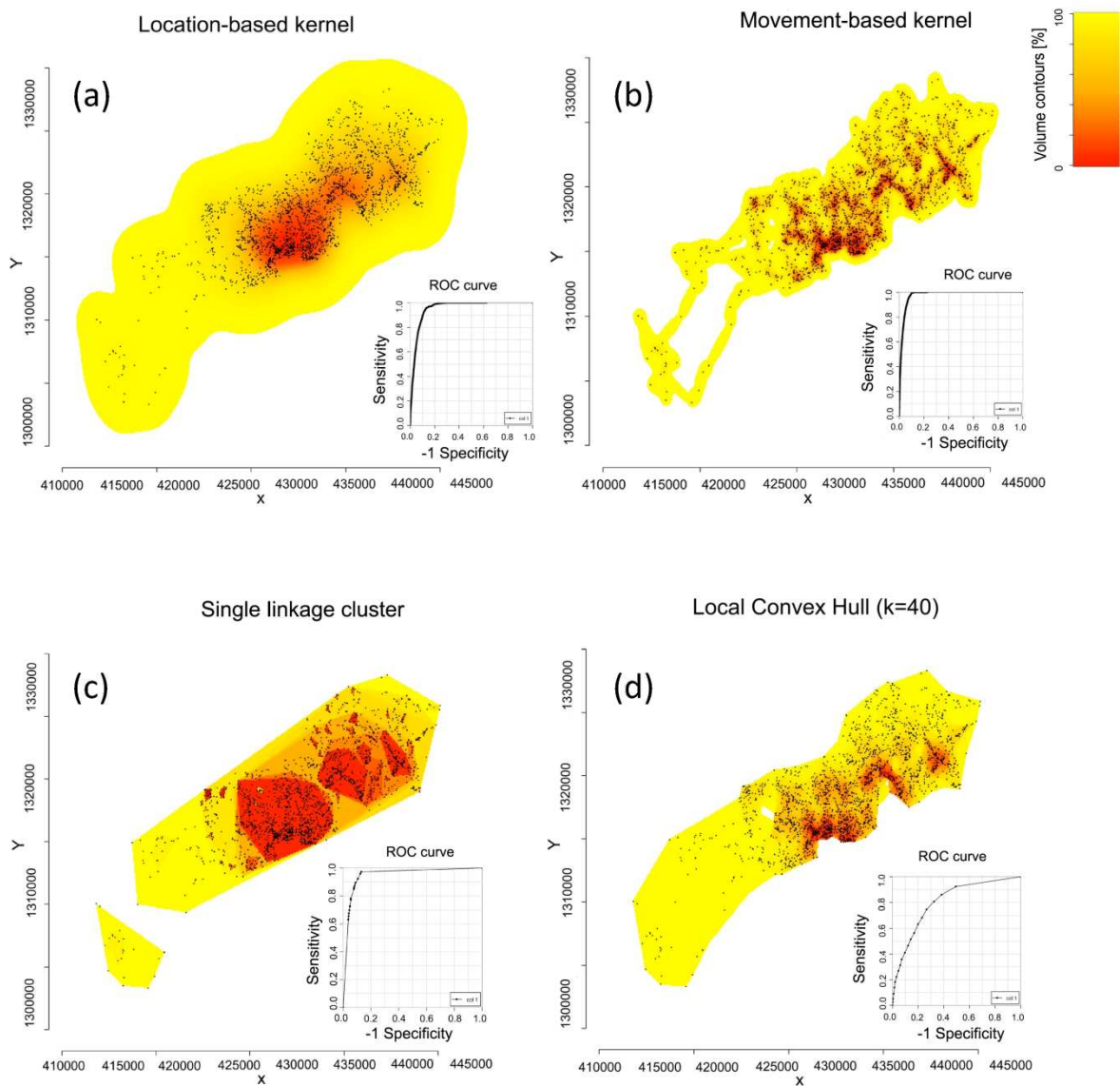
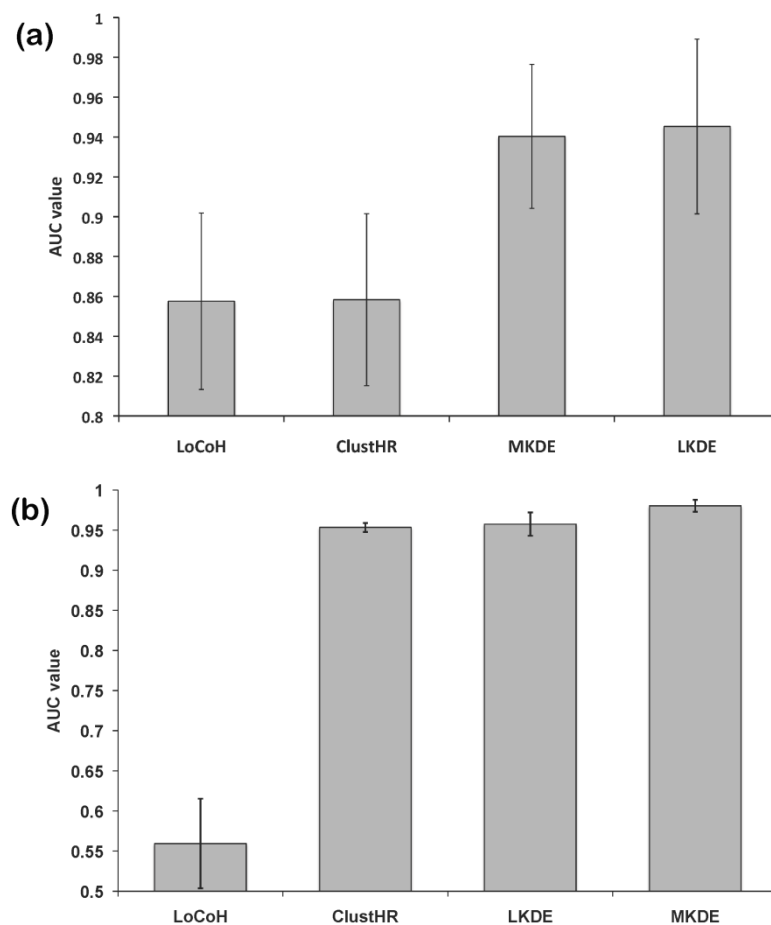


Figure 15: Example data set for a single buffalo, showing differences in home range estimates produced by different estimators considered in this paper: (a) LKDE, (b) MKDE, (c) ClustHR, (d) LoCoH. Estimator names and methods are explained in Table 31.

## C. Results

For the duck data, a Kruskal-Wallis (non-parametric) ANOVA on AUC results across the different estimators gave a strong significant difference between the four home range estimators ( $\chi^2=77.15$ ,  $p<0.000001$ ). Visual inspection of the results (Figure 15) and the means and deviations for each result set (Figure 16) suggested that the two MCP-based methods, LoCoH and ClustHR, were weaker than the other two methods. A Kruskal-Wallis ANOVA on the LKDE and MKDE results for the duck data did not yield a significant difference ( $\chi^2=0.95$ ,  $p<0.32$ ). The two kernel-based methods thus perform similarly on the duck data sets, and significantly better than the two MCP-based methods.



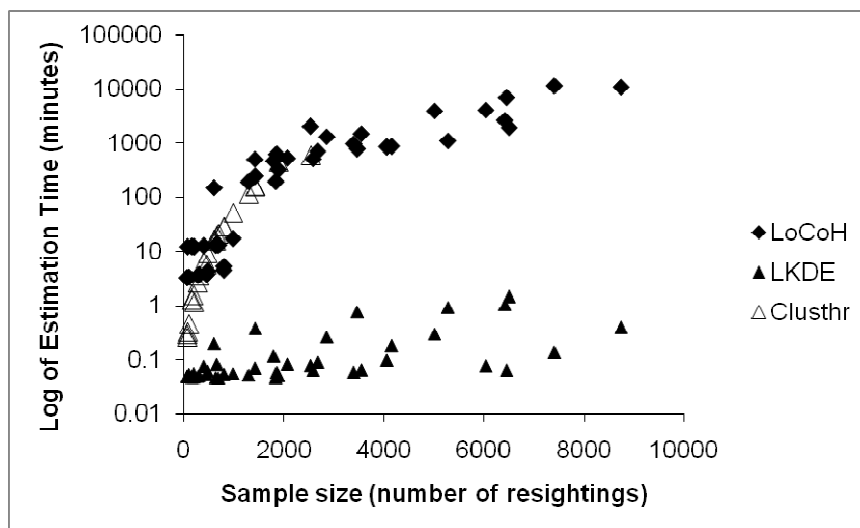
**Figure 16.** Bar chart showing mean  $\pm$  standard deviation of AUC values for different home range estimators, calculated using GPS telemetry data sets for (a) 44 individual ducks of two species; and (b) 9 individual African buffaloes. The heights of the bars are in increasing order from left to right. Estimator names and methods are explained in Table 1.

For the buffalo data, the Kruskal-Wallis ANOVA test identified a significant difference between estimators ( $\chi^2=28.8$ ,  $p<0.000002$ ) with the LoCoH algorithm performing



notably worse than the other estimators (Figure 16). With LoCoH excluded there was still a significant difference in the other three estimators using the same test (chi-squared=16,  $p < 0.0003$ ). In this instance, however, the ClustHR and LKDE estimators did not differ significantly (chi-squared=1,  $p < 0.3$ ) and the MKDE estimator performed better than the LKDE estimator (Kruskal-Wallis ANOVA, chi-squared=9.83,  $p < 0.0017$ ).

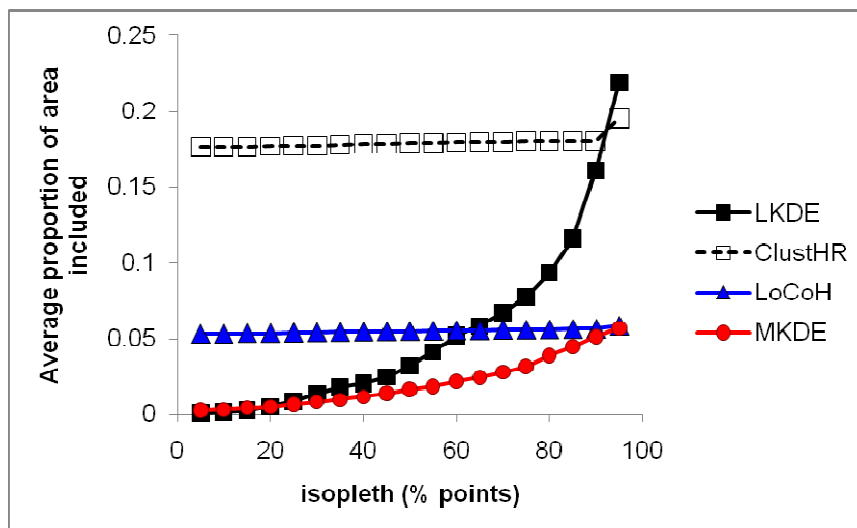
Home range/use density estimators differed widely in their implementation times, as compared using the duck data sets (Figure 17). The MCP-based estimators were far slower than the other alternatives. ClustHR took over 48 hours to run in R for many data sets. The LoCoH estimator was also slow to run in R, with an average time (i.e., averaged over  $k=10, 20, 30, 40$  and  $50$ ) of 20 hours. The largest data set for which it was attempted in R, with 8,740 resightings, took just over a week (7.6 days) to run. Estimation with LoCoH was routinely faster for smaller values of  $k$ , with  $k=10$  and  $k=50$  across all 44 data sets showing means of 979 minutes and 1585 minutes respectively. This difference is probably under-emphasized because higher values of  $k$  cannot be used for the smaller data sets, and so we had to use estimation times for the largest  $k$  that the data could support in several cases. Estimation times for LoCoH were faster in ArcGIS: for the largest dataset ( $n=9697$ ) processing time ranged between one ( $k=10$ ) and two ( $k=120$ ) hours.



**Figure 17. Scatterplot showing differences in estimation time with sample size for the bird data. The y axis is presented using a log scale because of the extreme points from LoCoH and Clusthr. MKDE was excluded from this figure because its run time is almost identical to that of LKDE.**

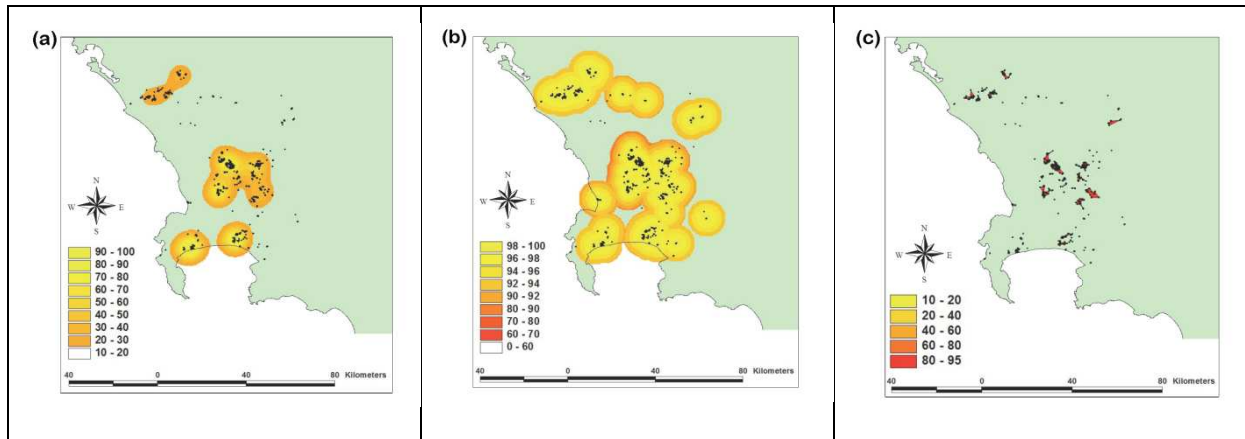
The kernel methods both run swiftly. These methods are feasible for large data sets and batch processing, generally taking less than ten minutes for even the largest data sets.

Similarly, AUC estimation (including mapping resighting coordinates onto home range raster maps) took less than a minute per data set.



**Figure 18. Average proportion of total extent of area under analysis (i.e., entire grid, not MCP) included by each estimator at each isopleth for 44 different birds (except for CLUST, for which n=25; and MKDE, for which n=38). Isopleth areas decline with increasing values in all cases. Note that since this analysis was undertaken using raster data at 0.005 degrees, the value for a given isopleth cannot be smaller than the multiple of 0.005 by the total number of grid cells in which any part of an isopleth falls. The relatively flat area profiles of the curves for LoCoH and ClustHR reflect both their initially rapid exclusion of points and their tendency to maintain at least some isopleth area in each cluster of points as isopleth values decline. By contrast, the kernel methods drop entire clusters of points at lower isopleth values, resulting in a better tradeoff in error rates.**

Differences in the total home range area estimated by different algorithms were substantial in some cases, particularly for the more extensive data sets. The exact nature of the differences depended on both the metric and the isopleth (Figure 18). For the duck data, for example, at the 95% isopleth the area described by LoCoH algorithm was an average of 14% smaller than that of the kernel density estimator. At the 50% isopleth, however, the average home range area estimated by the LoCoH algorithm across our test data sets was about 2.5% larger than that of the LKDE or MKDE estimates. Given that the average area of the extent over which home range estimation was undertaken was 46,500km<sup>2</sup>, these differences translate into average areas of 6,510km<sup>2</sup> and 1,163km<sup>2</sup> respectively. Differences in the degree to which different estimators identified finer-scale clusters in the data were also evident in many of the duck data sets (Figure 19).



**Figure 19** Examples of differences in apparent cluster structure of the home range of Egyptian Goose 77135, as estimated using (a) LKDE, (b) MKDE, and (c) LoCoH. This home range shows clear evidence of a hierarchical, multi-scale structure.

## D. Discussion

Our results provide a strong demonstration of the value of comparing home range metrics using a method that integrates the error trade-off across the range of probabilities or densities assigned by the classifier, rather than evaluating the statistical performance of metrics based on the area of a single isopleth or a combination of subjective criteria. The AUC statistic provides useful insights both when comparing HR estimators and when exploring the implications of different choices of smoothing parameters and algorithms. Each of the HR estimators considered in this paper has its own strengths and weaknesses (Table 4), and the user must make an informed choice of metric based first and foremost on the philosophical and ecological elements of the problem. As Figure 18 shows, different home range metrics have different isopleth profiles and the importance of these may differ depending on the nature of the problem, the nature of the data set, and the subjective importance attached to over- or under-estimating home range needs and core areas (e.g., the relative importance of different error profiles may be quite different for academic ecology and endangered species management respectively).

Property of Estimator	ClustHR	LoCoH	LKDE	MKDE
Trade-off omission/commission (AUC)	☹	☹	☺	☺
Biological foundation	☺	☺	☺	☺
Mechanistic foundation	☹	☹	☹	☺
Speed of implementation	☹	☹	☺	☺
Risk of overfitting	☺	☺	☺	☺
Integration of physical barriers	☹	☺	☹	☺
Integration of activity sensor data	☹	☹	☹	☺

**Table 4. Summary of subjective recommendations for the use of home range metrics considered in this paper.**

We found a separation between methods that are based on minimum convex polygons (MCPs) and those that use density-based measures. The ClustHR algorithm performed adequately on the ‘classical’ buffalo data sets, but poorly on the less contiguous duck data. The generally weaker performance of the LoCoH algorithm in the analysis, relative to that of other metrics, conflicts with previously published results (Getz & Wilmers 2004, 2007). The difference in our conclusions relative to those of Getz & Wilmers (2004) can be explained by three main points: (1) Getz & Wilmers focused on a single type of error at a time, rather than the trade-off between errors; (2) Getz & Wilmers focused heavily on ‘difficult’ data sets with holes and hard boundaries; and (3) although the LoCoH algorithm starts with a smaller 95% isopleth, as displayed in Figure 16, its home range contours show less variation and contract less steeply than the kernel and distance-based metrics, yielding a lower AUC across its full profile.

Claims made about the MKDE estimator (Benhamou & Cornélis 2010) were supported, with the MKDE metric producing a more parsimonious home range estimate than the LKDE at each isopleth. The buffalo data presumably show this distinction more strongly because the mechanistic assumptions underlying the MKDE are supported for buffalo but not for ducks. It is important to note, however, that greater parsimony in isopleth areas does not necessarily translate into a better trade-off in error rates; consideration only of isopleth sizes ignores Type II errors, and the MKDE estimator may suffer in AUC comparisons where there are numerous observations per unit of analysis (grid cell) by weighting the centres of the home range too highly and consequently suffering from inflated Type II errors.

In general, methods that use MCPs (such as LoCoH, ClustHR, and simple MCPs) do not appear to be statistically defensible and should be avoided. They are also relatively slow and in their current implementations in R, are not feasible for the repeated analysis of larger data sets (i.e.,  $n > 3000$ ). Studies that have applied these methods appropriately are by no means invalidated by the results presented here, and all of the estimators do vastly better than a random classifier, but there is no obvious reason to keep using a method that is statistically and computationally weaker and offers no additional biological insights.

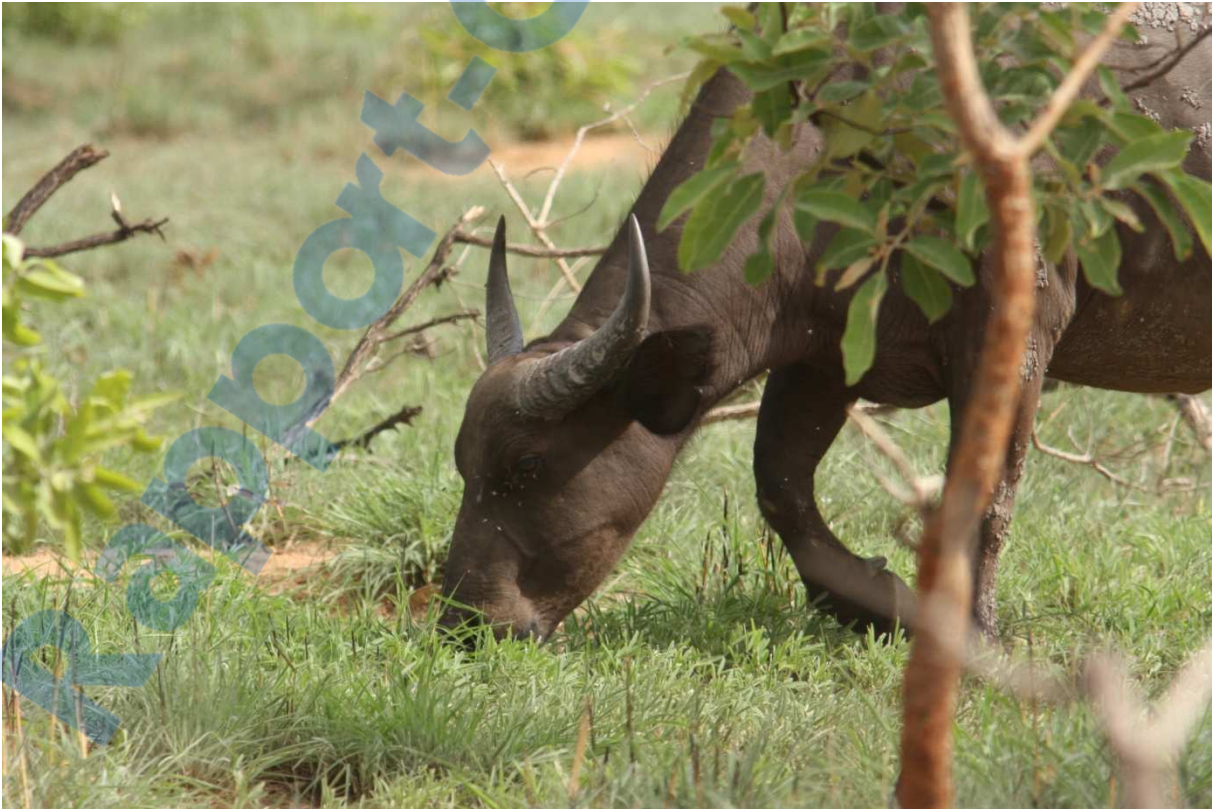
Among kernel density-based measures and other less widely used alternatives, such as distance-based metrics, the central challenge is to find the best trade-off between statistical and biological meaning. The LKDE estimator, as implemented by Calenge (2006) in the Kernel UD routine of the R package *adehabitat*, emerges as a strong candidate for use as a standard model in tracking studies. Under conditions in which resightings are relatively far apart relative to the rate of movement of the animal, as for our bird data, the additional insights offered by the MKDE appear to add little to the statistical accuracy of the LKDE. However, for data sets in which frequent resightings (relative to the scale of movement of the animal) are available, MKDE approaches offer a theoretically sound and biologically meaningful way of fine-tuning home range estimates and improving on the kernel density estimator.

Lastly, we note that many of the current methods for analysing home ranges appear to ignore the question of multi-scale data structure. An obvious approach to developing a multi-scale home range estimate is to cluster points with an algorithm like DBScan (Ester *et al.* 1996) or its hierarchical cousin, OPTICS (Ankerst *et al.* 1999), and then run a kernel density estimator on clusters of points individually to build up a composite home range estimate in which each point in a landscape can belong to multiple hierarchical levels. In this context, one of the central challenges in working with telemetry data will be to combine mechanistic analyses of movement paths and activity patterns (Jonsen *et al.* 2003) with statistically sound, hierarchical home range estimators to understand and explore multi-scale patterns of habitat use and their interaction with the multiple scales at which environmental variation occurs.

## **E. Acknowledgements**

We are grateful to Simon Benhamou for assistance in running the MKDE estimator, and for his advice and encouragement during the preparation of this paper. Useful feedback and comments on an earlier draft were also provided by Nicolas Gaidet. GC thanks Cirad, the Oppenheimer Foundation, and the University of Cape Town for financial assistance during the writing period. Satellite telemetry on African buffalo was funded by the French National Research Agency (ANR Mobility project, West Africa), European Union (Parsel project, Zimbabwe) and French Foreign Ministry through the French Embassy in Zimbabwe (RP-PCP Grant 2008). Satellite telemetry on ducks was funded by USAID through a sub-contract from the Wildlife Conservation Society's Global Avian Influenza Network for Surveillance (GAINS) programme, with additional running cost support from the DST/NRF Centre of Excellence at the Percy FitzPatrick Institute.









# Chapitre 5. Déterminants écologiques de l'utilisation de l'espace et du déplacement

## MANUSCRIPT 3

### Spatiotemporal dynamics of forage and water resources shape space use of West African savannah buffalo

Cornélis, D. <sup>(1)</sup>, Benhamou, S. <sup>(2)</sup>, Janeau, G. <sup>(3)</sup>, Morellet, N. <sup>(3)</sup>, Ouedraogo, M. <sup>(4)</sup> and de Vissher, M.N <sup>(1)</sup>.

Journal of mammalogy 2011 : 92: 1287-1297

(1) CIRAD, Animal et Gestion Intégrée des Risques, Montpellier, France

(2) CNRS, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, Montpellier, France

(3) INRA, Comportement et Ecologie de la Faune Sauvage, Castanet-Tolosan France

(4) INERA, Département Productions Forestières, Ouagadougou, Burkina Faso

**Keywords:** behavioral plasticity, foraging, habitat selection, home range, normalized difference vegetation index (NDVI), space use, Syncerus caffer brachyceros, West African savannah buffalo

## A. Abstract

We investigated space-use patterns of the West African savanna buffalo (*Syncerus caffer brachyceros*), a little-studied subspecies occurring at the northern limit of the African buffalo's geographical range. This buffalo generally ranges in small herds (about 45 individuals) and has a low body mass (approximately 400 kg) relative to the Cape buffalo (*Syncerus caffer caffer*). We monitored the movements of 7 breeding herds in "W" Regional Park (Burkina Faso, Benin, Niger) using GPS collars and activity data loggers. Habitat selection was analyzed at both large (interseasonal) and small (intra-seasonal) scales in a context where resources are segregated spatially at some times of year. Both biotic (primary production, vegetation types) and abiotic (timing of rainfall, surface water) covariates, and the extent to which neighboring herds shared space, were considered. In the dry season buffalo herds ranged close (within  $5.3 \pm 2.0$  km, Mean + SD) to segments of permanent rivers. At the onset of the monsoon all herds but 1 (which had year-round access to suitable resources) performed a large ( $35 \pm 10$  km) directional movement in response to a large-scale gradient of primary production. Spatiotemporal dynamics of forage and water resources thus jointly stimulated interseasonal directional movements and shaped large ( $335 \pm 167$  km<sup>2</sup>) annual home ranges. Furthermore, the establishment of home ranges in the wet season appears to be conditioned by a threshold (about 10%) in the availability of perennial grasses. Habitat selection analysis at intra-seasonal scale also underlines the key role played by perennial grasses for buffaloes. The spatial arrangements of home ranges of neighboring herds also suggest that interherd behavioral avoidance is a high-level constraint on foraging processes. The ability of the African buffalo to cope with contrasting environmental conditions throughout most sub-Saharan ecosystems highlights the high behavioral plasticity of this species.

Key words: behavioral plasticity, foraging, habitat selection, home range, NDVI, space use, *Syncerus caffer brachyceros*, West African savanna buffalo.

## B. Introduction

Space-use dynamics and habitat selection by wild ungulates are shaped by the spatial and temporal heterogeneity of biotic and abiotic factors (Bailey et al. 1996; Fryxell et al. 2004). In addition, critical resources often are segregated spatially (e.g., the best places for feeding, drinking, resting, or lowering the predation risk might occur at great distances from each other), and such spatial segregation can vary across scales (Mueller et al. 2009). In this context animals are expected to adopt space-use and habitat selection strategies that allow them to minimize detrimental effects of the main limiting factors so as to reach, at different scales, suitable trade-offs between several constraints and needs that must be addressed simultaneously (Godvik et al. 2009; Massé & Côté 2009). We analyzed how space-use and habitat selection patterns of the West African savanna buffalo (*Syncerus caffer brachyceros*) are conditioned by the spatiotemporal segregation of limiting resources and by spatial segregation between neighboring herds at both annual and seasonal scales.

The African buffalo is a large gregarious grazer common in most sub-Saharan ecosystems. This species has a variable morphology, and 4 subspecies have been recognized. So far, most studies have focused on the Cape buffalo (*S. c. caffer*), which is found in eastern and southern Africa. The Cape buffalo is characterized by a large body mass (400-800 kg) and herd sizes averaging 350 individuals. Several authors (Halley et al. 2002; Prins 1996; Ryan et al. 2006) have suggested that Cape buffalo herds might use exclusive home ranges, and Korte (2008a) suggested similar spatial arrangements for the forest-dwelling buffalo (*S. c. nanus*). By contrast, the ecology of the West African savanna buffalo remains poorly known. To date, knowledge of this subspecies comes from sporadic aerial surveys, trophy records, and a few pioneer publications (Boy 1958; East 1998; Stark 1986). The West African savannah buffalo differs from the Cape buffalo by having a smaller body mass (350-450 kg) and smaller herd sizes (40-50 individuals—Boy 1958; Cornélis 2000). The total population covers 13 West African countries and has been estimated to comprise 20,000-27,000 individuals (East 1998; Estes 1991).

Buffaloes are strongly water-dependent and need to drink daily (Sinclair 1977). In semiarid areas water availability often is restricted to a few permanent river segments during the dry season, and forage quality is low. In these conditions buffaloes face a trade-off between nutritional and water requirements (Redfern et al. 2003), and were shown on some occasions to perform relatively large interseasonal movements (Funston et al. 1994; Halley et al. 2002). In West Africa perennial grasses are a key foraging resource for grazers

(Breman & De Ridder 1991; Stark 1986), as they generally present a higher feeding value (biomass, palatability, and nutrient content) than annual grasses. In addition, the energy stored in the root system of perennials allows a longer period of vegetative activity. In our study area perennials occur in high proportions mainly in remote areas where surface water is available only during the wet season. The buffalo herds living in our study area therefore were expected to face particularly severe conditions due to a spatiotemporal segregation in the availability of water and perennial grasses.

We investigated at both large (interseasonal) and small (intra-seasonal) spatiotemporal scales how breeding herds use space, in relation to surface water locations and rainfall timing, and the extent to which they show marked preferences in habitat use and share space with neighboring herds. We monitored the movements of 7 herds for several months, including the dry-wet season transition, which was expected to generate the largest change in space-use patterns. We expected space-use patterns to be constrained strongly by access to surface water in the dry season and by spatial segregation between neighboring breeding herds all year. At the dry-wet season transition buffalo were expected to shift to areas encompassing both higher quantities and qualities of forage, as measured respectively by the primary production and the proportion of perennials. At the intra-seasonal scale buffalo also were expected to display a preference for the areas characterized by high primary productivity and dominated by perennials.

## C. Material and Methods

### C.1. Study area

The field study was conducted from March 2007 to November 2008 in the "W" Regional Park (WRP), a transboundary (Benin, Burkina Faso, and Niger) Biosphere Reserve located in the upper Niger basin (1.98–3.08°E, 11.37–12.58°N). The WRP covers 10,339 km<sup>2</sup> and supports a population of about 3,000 buffaloes. Despite occurring at a relatively low density in comparison with buffaloes in other ecosystems, buffalo are the most abundant ungulate of the WRP (Bouché et al. 2003; Hibert et al. 2004).

The area exhibits a climatic gradient along a north-south axis from Sahelian to Sudanian climatic zones, with a mean annual rainfall ranging from 685 mm (north) to 850 mm (south). The wet season extends from April-May to September-October.

Topographically, the WRP is a peneplain drained by 5 main rivers (Figure 20 p129). After the onset of the dry season the eastern rivers generally dry out completely, and the Tapoa River shrinks to a permanent portion 4 km in length, located immediately upstream of a catchment dam. In contrast, Mekrou River dries out only partially, turning into an irregular chain of ponds. In the wet season a multitude of small depressions retain water throughout the WRP, but most of them dry out rapidly, except for a few (<5) that are fed partially by natural springs or supplied with water pumps (Hibert 2007).

Vegetation in the northern section of WRP is dominated by *Combretum* shrub savanna (e.g., *Combretum* spp., *Terminalia* spp., *Anogeissus leiocarpa*) with thorny acacias (*Acacia* spp.) and typical Sahelian trees (e.g., *Balanites aegyptiaca*, *Ziziphus mauritiana*). The southern section consists of a mosaic of shrubs and tree savannas more typical of Sudanian vegetation (e.g., *Isobertinia doka*, *Daniellia oliveri*, *Burkea africana*). Grasses consist mainly of annual and perennial Graminae. In the northern section annual species (e.g., *Loudetia togoensis*, *Pennisetum pedicellatum*, *Andropogon pseudapricus*) constitute a quasi-continuous cover within which other vegetation types locally intersperse. In the northern (Sahelian) part of WRP perennial grasses (e.g., *Andropogon gayanus*, *Hyparrhenia* spp.) are confined mainly to the deeper soils of the bottomlands. Their contribution to herbaceous cover increases along a north-south gradient, and they tend to dominate the cover in the southern (Sudanian) part.

### C.2. Sampling design

An aerial survey to locate herds was performed in early March 2007 (dry season). For economic reasons this operation focused on areas where herds are known to concentrate during the dry season (Bouché et al. 2003). Five ultra-light aircraft simultaneously surveyed a 6-km wide strip on each side of the 5 main rivers of WRP, along parallel transects spaced 1 km apart. All herds observed within the survey area (covering 52% of the WRP surface) were counted and located using a global positioning system (GPS). We counted all herds up to 100 buffaloes in size and estimated the size of larger herds to the nearest 10 individuals. We selected 7 breeding herds distributed in 3 groups of neighboring herds (H1–H2; H3–H4; H5–H7) along a north-south axis (Figure 20 p129). The first group was located along the Tapoa River, and the 2 others were located in the north-central and south-central sections of the Mekrou River. This sample represented approximately 10% of the number of herds ranging in WRP.

### C.3. Herds movements and activity monitoring

One adult female in each herd was fitted with a GPS collar (4400M; Lotek, Inc. Ontario, Canada), except for 1 herd (H6), which was tracked using a young male (about 1.5 years old, based on tooth eruption sequence—Grimsdell 1973). Animals of these age and sex categories are strongly bound to the herd (Mloszewski 1983; Prins 1996; Sinclair 1977), and their movements were assumed to be representative of those of the core herd members. The collars were equipped with an automatic release mechanism (drop-off).

Individuals were tele-anesthetized from a helicopter and from the ground. Anesthesia was induced by a combination of etorphine hydrochloride and xylazine, and reversed by injection of diprenorphine hydrochloride (Burroughs et al. 2006). The field operations conformed to the legal requirements of the countries in which they were carried out (authorization 284 CR/CS/07-12/DD from "W" Regional Park - EU Ecopas Program). Handling of the animals was carried out in accordance with guidelines of the American Society of Mammalogists (Sikes et al. 2011).

GPS collars were scheduled to acquire locations at 180-min intervals for 11 months beginning mid March 2007. However, the collars of H4 and H6 failed after about 4 months. The tracking duration of H1 and H2 was extended to 20 months. For this purpose, a new adult female in these herds was tele-anesthetized and fitted in late November 2007 with a collar scheduled to acquire locations at 60-min intervals, and 1 more female was fitted in late April 2008 with a collar scheduled to acquire locations at 30-min intervals. We filtered out a few 2D (i.e. calculated using 3 satellites) and 3D (i.e. calculated using at least 4 satellites) fixes assumed to be unreliable because of a dilution of precision  $>5$  and  $>15$ , respectively (Adrados et al. 2003) and finally kept about 94% (81–99%) of the fixes expected. Fixed-location tests implemented on a series of locations acquired at 180-min intervals showed that 95% of the filtered locations were within  $37 \pm 24$  m (mean  $\pm$  SD) of the previous one.

Activity and resting periods were monitored by a sensor included in the GPS collars quantifying movements of the head at 5-min intervals as 8 bit (0–255) activity values. Based on the way the activity signals varied in known situations, we considered that a buffalo was active for a given 5-min interval when the activity value was  $>15$ . In this way we computed the proportion of time that a herd was active between any 2 successive GPS fixes. We used these proportions to compute active utilization distributions (UDs) of seasonal home ranges (see below) and identify resting sites. Because buffaloes can move a little during resting

phases but, as grazers, should continuously move when foraging, we considered that a distance ( $D$ )  $< 50$  m between 2 successive GPS locations corresponded to a resting animal, even if the proportion of activity was not null (due to the possible disturbance of resting animals by flies). For technical reasons the activity data of H4 could not be downloaded. Based on activity and movement data obtained on the other herds, we set activity proportion to 0 for  $D < 100$  m and to 1 otherwise.

#### C.4. Home range and space sharing computation

We focused on the late dry season (LDS) and the early wet season (EWS) for which we have data for the 7 herds. These 2 seasons were expected to show the highest contrast, as they are separated by the onset of the monsoon. We computed the active UD (up to the 0.95 isopleth) of the 7 herds in LDS and EWS using a movement-based kernel density estimation method (Benhamou 2011; Benhamou & Cornélis 2010). This method improves the spatial resolution of UD estimates by considering activity times between serially correlated relocations rather than simply the spatial density of these relocations as if they were unlinked. This method also enables the elimination of estimation biases generated by topographical boundaries (Figure 21 p130) and makes it possible to assess space use (and thereby habitat use) more accurately than the classical (location-based) method (Worton 1989). We computed LDS and EWS UD volume overlaps to quantify the extent to which 1) neighboring herds shared space and 2) herds tracked for  $>1$  year (H1 and H2) were faithful to their seasonal home ranges. For any 2 home ranges,  $I$  and  $J$ , volume overlap was computed as  $O(I, J) = \sum_Q \text{Minimum} [F_Q(I), F_Q(J)] / 0.95$ , where  $F_Q$  is the fraction of UD in quadrat  $Q$  (Germain et al. 2008). Values range between 0 (no area shared) and 100% (identical UDs).

In addition, to get a coarse view of space use at the annual scale we estimated annual home ranges using minimum convex polygons (MCP) based on all recorded locations. Because data obtained on herds tracked for long periods (11 months: H3, H5 and H7, or 20 months: H1 and H2) showed that buffaloes occupied areas located between LDS and EWS ranges at other times of the year, the MCP method should provide annual home-range figures comparable to those obtained with this method in previous studies, even for the herds (H4 and H6) that could be tracked only during LDS and EWS.

Although the LDS-EWS transition is temporally short (a few weeks), its recurrence each year and its consequences on spatial behavior for buffalo involve large-scale phenomena. At this scale we focused on how the tracked herds shifted the locations of their

seasonal home ranges within their annual home ranges. At a small scale, in contrast, we focused on the extent to which herds made preferential use of resources within their seasonal (LDS or EWS) home ranges.

### C.5. Habitat selection analyses

Available environmental information consisted of 4 data sets. The first 2 were related to water distribution. The first one was a map specifying the locations of the permanent river segments and ponds in the LDS 2007 and 2008, as recorded in the field using a handheld GPS receiver. This data set was used to investigate water dependence of the West African savanna buffalo. The second one listed the daily rainfall events recorded at 2 wardens' quarters located in the vicinity of buffalo LDS ranges. These records were used to investigate the relation between rainfall timing and large-scale movements of the tracked buffaloes.

The third data set was a sylvopastoral vegetation map derived from a 30-m resolution Landsat ETM7 satellite scene initially built up by De Wispelaere (2004) and updated in 2007. This map was used to test the preference of buffaloes for areas dominated by perennial grasses. Seven vegetation types initially have been recognized in our study area. As some of them were quite uncommon and therefore not available to every herd, we derived a simplified, 4-type map by merging the 3 types dominated by annual grasses into "annuals" and the 2 types dominated by perennial grasses into "perennials". The other 2 types, "rocky exposures and ironpans with open vegetation" and "riparian galleries and thickets", were kept and will be referred to hereafter simply as "rocky exposures" and "riparian galleries". We addressed habitat selection at the smaller scale (i.e., within seasonal home ranges) by comparing habitat use and availability. We assessed habitat availability within the 95% UD contours, active habitat use via the UDs (based only on activity time), and habitat use at rest from the resting locations. As habitat selection for foraging and resting are not necessarily similar, computing habitat use by herds during activity and rest periods separately should provide results that are easier to interpret than those from an entire data set. Habitat preferences were investigated within the LDS and EWS home ranges through compositional analysis (Aebischer et al. 1993). In contrast, at the larger scale habitat use and availability could not be compared reliably because some parts of the study area might have been inaccessible to some herds due to potential constraints such as exclusive space use and water access. We therefore assessed the preference for perennials at the larger scale



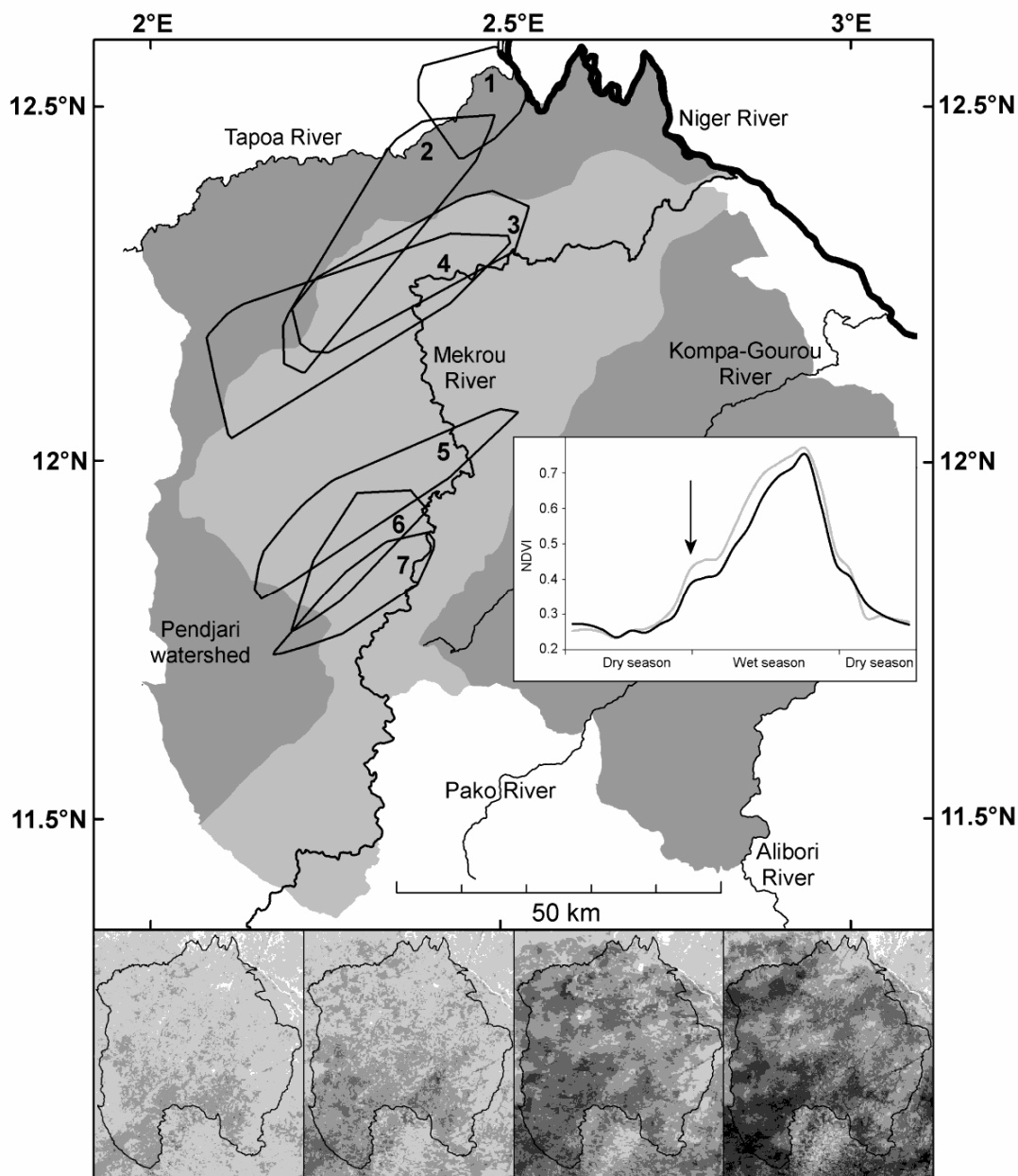
through the change in their relative availability from LDS to EWS home ranges when the water constraint was relaxed; i.e., we looked at the extent to which buffalo herds shifted their home ranges from the LDS to the EWS in search of areas offering a better coverage of perennials when they were no longer constrained to exploit areas close to permanent river segments.

The fourth data set consisted of a 16-day composite Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) series of maps at 250-m resolution (MODIS Mod13Q1 product, from January 2007 to December 2008, <http://modis.gsfc.nasa.gov>). It was used to investigate the role of primary production as a reliable space-use predictor at both the small (intra-seasonal) and the large (inter-seasonal) scales. NDVI estimates the amount of active photosynthetic biomass (Pettorelli et al. 2005) and can be considered as a valuable proxy for net primary production in West African Sahelian grasslands (Prince 1991). Low-quality and missing data due to clouds or bad atmospheric conditions (6% of the entire data set) were rectified by temporal interpolation. We combined this data set with the vegetation map to generate a series of 16-day NDVI maps with a 30-m resolution by attributing a unique NDVI value to each vegetation type for each 16-day period. This value was computed as the mean of the NDVI values obtained on all 250 × 250-m quadrats, encompassing only the vegetation type considered. At the large scale NDVI temporal profiles were analyzed for the entire study area and related to the locations of the herds within their annual home ranges in LDS and EWS. At the small scale we investigated whether NDVI can predict space-use intensity within LDS and EWS HRs by determining the extent to which NDVI and UD values were correlated. For this purpose NDVI maps based on home ranges during the LDS and EWS were computed (at 30-m and 250-m resolutions) as the average of the initial 16-day NDVI maps weighted by the number of days of each NDVI map included in each seasonal home range.

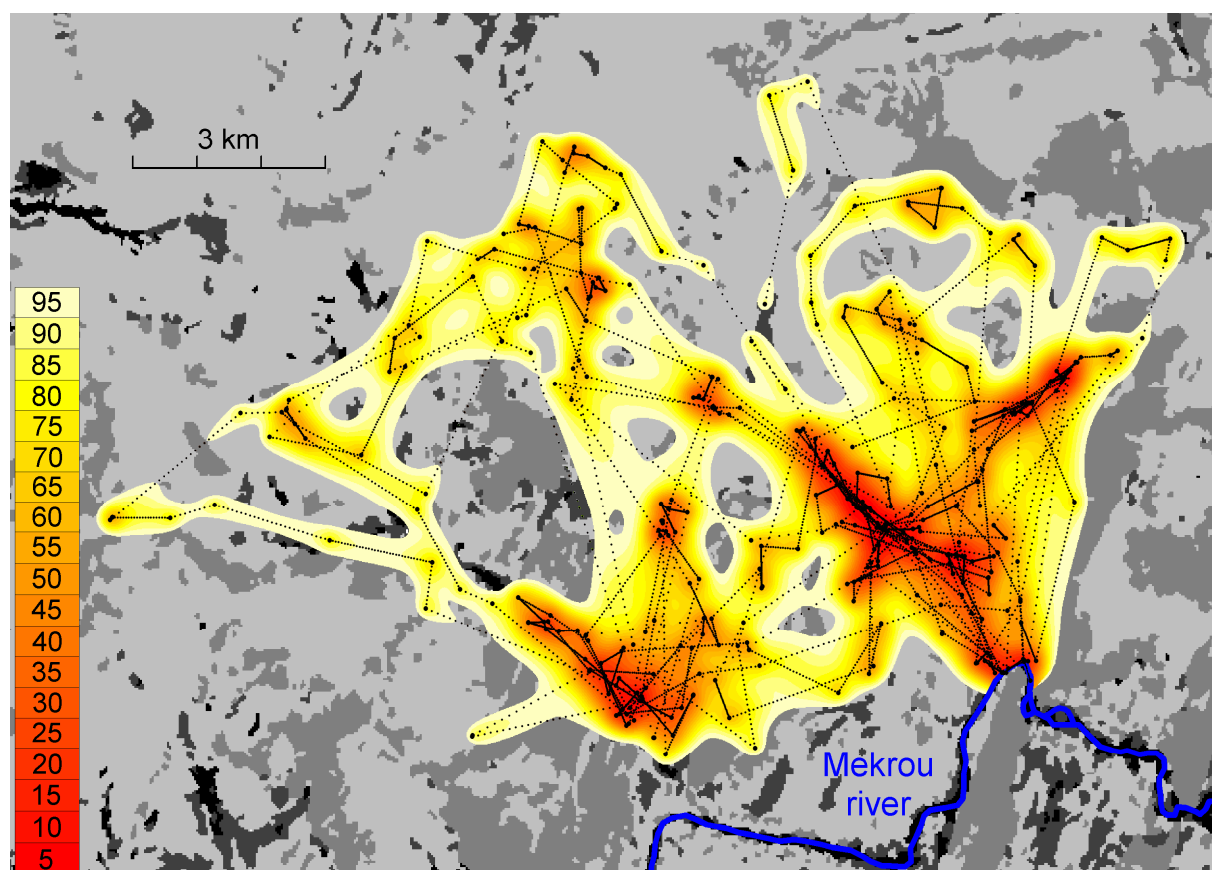
### C.6. Statistical analyses

Computations of UDs (using the movement-based kernel density estimation method) and ratios used:available for the various habitat types were performed using the BRB/MKDE program (Benhamou 2011; Benhamou and Cornelis 2010; available upon request from SB). Compositional analysis of habitat selection rests on the computation of Wilk's distance  $\Lambda$  as the ratio of the determinant of the mean-corrected (i.e., centered) matrix of sums of squares and cross-products of the log-ratio (used:available) differences over the determinant of the raw matrix (Aebischer et al. 1993). With 7 herds and 4 habitat types, the variable

$-7\ln(\Lambda)$  followed a  $\chi^2_3$  law, which therefore was used to test whether a global effect of the vegetation heterogeneity on space use existed. Probabilities of rejecting the null hypothesis of no relative preference when comparing any pair of habitat types were based on exact permutation tests (2007 and 2008 values, for herds H1 and H2, were averaged to avoid pseudoreplication). These tests were performed using self-made Pascal programs. The fractions of UDs occurring within the nearest drinking location were computed using ArcGis (version 9.3.1; ESRI, Inc., Redlands, California). Minimum convex polygons were estimated using the ArcGis Geospatial Modelling Environment extension ([www.spatial ecology.com](http://www.spatial ecology.com)).



**Figure 20. Study area.** The main panel shows the annual home ranges (Minimum Convex Polygons) of the 7 tracked herds. The grey area corresponds to the W Regional Park (WRP) limits, with the watershed of the Mekrou River highlighted in light grey. Only the five main rivers are shown. The herd labels are written over the late dry season sections of the annual HRs. At the onset of the wet season, all herds except H1 shifted southwestward. The inset shows the 2007 NDVI (primary production index) profile in the northeastern (black) and southwestern (grey) parts of the annual HRs (the 2008 profile was similar). The arrow indicates the occurrence of the NE-SW directional shift. The four small bottom panels show the NDVI distribution over the WRP on (from left to right) 7 April, 23 April, 9 May and 25 May 2007. Darker grays correspond to higher NDVI values. The seasonal shift started on late April – early May (see Table 6).



**Figure 21.** Utilization distribution (UD) of herd H3 during the late dry season 2007, computed using the movement-based kernel density estimation method. Big black dots stand for the recorded locations, whereas small ones stand for in-between interpolated locations. The Mekrou River, which was never crossed by this herd was considered as a natural boundary in UD computation. The legend refers to the UD cumulative frequencies up to 95%: the value attributed to a given percentage  $p$  applies to areas comprised between  $p$  and  $p-5\%$  isopleths. Background: "Annuals" in light grey, "Rocky exposures" in medium grey, "Perennials" in dark grey, "Riparian galleries" in black.

## D. Results

### D.1. Buffalo concentrations and herd size

A total of 2,317 buffalos was counted. Mean ( $\pm$  SD) herd size computed from the aerial survey data set was  $46 \pm 30$  individuals ( $n = 50$  herds) when excluding small ( $\leq 5$ ) groups of bachelor males, and the biggest herd was estimated to contain about 150 individuals. In the WRP the highest buffalo densities were found along the Mekrou River. In contrast, densities along the 3 main eastern rivers were quite low due to the unavailability of surface water in the dry season.

### D.2. Large scale space use dynamics

All herds except H1 performed a southwestern shift at the onset of the EWS. As a consequence, most annual home ranges showed a northeast-southwest elongated shape (Figure 20 p129), with a main axis length of  $41.8 \pm 10.5$  km (mean  $\pm$ SD, without H1). Their resultant size, as estimated approximately using the minimum convex polygons (MCP), was large ( $335 \pm 167$  km<sup>2</sup>; Table 5). The shift in location between LDS and the EWS clearly coincided with the coming of the first heavy rains (Table 6).

Herd identity	Herd size	Minimum Convex Polygon	
		Area (km <sup>2</sup> )	Length (km)
H1	45	193	15
H2	70	440	50
H3	30	407	40
H4	44	620	53
H5	57	330	49
H6	19	186	28
H7	20	172	31

**Table 5. Annual home ranges of West African savanna buffalo in W Regional Park (Niger, Burkina Faso, Benin) during 2007-2008 (H1 and H2) or during 2007 (H3 to H7). The herd sizes correspond to the numbers of animals in the herds at the time of capture.**

It was performed by all herds, although it was nondirectional for H1. For the other 6 herds shifts (means  $\pm$  SDs) corresponded to large ( $35.3 \pm 10.1$  km), fast ( $15.2 \pm 5.6$  km/day),

and straight (beeline distance/path length travelled:  $0.80 \pm 0.09$ ) southwestward ( $-137 \pm 10^\circ$ ) movements lasting a few ( $2.6 \pm 0.7$ ) days.

The analysis of the NDVI temporal profiles showed that both the launching and the orientation of the directional movement closely matched those of a large-scale NDVI gradient occurring within the study area during the first month of the EWS (Figure 20 p129). Primary production thus flushed earlier in the southwestern parts of annual home ranges than in their northeastern parts. Before and after this period NDVI values were almost uniformly low and high, respectively, over the entire study area.

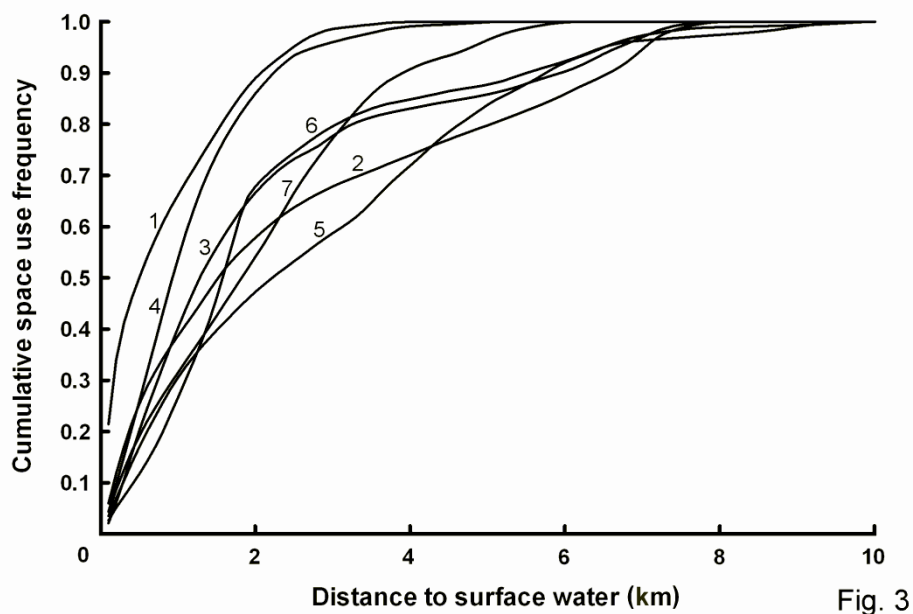
The herds displayed contrasting ranging patterns at the endpoint of the directional shift, depending on the proportions of perennials encompassed in the areas they reached. During the LDS, when herds were confined to the neighborhood of permanent river segments, available habitats corresponded mainly to annuals (58–70% for H2-H7) or rocky exposures (57% for H1). The proportion of perennials available within LDS home range was therefore limited at this time of year (8–22%). Just after the shift, 4 herds (H4–H7) established EWS home ranges close to the endpoint of the shift in areas where the proportion of perennials was higher (Table 5). In contrast, the 2 other herds that undertook a directional movement (H2, both in 2007 and 2008, and H3) reached areas containing lower proportions of perennials and gradually retreated through a transitory phase lasting 2 to 3 weeks. During this phase these 2 herds did not establish a home range but progressively moved northeastward. These 2 herds eventually established their EWS home ranges in areas close to the riverine areas they exploited during the LDS. The single herd that did not make any directional shift, H1, performed a rotational movement within its annual home range (both in 2007 and in 2008). It foraged during the LDS along the Niger River, whose banks are covered by *Echinochloa stagnina* (burgu or hippo grass), a perennial grass providing excellent pasture when the waters recede. This herd then moved in the EWS to a series of nearby areas providing at this time a green flush of another perennial grass, *Andropogon gayanus*, and finally came back along the Niger River during the early dry season. Whatever the patterns of space use, herds settled EWS ranges in areas encompassing at least 9% of perennial grasses.

Herd	Starting Date	Duration (days)	Distance (km)		Orientation (°)	"Perennials" %	
			travelled	beeline		LDS	EWS
H1	27 April 2007 (0)	6.6	57	3	-	10	9
H1	21 May 2008 (0)	3.9	38	7	-	11	11
H2	28 April 2007 (1)	2.1	44	36	-123	16	19 (3)
H2	20 May 2008 (-1)	4.1	35	22	-126	17	23 (6)
H3	1 May 2007 (4)	2.9	38	33	-143	8	11 (6)
H4	27 April 2007 (0)	2.1	50	41	-146	10	11
H5	19 April 2007 (-2)	2.9	35	32	-145	18	53
H6	19 April 2007 (-2)	2.3	27	21	-125	22	31
H7	23 April 2007 (1)	2.0	19	15	-146	18	48

**Table 6. Annual shift occurring at the dry-wet season transition. In the "Starting date" column, bracketed values give the number of days between the starting of the shift and the arrival of the first heavy rain (a negative value indicates anticipation) Orientation is measured trigonometrically (counter-clockwise) from East. The last column gives the availability of perennial grasses before the seasonal shift (late dry season) and after the shift (early wet season). Bracketed values in the last column correspond to the percentages of vegetation dominated by perennial grasses ("Perennials") in the areas temporarily prospected (but not settled) by herds H2 and H3.**

### **D.3. Small scale habitat preferences**

During the LDS, when surface water availability became limited, space-use patterns clearly confirmed the expected dependence of West African buffalo on water: 95% of each UD occurred within  $5.3 \pm 2.0$  km of surface water, and 50% occurred within  $1.4 \pm 0.6$  km (Figure 22). Unexpectedly, buffaloes did not range evenly on both sides of the permanent river segments. The major fractions (mean  $\pm$  SD) of the UD ( $87 \pm 11\%$ ) were located on one side (H1 was excluded from calculations, as the Niger River cannot be crossed).



**Figure 22.** Cumulative space use frequency of 7 buffalo herds GPS-tracked in W Regional Park (Niger, Burkina Faso, Benin) as a function of distance to surface water (river pools and ponds) during the late dry season 2007.

At the small scale variations in NDVI could explain only 2% on average of variations in space use within the LDS and EWS HRs, both at the initial (250 m) and improved (30 m) resolutions, whatever the season considered. Contrary to what we had hypothesized, buffalo space use at the small scale therefore could not be predicted by a global index of primary production.

Use of the 4 habitat types within both LDS and EWS home ranges was significantly different from random, whether considering active use or use for resting (Table 7). The percentage (mean + SD) of active-use time was slightly different between the 2 seasons:  $57 \pm 8\%$  during the LDS and  $65 \pm 10\%$  during the EWS. During the LDS habitat selection appeared to be similar for activity and resting: buffalo herds tended to prefer riparian galleries and perennials and avoid rocky exposures (especially for resting; Table 8). The preference of active herds for perennials over annuals was marginally nonsignificant, however. During the EWS buffalo herds clearly preferred perennials while in activity and both perennials and annuals for resting. In contrast, riparian galleries and rocky exposures tended to be avoided. The relative preference for perennials, however, was not significantly higher in the EWS than in the LDS (exact permutation test:  $P > 0.10$ ).

It is also worth noting that the overuse of riparian galleries during the LDS resulted from a recurrent need to drink rather than from a deliberate search for riparian vegetation.



The riparian galleries were significantly overused during the LDS: they represented  $4 \pm 1\%$  (mean  $\pm$  *SD*) of the home-range areas at this time of the year but were used  $6 \pm 1\%$  of activity time (exact permutation test comparing riparian galleries and the rest of the home range:  $P = 0.015$ ). However, this did not hold true when considering only riparian galleries without available surface water (corresponding to  $64 \pm 14\%$  of the riparian galleries at this time of the year:  $P > 0.10$ ). The direct comparison between riparian galleries with and without surface water showed that the former were significantly more exploited than the latter ( $P = 0.04$ ).

### D.4. Space sharing and spatial fidelity

The drawing of annual home ranges as MCPs (Figure 20) suggested a substantial overlap among areas used by the different herds. However, volume overlap computations of LDS and EWS UD<sub>s</sub> showed that herds tended to move within exclusive areas. Although H1 and H2 exploited contiguous areas along the Tapoa River all year, they never came into contact, and the maximum UD overlap was almost null (<2%). Similarly, H5–H7 exploited contiguous areas along the west side of the Mekrou River during the LDS and more southwestern areas in the EWS, but the maximum UD overlap reached only 7% (between H6 and H7 in the EWS; all other overlap values were fully or almost null). However, a quite large UD overlap (21%) existed between H3 and H4 during the LDS, and the 2 herds might have come in very brief contact (within 500 m for <1 h) 4 times at time intervals of at least one week. The herds we tracked during 20 months (H1 and H2) were also relatively faithful to the sites they exploited in successive years, both in LDS and in EWS, with UD<sub>s</sub> between years overlapping from 24% to 70%.

## Déterminants écologiques de l'utilisation de l'espace et du déplacement

	Late Dry Season (LDS)		Early Wet Season (EWS)	
	Activity	Resting	Activity	Resting
Gal	0.33±0.03	0.37±0.04	0.26±0.02	0.14±0.07
Per	0.29±0.03	0.38±0.03	0.32±0.03	0.36±0.01
Ann	0.20±0.02	0.18±0.03	0.23±0.01	0.33±0.07
Roc	0.18±0.02	0.07±0.02	0.19±0.02	0.17±0.06
$\chi^2_3$	9.75	17.15	14.24	12.59
P	0.02	<0.01	<0.01	<0.01

**Table 7. Vegetation selection. Normalized values of the relative preferences (mean±SEM) for the four vegetation types. Habitat types with a value larger or lower than 0.25 are relatively preferred or avoided, respectively. Statistical tests showed that the relative preferences or avoidances were globally significant ( $P<0.05$ ,  $n=7$ ,  $df=3$ ) in all cases. Ann = vegetation dominated by annuals; Per = vegetation dominated by perennials; Gal = Riparian galleries and thickets; Roc = Rocky exposures and iron pans with open vegetation.**

		Gal		Per		Ann	
		Activity	Resting	Activity	Resting	Activity	Resting
Per	LDS	>0.1	>0.1				
	EWS	>0.1	0.03				
Ann	LDS	0.02	0.05	0.08	0.02		
	EWS	>0.1	>0.1	0.02	>0.1		
Roc	LDS	0.02	0.02	0.03	0.02	>0.1	0.02
	EWS	0.05	>0.1	0.03	0.08	>0.1	>0.1

**Table 8. Probabilities based on exact permutation tests ( $n=7$  buffalo herds) of rejecting the null hypothesis of no relative preference when comparing any pair of habitat types.**

## E. Discussion

We showed how space-use dynamics of West African buffalo breeding herds were related to dynamics of forage and water resources. During the late dry season the herds we tracked were forced to range close to permanent river segments. The onset of the monsoon induced a marked gradient in global primary production (NDVI) occurring at a large spatial scale and relaxed the constraint of water access. All herds then performed a shift in location in the gradient direction at the transition from dry to wet season, except one herd, which had access to suitable conditions (both forage and water) all year. Habitat selection analysis emphasized the importance of perennial grasses at both intra- and interseasonal scales.

The shifts in location between the late dry and the early wet season performed by the herds we tracked resulted in larger (172 - 620 km<sup>2</sup>) and more elongated annual home ranges than usually observed for this species (Ryan et al. 2006). To our knowledge, directional movements as large as those performed by 6 of our 7 herds at the transition between the dry and the wet seasons have not been documented elsewhere for African buffalo, except in Botswana (Halley et al. 2002). In West Africa the onset of the early wet season is triggered every year by an intertropical rain front that progresses northeastward (Lamb and Lele 2006). Consequently, primary production starts to increase a few weeks earlier in the southwestern part than in the northeastern part of our study area, resulting in a southwest-northeast gradient in primary production at a large spatial scale, but limited to a narrow temporal window. Within this window primary production appeared to have a high predictive value for large scale buffalo movements. Also, one-third of the herds shifted southwestward a few days before the rainfall reached their late dry season home ranges and so appear to have detected rainfall events occurring 30–35 km away. Such an ability to track large-scale environmental changes is a key parameter in the understanding of movement and distribution patterns of free-ranging savanna ungulates (Holdo et al. 2009).

Although the gradient in primary production appeared to be the main determinant of large scale shifts at the onset of the early wet season, its action clearly was modulated by the proportion of perennials available. Buffalo herds chose to establish early wet season home ranges only at locations where this proportion reached a 9% threshold. The herds accessing areas encompassing lower proportions of perennials did not settle there but wandered for a few weeks without establishing new home ranges. For these latter herds it seems that the removal of water constraints opened transitory foraging opportunities on plateaus that provided more food resources than the depleted bottomlands.

Contrary to what occurred at a large spatial scale, we found within seasonal home ranges that NDVI had no predictive value for buffalo space-use patterns. Because NDVI measures the photosynthetic activity of woody and herbaceous vegetation without distinction, this covariate might be inappropriate to predict space-use patterns of grazers at a small spatial scale (Holdo et al. 2009; Ito et al. 2006). In contrast, the herds we tracked displayed at the small spatial scale a clear preference for areas dominated by perennials, both in the late dry and the early wet seasons. In the late dry season active buffalo herds appeared to show higher preferences for riparian galleries, but this was due largely to the presence of water. Furthermore, at this time of year the low quality of habitats, including areas dominated by perennials, forces buffaloes to feed less selectively and switch part of their diet to browse on trees potentially associated with both types of grasses (Sinclair 1977; Stark 1986). In the early wet season perennials clearly were selected, stressing the key role of this type of grass to bridge the gap of the dry-wet season transition.

Abiotic factors, such as distribution of surface water and rainfall patterns, determine distribution and movement patterns of wild ungulates at large scales (Boone et al. 2006b; Boyce et al. 2003; Fortin et al. 2003), and most authors (Bailey et al. 1996; Senft et al. 1987) agree that they act as a higher-level constraint within which foraging mechanisms operate. Our results suggest that social relationships between herds also might act as a high-level constraint on habitat selection all year by preventing herds from accessing forage and water resources occurring within home ranges of other herds. Neighboring herds tended to display contiguous (i.e., adjacent) home ranges year round. In the absence of such constraints, the dependence on overdispersed resources, such as drinking locations in the late dry season, would result both in disjunct home ranges for herds exploiting distant resources and in high space-sharing for herds exploiting a common one. In our study neighboring herds exploiting common segments of permanent rivers clearly tended to segregate their space use. Moreover, based on elementary optimal foraging principles, we expected buffalo herds to center their late dry season home ranges on permanent river segments, but results showed that they never ranged evenly on both sides. Another possibility would be that herds simply tend to avoid areas depleted by neighboring herds, but we did not find any evidence of forays made by a given herd within the home range of a neighboring one that would suggest prospective assessments of forage quality. Spatial segregation between neighboring herds therefore was most likely to rely on behavioral avoidance (i.e., territoriality). The quasi-absence of direct contacts suggests that home ranges were not defended actively, although spatial segregation of the herds might have been helped by scent marks. This suggests that

buffaloes found a way to exploit exclusive home ranges without spending substantial energy in their defense.

Considerable variation of herd size occurs in African buffalo, probably in relation to the quality and availability of grass cover. The smallest herds (10 to 20 individuals) were reported in forest-savanna mosaic landscapes of central Africa (Korte 2008b) and the largest (up to 2,000 individuals) in the floodplains of eastern and southern Africa (Prins 1996; Sinclair 1977). Within populations, differences in herd sizes also were observed, and Korte (2008b) and Winnie et al. (2008) suggested that herd sizes tend to be smaller where food resources are poor. Similar trends were observed in the African elephant (*Loxodonta africana*—Barnes 1983; Leuthold 1976). The mean herd size we found in WRP buffalo was small, about 45 individuals, similar to those previously estimated in this subspecies (Boy 1958; Rouamba & Hien 2004; Stark 1986). Body mass in West African savanna buffalo is also about one-half that of the Cape buffalo, leading to a biomass per herd approximately 15 times less for the former. In contrast, annual home-range sizes in our study area were larger than those reported for Cape buffalo, although in part due to a large seasonal shift. Small body and herd sizes of West African savanna buffaloes might reflect adaptations to a poor-quality environment, allowing them to better meet energetic requirements. The large sizes of annual home ranges we observed are not necessarily inherent to this subspecies, however, as they result from the particular spatiotemporal segregation of forage and water occurring in our study area. The ability of the African buffalo to cope with contrasting environmental conditions throughout most sub-Saharan ecosystems, by modulating a large array of biological traits, highlights a high degree of behavioral plasticity.

## F. Acknowledgments

This study was funded by the French National Research Agency (ANR Mobility program). Buffalo captures were carried out with the financial support of the European Union (ECOPAS Program) and the International Foundation for the Conservation of Wildlife (IGF-France). We sincerely thank the WRP board for allowing us to conduct this study within the park, veterinarians P. Chardonnet, L. Ouattara, and A. Caron, and J.-M. Angibault, C. Paolini, A.K Samna, the WRP rangers, and the Niger and Burkina Faso Air Forces for their invaluable support during capture sessions. We also warmly thank Graeme Cumming, Simon Chamailé, and Hervé Fritz, and associate editor Dirk Van Vuren and 2 anonymous referees, for their comments on a previous draft of this paper.



## Chapitre 6. **Comportement spatial et biorythmes**

### **MANUSCRIPT 4**

#### **Space use patterns and biorhythms of West African savanna buffalo: a dynamic approach**

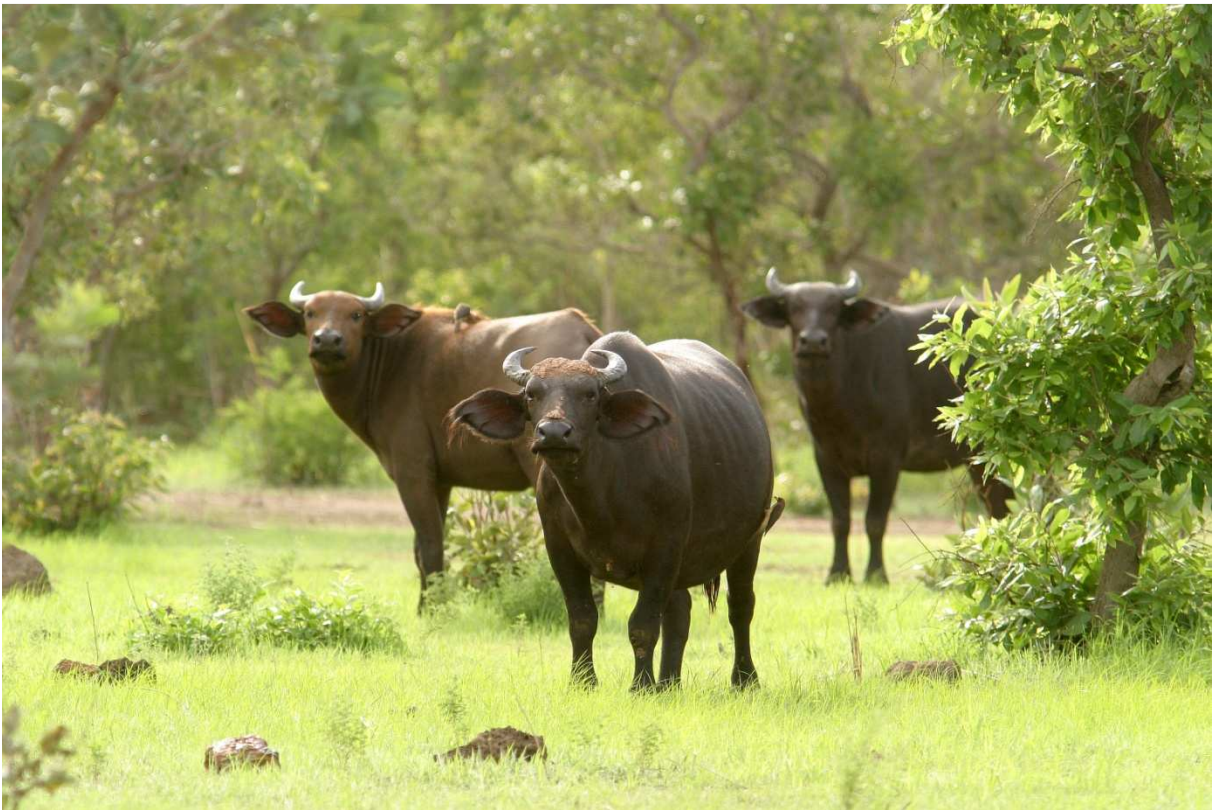
Dans le chapitre précédent, nous avons analysé les patrons saisonniers de déplacement et d'utilisation de l'espace de 7 troupeaux en réponse à des facteurs environnementaux (eau et végétation) exprimés à grande échelle. Ce chapitre était focalisé sur la transition entre la saison sèche et la saison des pluies.

Le présent chapitre aborde en première partie des questions analogues, sur un échantillon de 5 troupeaux dont les déplacements ont pu être suivis durant au moins 10 mois (jusqu'à 20 mois pour certains). L'investigation des patrons de sélection à l'échelle infra-annuelle repose sur approche dynamique conceptualisée sur la base des caractéristiques du déplacement (stationnarité). Au travers de cette approche, nous avons examiné l'incidence de la dynamique de crue du fleuve Niger et des feux de brousse sur les patrons d'utilisation de l'espace du buffle au PRW. En seconde partie, nous investiguons les stratégies de déplacement et d'activité de ces troupeaux au moyen de métriques biorythmiques dérivées des données de localisation et de capteurs d'activité embarqués.

Ce chapitre repose sur un faible échantillon ( $n=5$ ) et n'est donc pas destiné en l'état à être soumis pour publication. Nous avons toutefois en perspective de consolider notre échantillon actuel par des jeux de données analogues récemment acquis par ailleurs (Afrique Australe). Dans une perspective ultérieure de publication, ce chapitre est présenté sous forme d'un article scientifique et rédigé en anglais.

Les patrons de déplacement et d'activité sont assortis d'un nombre important de cartes et de figures. Dans un souci de clarté, ces éléments graphiques ont été regroupés par troupeau, et reportés en fin de chapitre.







## A. Introduction

Understanding how free ranging animals interact with the spatial and temporal heterogeneity of their environments appears as a major key to understanding the spatial redistribution of populations. In this context, the analyses of the patterns of movement and activity of animals provide useful insights on the underlying behavioral processes (Nathan 2008; Owen-Smith et al. 2010; Schick et al. 2008). Wild ungulates are expected to adopt movement and activity patterns that enable them to cope with a large set of environmental factors acting at several scales. These patterns also depend heavily on the capacities of locomotion and navigation of the focal individual and on internal stimuli (or “internal state”), accounting for physiological drivers leading the individual to fulfill one or more goals (e.g., to gain energy, seek safety, reproduce, etc.).

Disentangling wildlife-habitat relationships would thus ideally involve intensive samplings of movement along a wide range of scales, ranging from daily to multi-annual time frames. In practice, the lifetime of onboard GPS loggers is limited, and this constraint forces searchers to make drastic trade-offs between frequency and duration of sampling (Cagnacci et al. 2010; Owen-Smith et al. 2010). As a result, most research protocols based on GPS tracking involve extensive location samplings (i.e. a few locations per day) over annual time frames, or less, thus limiting investigations to coarse domains of scale or to intensive location samplings over limited periods. In contrast, activity loggers (i.e. accelerometers) are low-energy devices allowing intensive sampling (i.e. 5-min intervals) over annual time frames. Chronobiologists took advantage of these extended time series to investigate the rhythmic structure of activity patterns at a fine scale (e.g. Berger et al. 2003). Although most telemetry companies now provide such onboard activity sensors, few studies combined GPS and onboard activity sensor data in an integrated approach (but see Benhamou & Cornelis 2010; Benhamou 2011, Löttker et al. 2009; Ungar et al. 2011).

A wide range of indices and metrics can be derived both from movement and activity data in the perspective of investigating wildlife-habitat relationships (Owen-Smith & Cain 2007). For example, movement rates were reported to be useful proxies of foraging conditions in African ungulates (Owen-Smith et al. 2010). The movement rates of kudus (*Tragelaphus strepsiceros*) was shown to increase by almost 50 % between the early wet season and the dry season (Owen-Smith 1979). Similarly, the blesbok (*Damaliscus dorcas*)

foraging in burnt grassland showed movement rates twice that of animals foraging in unburnt grassland (Novellie 1978). Movement parameters derived from intensive location samplings (i.e. 15 minutes intervals or less) also provide a raw material from which behavioral modes (e.g. eating, resting, transiting or patch/inter-patch movements) can be inferred, and a wide range of methodological approaches have been proposed (Barraquand & Benhamou 2008; Franke et al. 2004; Gurarie et al. 2009; Johnson et al. 2002; Patterson et al. 2008). Finally, movement data provide a spatiotemporal trace (latitude, longitude in relation to time) from which seasonal or sub-seasonal home ranges can be segmented and used as a base of analysis (Dettki & Ericsson 2008; Owen-Smith et al. 2010; Vander Wal & Rodgers 2009). From that perspective, space use dynamics of animals can be seen as driven by a balance between factors favoring location stationarity and factors favoring shifts in location (Van Moorter et al. 2009).

Onboard activity sensors also can provide useful proxies of well-being in animals. For example, it was shown on mammals under semi-natural and captive conditions that the time structure of activity changes with stress, disease or other disturbances (Berger et al. 1998; Berger et al. 2003; Scheibe et al. 1978; Scheibe et al. 1995; Scheibe et al. 1999). Several studies emphasized that animals (e.g. white tail deer, *Odocoileus virginatus*, or coyote, *Canis latrans*) shifted to a nocturnal mode when facing human disturbances (Kilgo et al. 1998; Kitchen et al. 2000). Finally, under optimal, stressless conditions, the time structure of physiological and behavioral functions in organisms was shown to be strongly synchronized with circadian cycles (Aschoff 1969; Scheibe et al. 1999a). Several metrics (e.g. the degree of functional coupling, DFC – see below) based on the fact that the synchronization of schedules is important for fitness maximization were developed (Berger et al. 2003; Scheibe et al. 1999b). These approaches based on power spectral analysis (Fourrier transforms) simultaneously scan ultradian and infradian rhythmic structures and thus are inherently multiscale.

The aim of this chapter is to document space use and activity patterns of the West African savanna buffalo in a context of limited resources, along a range of scales (seasonal, sub-seasonal and daily). This analysis relies on a subset of 5 herds (H1, H2, H3, H5, H7)) that we monitored during at least 10 months using GPS and activity loggers. These herds were shown to face severe environmental conditions as a result of the spatiotemporal segregation of critical resources (Cornélis et al. 2011). At the onset of the wet season, most herds undertook large directional movements in response to a large scale gradient in primary

production, and fecal investigations suggested that this population was exposed to nutritional stress (Cornélis *et al.* submitted).

We first investigated space use and selection patterns at a large scale. For this purpose, we segmented the tracking period in sub-annual home ranges, according to large scale movement patterns. This succession of large scale phases was analyzed as regards to environmental covariates we expected to stimulate shifts in location. At the onset of the dry season, the dynamics of vegetation in WRP is strongly impacted by management fires set by rangers. These fires principally aim at increasing the visibility of wildlife by tourists and to stimulate a temporary (i.e. a few weeks) but attractive regrowth of woody and herbaceous vegetation for herbivores (Archibald & Bond 2004; Hibert 2007). It was shown that about 70% of the area of WRP burns every year (Grégoire & Simonetti 2008), and we thus expected fires to induce shifts in location, and subsequently a selection for burnt areas. Similarly, the flood regime of Niger River was expected to induce shifts in location in the herd (H1) ranging within the flood plain at some times of the year. Although our sampling was not sufficient for hypothesis testing, we documented the patterns of selection for vegetation units within each sub-seasonal home range.

The internal state of the herds we tracked then was investigated using both movement rates and a set of biorhythm metrics derived from onboard activity sensors (5-min intervals). As previously suggested for other African ungulates, the herds we tracked were expected to display higher daily movement rates along the dry season due to forage depletion and water sources rarefaction. Impairment of rhythmic synchronization was also expected to appear during the late dry season as a result of an increase in foraging constraints. Finally, herds were expected to switch to a more nocturnal mode when settling sub-annual home ranges in areas under human pressure (e.g. H1, along the Niger River marking the border of WRP and H2 nearby touristic infrastructures).

## **B. Material and Methods**

### **B.1. Study area and buffalo population**

The field study was conducted from mid-March 2007 to November 2008 in the Northern part of "W" Regional Park (WRP), a transboundary (Benin, Burkina Faso and Niger) reserve located in the upper Niger basin (1.98–3.08°E, 11.37–12.58N;) and covering 10,000

km<sup>2</sup>. In this semi-arid area, wet season extends from April-May to September-October (mean annual rainfall of 685 mm). WRP is delimited at its northern edge by a semi permanent river (Tapoa River) flowing into the Niger River until the beginning of dry season. Afterwards, Tapoa River course shrinks to a permanent portion of 4 km upstream of a catchment dam (about 15 km from the Niger River confluence). In the wet season, a multitude of little pans retain water throughout the study area, but most of them dry out rapidly.

Vegetation in the northern part is dominated by Combretum shrub savannah (e.g. *Combretum spp.*, *Terminalia spp.*, *Anogeissus leicoarpa*) with thorny acacias (*Acacia spp.*) and typical Sahelian trees (e.g. *Balanites aegyptiaca*, *Ziziphus mauritiana*). Herbaceous annual species (e.g. *Loudetia togoensis*, *Pennisetum pedicellatum*, *Andropogon pseudapricus*) constitute a quasi-continuous cover within which other vegetation types locally intersperse while perennial grasses (e.g. *Andropogon gayanus*, *Hyparrhenia spp.*) are mainly confined to fresher soils of the bottomlands (for further details see Cornélis et al. (in press)).

## **B.2. Data recording**

### **Movement and sensor data**

Herds were tracked for durations ranging between 8 to 20 months (March 2007 to October 2008; i.e. at most 1 full dry and 2 full wet seasons) using GPS collars (Lotek Wireless Inc – Canada; Model 4400M) acquiring locations at least every 180 minutes. Herd movements were monitored using adult females (i.e. expected herd-bound individuals). Anesthesia procedures and technical specifications of telemetric devices were described in Cornélis et al. (in press), and we recommend that readers refer to this document for methodological information related to these technical aspects.

A dual-axis activity sensor able to detect head movements in the forth-back and left-right directions was embedded in the collar. This activity sensor provided an 8 bit (0–255) activity value for each direction at 5 minutes intervals during the whole tracking period.

## **Environmental covariates**

### **Management fires**

The surfaces covered by management fires were mapped using data acquired by both TERRA (MOD02) and AQUA (MYD02) MODIS sensors. These images are acquired daily in both infrared (IR) and near infrared (NIR) spectral bands with a 250-m spatial resolution at nadir. In practice, the presence of clouds, smoke and/or the angle of acquisition reduced the number of exploitable images to one every 12 days on average. A total of 10 images were thus used to cover the portion of the dry season concerned by fires (05 October 2007 to 05 February 2008).

The MODIS raw files (HDF format) were converted to multiband (IR,NIR) Geotiff images and cropped to the contour of the WRP. False RGB (IR, NIR, IR) images were generated and exported as 24bit color (BSQ). Images then were converted to 8bit w/color RGB and classified. The radiometric thresholds were defined by visual inspection and supported by a ground-truth operation carried on from an ultra light aircraft. MODIS data set was processed and classified using Modis Swath Tool (<https://lpdaac.usgs.gov/>) and Ecognition Software's.

In the northern section of WRP (around H1 and H2 home ranges), the first fires of the season 2007-2008 were reported at the beginning of October (Modis image of the 05th of October 2007). Fires in the southern section of WRP (H3, H5, H7) began about one month later. About 60% of the study area burnt within the first two months, stressing the fact that most fire events occurred during the early dry season. The last events of fire were observed at the beginning of February 2008. At that period, the burnt surface covered 76% of the study area.

### **Rainfall**

The total daily rainfall height was recorded all along the study period using a rain gauge located in the Northern section of WRP (Tapoa warden's quarters) (Figure 38f p172). Storm events and duration (lightning and thunder) also were recorded, even if not associated with rainfall. In 2007, the rainy season settled in suddenly from late April and rainfall lasted up to the 21st of September (i.e. 147 days). In 2008, the first cues of the rainy season of 2008 (lightening, thunder) were observed from mid-April. However, the rainy season in our study area really settled in from the 21st of May (first important rainfall = 54mm). The last rainfall event was recorded on the 4th of October (i.e. 136 days). In 2007

and 2008, the total annual rainfall amounted to 557 mm and 655 mm, respectively. Rainfalls were not recorded in the Section of WRP, except the first rainfall event in 2007 (22nd of April).

### **Niger River level**

The height of Niger River was monitored on a daily basis by an automatic hydrometric station located nearby our study area (Karey Kopto village). The monitoring of the Niger River level in our study area (Figure 38f p172) emphasized the occurrence of a significant lag between the timing of rainfalls and the subsequent flood level. Although local tributaries (i.e. within the so called Burkina basin) contribute to a gradual rise of the Niger level as from the wet season, the flood level was observed about three months after the end of the local rainfalls (i.e. December and January). This pattern results from the important contribution of the rainfalls in the upper-Niger basin (i.e. 1000 km upstream). The flood was followed by a period of recession lasting about 5 months.

## **B.3. Data analyses**

### **Seasonal and sub-annual space use patterns**

The tracking period of each herd was first segmented in dry and wet seasons (e.g. H1 Figure 23A page 167) according to environmental variables rather than on an arbitrary (i.e. calendar) basis. The breakpoint between the dry and the wet seasons was delimited by the first rainfall event and the breakpoint between the wet and the dry season was delimited by the first fire event (Modis images).

We also segmented the tracking period of each herd in sub-annual phases according to large scale movement patterns (Owen-Smith et al. 2010). Every tracking period was divided into “stationary” phases (hereafter referred to as “sub-annual home range – sHR), possibly alternating with non stationary phases (i.e. shifts in location). Stationary phases were defined as periods lasting at least 20 consecutive days and during which the herd repeatedly visited the same set of areas. Phase transitions were delineated on a visual basis using both plots of the movement trace in latitude and longitude (e.g. H1: Figure 24D page 167) and ArcGis tracking analyst extension. Indeed, the application of current automatic methods to isolate both stationary and non stationary phases appeared limited to trivial cases (e.g. Dettki and Ericsson 2008) or to phases that differ by marked changes of movement rates (e.g. Vander Wal and Rodgers’s 2009).

Utilization distributions (UD) were computed for each stationary phase using the movement-based kernel estimator (Benhamou & Cornélias 2010) and mapped (e.g. H1: Figure 26 to Figure 37, pages 169 to 171). Although sample size ( $n=5$  herds) was too small to allow habitat selection testing, we documented relative preferences (RP) for vegetation types of every sHR by assessing active habitat use via the UDs and habitat availability within the 95% UD contours (e.g. H1: Figure 38H page 172). A similar approach was implemented to investigate selection for burnt areas at the scale of sHR's. However, the analysis was limited to the subset of phases during which fire cover remained constant.

### **Biorhythm analyses**

Movement speed (MS) was calculated on a daily (24h) basis using locations acquired at intervals of three hours (an interval common to all buffaloes) and plotted against time (e.g. H1: Figure 23C page 167). For each buffalo, pairwise comparisons of MS time series were computed between seasons (dry versus wet) and between sub-annual phases (statistical approach detailed below for all time series).

Biorhythm analyses based on activity sensor data were carried out using the freeware *Activity Patterns* © produced by VECTRONIC Aerospace GmbH (Krop-Benesch *et al.* 2010). As a first approach, activity sensor data were described using actograms, a type of graph commonly used in circadian research to plot activity against time (e.g. H1: Figure 40 p 174). Sunrise, sunset, nautical dawn and dusk (calculated using Ahnert's astronomic tables (Burkhardt *et al.* 1994)) were added to the actograms to get a global view of activity patterns according to both photophase and scotophase. Sunrise and sunset are respectively defined as the instants at which the upper edge of the sun appears or disappears above the horizon. Nautical dawn and dusk correspond to the instants at which the sun's centre is geometrically  $12^\circ$  below the horizon. Within the diurnal nautical time frame, most mammals (except man) are expected to see properly (Krop-Benesch *et al.* 2010). In Southern Niger, the photophase (based on sunrise and sunset cut-off points) annually varies between 11h20 and 12h55 and twilight between 46 and 51 minutes.

The ratios of day/night activity were calculated per season and per sub-annual phase using the diurnality index (DI) proposed by Hoogenboom *et al.* (1984). This index ranges from -1 (strictly nocturnal) to 1 (strictly diurnal). The activity value threshold allowing the distinction between inactive and active behavior was fixed to an average value of 7 for all herds on the basis of paths retracement data and classifications based on Receiver Operating

Characteristic curves. The DI time series of every buffalo were plotted against time (e.g. H1: Figure 39J page 173) and compared for between seasons and sub-annual phases.

The synchronization between the internal rhythms of the herds and the external 24-h period was investigated using the degree of functional coupling (DFC). This parameter summarizes all the information contained in the spectral analysis on diurnal and ultradian rhythms in one single value (Scheibe et al. 1999a). The rhythmic components of the activity sensors time series were calculated using Fourier transforms. This procedure made it possible to decompose activity sensor time series into its rhythmic components. The transforms were calculated on autocorrelation functions built from each time series (in order to reduce noise inherent to biological data) and the significant periodic components were tested (see details in Berger & al (2003)). The values of the significant periods were used to calculate the DFC, which describes as follows the relationship between the total intensities of significant harmonic periods (“SI (harmon)”) and the total intensities of all significant periods (“SI (total)”):

$$DFC[\%] = 100 * \frac{SI \text{ (harmon)}}{SI \text{ (total)}}$$

Harmonic periods are defined as periods synchronized by an integer divisor of the circadian synchronizer (i.e. 24 h divided by 1, 2, 3, etc. gives harmonic periods). The DFC thus ranges between 0% (desynchronization) and 100% (maximal synchronization). The DFC values were computed on segments of 7 successive days and generated on a daily basis (i.e. a window of 7 successive days moving all along the time series at steps of one day). The DFC time series of each buffalo were plotted against time (e.g. H1: Figure 39K page 173) and compared for between seasons and sub-annual phases.

Graphs and results in the document are expressed in GMT (local time = GMT+01 h).

### **Statistical analyses**

Preliminary analysis showed that all time series (MS, DFC, DI) were autocorrelated to some extent. For this reason, time series of each buffalo were fitted using auto-regressive integrated moving average (ARIMA) models with season (wet, dry) and sub-annual phases (1...n) as external regressors. For each analysis, the estimated coefficients of the model returning the best AIC were compared using pairwise t-tests (p-values adjusted for multiple comparisons). In the particular case of DFC values, auto-correlation was also generated by construction (see above). In order to get rid of this problem, we sampled the DFC time series



at 7-day intervals before applying ARIMA models. All statistical analyses and graphs (except actograms) were performed using self-written scripts programmed in R (version 2.10.1, R Development Core Team 2009).

## C. RESULTS

### C.1. Space use and selection patterns

This section details space use and selection patterns of each herd and is thus highly descriptive. As mentioned earlier, this section is not intended to be submitted for publication but rather to highlight the diversity of covariates involved in the patterns observed, and to pave the way for new hypotheses at a large scale.

#### **Herd 1**

Herd 1 was tracked during 20 months from mid-March 2007 (i.e. 1 full-dry and 2 full-wet seasons) (Figure 24A p167). This herd ranged along or nearby the Niger River all along the duration of the tracking (annual home range on Figure 24 p168). The tracking period of H1 was segmented into 12 phases (Figure 24D & Figure 24E p167) that we briefly describe hereunder in relation to environmental covariates.

As shown on the corresponding sHR (Figure 26 to Figure 36 p169 & foll.), H1 ranged during the mid and late dry season (ph.1 and ph.7) along short segments of the Niger River, where the flood plain is locally covered by attractive sub-aquatic grasses. Herd 1 undertook (both in 2007 and 2008) short scale shifts at the transition from the dry to the wet season and globally displayed similar space use patterns during both wet seasons, in the form of a clockwise rotational movement around a large patch of rocky exposures (Figure 25 p168). As previously shown (Cornélis et al. 2011), H1 selected for perennial grasses during the early wet sub-annual phases (ph.3 and ph.9). Herd 1 appeared much less selective for vegetation types during subsequent wet season phases, except during part of the 2008 wet season (ph.10 & ph.12; Figure 38H p172) during which riparian galleries were clearly selected (RP=0.45 and 0.43 respectively).

We distinguished 3 distinct space use patterns (ph.5 to ph.7) during the full-dry season. A few days after the first management were recorded within the contours of the late wet sHR (05<sup>th</sup> Oct 07; Table 9 p154), H1 moved to lowland areas (ph.5). During this phase

(about 1.5 month), H1 undertook a transitory exploitation of Niger River banks and of separate segments of Tapoa River, selecting for riparian galleries (RP=0.37) and perennials (RP=0.29). It is worth noting that during this phase, the burnt area within the corresponding sHR contours increased from 11% to 76%, thus possibly explaining the observed transitory exploitation pattern and the resulting multinuclear sHR. The herd then left lowland areas to exploit for about 1.5 months (ph.6) an area strongly overlapping the early wet season sHR. The analysis of the records of Niger River level (Figure 38F p172) shows that this phase corresponded to the peak of the flood period, during which the sub-aquatic grasses of the Niger River are not accessible. The sHR corresponding to phase 6 was burnt (a few weeks before) to 93%. Analysis showed that H1 tended to select for burnt areas (RP=0.78), but displayed no particular selection for vegetation types during this phase. About 3 weeks after Niger River waters started to recede, H1 moved back (phase 7) to the flood plain of the Niger River nearby villages (Koro Koungou, Alfa Souley, Latongou) and resumed the exploitation of River banks until the first rains (about 4 months).

## **Herd 2**

Herd 2 ranged along the Tapoa River a few kilometers upstream of H1 during most of the tracking duration (20 months; starting mid-March 2007). The annual home range of H2 (Figure 42 p180) shows that this herd occupied a section of the Tapoa River (about 15 km in length), and three non-permanent southern tributaries. The core area of the annual home range of this herd is located nearby the Park HQ and touristic infrastructures (Tapoa village). The tracking period of H2 (1 full-dry and 2 full-wet seasons) was segmented into 12 phases that we briefly discuss hereunder.

Herd 2 performed (both in 2007 (ph.2) and 2008 (ph.10)) large (but temporary) southwestern directional shifts at the transition between the dry and the wet season (Cornélis et al. 2011). Herd 2 then spent both wet seasons nearby Tapoa River (2007: ph.3 to ph.5; 2008: ph.11 and ph.12). Vegetation selection analyses during these mid and late wet season phases revealed no clear pattern, except a slight trend for riparian galleries in 2008.

From 17 to 26 August 2007 (9 days), buffalo 1131 limited its daily movements in unusual ways in an area of 500 meters radius. A field observation made during this period (GPS downloads) showed that this cow was out of the herd, taking care of a newborn calf hidden in bushes.

We distinguished 4 distinct space use patterns during the full-dry season (ph6 to ph9). A few days after the first management were recorded within the contours of the late wet sHR (05th Oct 07; Table 9 p154), H2 shifted (10th Oct. 07) about 10km southwestwards to temporary settle a non burnt area (ph.6).

During this phase (which lasted about 16 days), half of the corresponding home range contours burnt and H2 keyed-in on riparian galleries (RP=0.47). Herd 2 then regressed northeastward nearby Tapoa River area and stabilized space use until the mid-dry season (phase7) in a sub-annual home range that was (and remained) burnt to 62-63%. During this phase, herd 2 did not appear to select for particular vegetation types nor for burnt areas (Table 9 p154).

From the second half of the dry season to mid-April, H2 restricted space use (phase 8) around the permanent section of Tapoa River and keyed-in on riparian galleries (RP=0.43). Finally, from mid-April and during about 5 weeks (phase 9), H2 displayed exploratory short-term (about 24 hours) directional trips (up to 10 km) starting from the permanent section of Tapoa River. Most of these trips were oriented southwestwards. Interestingly, as reported in Table 10 (p155), the first cues of the wet season 2008 (lightening, remote thunder, or very light rainfall) were reported during the same period. Note that such repeated short-term exploratory trips directional were not observed in 2007 before the long-term shift. In contrast with 2008, the 2007 rainfall settled in about one month earlier.

Herd	sHR	Modis scenes (acquisition dates)										Relative preference for burnt areas (RP)
		05/10/07	16/10/07	30/10/07	13/11/07	01/12/07	12/12/07	24/12/07	09/01/08	23/01/08	05/02/08	
H1	4	7%	30%	54%	68%	74%	75%	75%	75%	75%	75%	-
H1	5	0%	11%	54%	76%	76%	76%	89%	91%	91%	91%	NC
H1	6	0%	0%	73%	93%	93%	93%	93%	93%	93%	93%	0.78
H1	7	0%	3%	59%	93%	93%	93%	93%	93%	93%	94%	0.80
H2	5	1%	5%	9%	59%	60%	60%	60%	60%	60%	60%	-
H2	6	0%	0%	51%	73%	73%	73%	94%	100%	100%	100%	NC
H2	7	3%	5%	15%	62%	62%	63%	63%	63%	63%	63%	0.47
H2	8	1%	4%	19%	60%	61%	61%	61%	61%	61%	61%	-
H3	4	0%	0%	18%	33%	33%	34%	34%	34%	34%	34%	NC
H3	5	0%	0%	32%	59%	59%	73%	73%	73%	73%	73%	0.75
H3	6	0%	0%	23%	52%	53%	53%	53%	53%	53%	53%	0.63
H3	7	0%	0%	22%	41%	41%	43%	43%	43%	43%	43%	0.46
H5	5	0%	0%	0%	57%	75%	81%	82%	86%	86%	86%	-
H5	6	0%	0%	0%	75%	77%	89%	90%	92%	92%	92%	NC
H7	6	0%	0%	18%	33%	33%	34%	34%	34%	34%	34%	NC

**Table 9 : Evolution of superficies burnt (%) per phase, calculated within the 95% contours of the corresponding sHRs (October 2007 to February 2008). Segments in red delimitate the time frame of a given phase. Relative preference (burnt versus unburnt) were calculated for phases during which the percentage of area covered by fires remained stable. Last column show the normalized values of the relative preferences for the burnt areas (versus unburnt). Values larger or smaller than 0.5 indicate that burnt areas were preferred or avoided, respectively. NC : Phases during which fire cover was not constant (no RP calculated).**

Dates	Daily rainfall (mm)	Detail	Where	When
14/04/2008	/	Lightning s.s.	SE	20h - 21h
19/04/2008	/	Thunder	SE	15h - 15h30
23/04/2008	8	Storm		15h - 15h20
29/04/2008	/	Lightning s.s.	E	22h - all night
02/05/2008	/	Thunder	SE	20H50 - 20h55
09/05/2008	3.7	Storm		not referenced
21/05/2008	54.7	Storm		15h - 15h20 & 18h30 - 22h00
25/05/2008	0.9	Storm		03H40 - 04h20
30/05/2008	15.2	Rain s.s.		00h50 - 02h00

**Table 10. Extract of the weather record during the transition from dry to wet season (Tapoa HQ).**

### Herd 3

Herd 3 was tracked during 11 months from mid-March 2007, including a full wet period and two separate segments of the dry season (Figure 59A p189). This herd ranged most of the tracking period along the Northern section of Mekrou River. As shown on the annual home range (Figure 60 p190) and on the 7 sHR we identified (Figure 62 p191 & foll.), this herd exclusively ranged along the left side of Mekrou River (or within the minor bed for drinking purpose), but never crossed onto the right bank.

Herd 3 performed a southwestern directional shift (ph.2) at the transition from the dry to the wet season and regressed northeastward after a short time period (about 2 weeks) nearby dry season range area. H3 foraged most of the tracking duration along 4 tributaries of Mekrou River. Herd 3 globally tended to exploit the western tributaries during the wet season phases and the eastern ones during the dry season phases (except early dry season phase). This herd globally tended to select for both perennials and riparian galleries most of the tracking duration. Herd 3 showed a preference for galleries over perennials during mid and late dry season phases. (ph.1, ph.6, ph.7) (Figure 69 p193).

The first management fires reached H3 (phase 4) during the second half of October. During the fire period, herd 3 restricted space use to lowland areas along a short section of Mekrou River (phase 5) and resumed the exploitation of eastern tributaries as from the beginning December (phase 6). During these early dry season phases, H3 tended to select for patches of burnt areas (Figure 69 p193).

## **Herd 5**

Herd 5 was tracked during 11 months (Figure 72A p197) from mid-March 2007. This herd spent most of the tracking period in the basin of a Western attribute of Mekrou River (Sapiega River; annual home range: Figure 73 p198). We segmented the tracking duration in 6 phases (Figure 75 to Figure 80 from p199).

Herd 5 spent the late dry season along a permanent section of Mekrou River (ph.1). This herd shifted southwestward at first rains (ph.2) and successively occupied several sections of Sapiega River basin until the end of the tracking period (ph3 to ph6). Vegetation selection analysis (Figure 81 p201) shows that H5 tended to select perennials in late dry (ph1) and early wet (ph3) season (RP=0.28 and 0.29, respectively). Herd 5 then tended to select for riparian galleries during the second half of the wet season (ph.5, RP=0.29).

In contrast with northern herds (H1, H2, H3), no noticeable alteration of space use was observed at the transition from the dry to the wet season or during the fire period (encompassed within ph6). During fire period, more than 90% of the corresponding sub-annual home range burnt and H5 displayed no particular selection for vegetation. Note finally that this herd undertook in December 2007 a short-term trip (7 days) to the Mekrou River (ph6, Fig. 80 p. 200), but no relation with fire dynamics was observed.

## **Herd 7**

Herd 7 was equipped during late dry season 2007 (mid-March 2007) along the left section of Mekrou River. After 6 about months of tracking, the GPS collar began to present drops in success rates (Figure 84 p205), and totally failed after about 8.5 months (i.e. one month after first fires). We segmented the tracking duration in 7 phases (Figure 87 to Figure 93 p207 & foll.).

This herd displayed an unusual post-capture behavior compared to others. Herd 7 immediately crossed Mekrou River and undertook a northward round trip (ph.0, 9 days). Herd 7 then stabilized space use nearby the capture location (ph.1) until first rains. At the onset of the rainy season, H7 shifted southwestwards (ph.2) and settled (ph.3) a plateau area, selecting perennial grasses (RP=0.31; Figure 94 p209). After a second non-stationary phase (ph4) during which H7 transited between late dry (ph.1) and early wet (ph.2) sub-annual home ranges, H7 settled back nearby the West side of Mekrou river until mid-wet season (ph.5). Herd 7 finally restricted space use along a narrow strip of Mekrou River (West side) all along the rest of the wet season and until the end of the tracking period (ph.6). Herd

7 mainly exploited riparian galleries during the last two phases (ph.5 : RP=0.32; ph.6 : RP=0.36). The onset of the fires did not appear to lead to noticeable shifts in space use.

## C.2. Biorhythms

### Movement speed

The movement speed time series of each herd were plotted on their respective “movement metrics” panel (figs. c). At an annual scale, herds travelled on average  $6.5 \pm 0.5$  km (mean $\pm$ SD) per day. Analyses showed no significant differences between herds (adjusted p-values=1). Similarly, no significant differences of movement speed appeared within herds between seasons (Table 11).

Herd	Annual	Dry season	Wet season	p adjusted
H1	6.4 $\pm$ 0.4	6.1 $\pm$ 0.4	6.7 $\pm$ 0.4	1.00
H2	6.4 $\pm$ 0.7	6.7 $\pm$ 0.8	6.2 $\pm$ 0.7	0.80
H3	6.6 $\pm$ 0.5	6.3 $\pm$ 0.8	6.8 $\pm$ 0.6	1.00
H5	7.3 $\pm$ 0.4	7.9 $\pm$ 0.7	6.9 $\pm$ 0.5	0.17
H7	5.8 $\pm$ 0.8	6.6 $\pm$ 0.9	5.6 $\pm$ 0.8	1.00
	6.5 $\pm$ 0.5	6.7 $\pm$ 0.7	6.4 $\pm$ 0.5	

**Table 11 : Daily speed comparisons at annual and seasonal scales (km per day)**

In contrast, analyses at a sub-annual (sHR) scale globally emphasized interesting trends in movement speed. Daily speed peaked around the dry-wet season transition, either during the late dry season phases (H2, H3) or during the early wet season phases (H1, H5, H7) (Table 12). Minimum values were observed in most herds (H2-H7) during the phases corresponding to the late wet season or just after (early dry season; H1). As shown on the pairwise tables of each herd, the daily movement speed thus followed in all herds a decreasing pattern between dry-wet and wet-dry season transitions.

Finally, a feature common to most herds was a tendency to increase movement speed during the stationary phases subsequent to bush fires (H1:ph.6; H2:ph.7; H3:ph.6; H5: within ph.6), i.e. globally from mid-December to end January (see either movement speed graphs or pairwise comparison tables of each herd).

Herd	Maximum		Minimum		Pairwise tables
	sHR	Distance	sHR	Distance	
H1 (07)	sHR 3 (EWS)	8.3±0.3 km	sHR 5 (EDS)	4.8±0.4 km	Table 15 p176
H1 (08)	sHR 10 (EWS)	7.8±0.3 km	sHR 12 (LWS-EDS)	4.7±0.3 km	Idem
H2 (07)	sHR 1 (LDS)	9.5±0.5 km	sHR 5 (LWS)	3.9±0.4 km	Table 18 p188
H2 (08)	sHR 9 (LDS)	9.5±0.6 km	sHR 12 (LWS)	4.4±0.4 km	Idem
H3	sHR 1 (LDS)	8.1±0.4 km	sHR 4 (MW/LWS)	5.6±0.2 km	Table 21 p196
H5	sHR 3 (EWS)	8.0±1.1 km	sHR 5 (LWS)	6.7±0.9 km	Table 24 p204
H7	sHR 3 (EWS)	7.4±0.5 km	sHR 6 (LWS)	3.7±0.4 km	Table 27 p212

**Table 12 : Daily speed comparisons at sub-annual scale (km per day).**

### Activity patterns

The patterns of activity were plotted for each herd on the “activity metrics” panel (figs. “i” & “j”). At an annual scale (figs. “i”), the patterns of activity were globally consistent with the above-described patterns of movement speed (fig. c). The dry-wet season transition gave rise to a marked increase of the level of activity in all herds. The activity curve then followed in all herds a constant decreasing slope all along the wet season. The lowest activity levels were observed along the dry season. All herds (except H2 and H3) displayed a temporary peak of activity subsequently to the early dry season fires.

At a daily scale, all herds showed on average three active periods per day (figs. “j”). Two main peaks of activity were observed, the first one early morning [05h00-09h00 GMT] and the second one from mid-afternoon to early evening [15h00-20h00 GMT]. A third peak of activity (more extended but less marked) occurred during the night [21h00-03h00 GMT]. The two main diurnal active peaks were separated by a marked and extended period of low activity [09h00-15h00 GMT]. Herds also displayed on average two secondary periods of lower activity, the first one (minor) occurring during the first half of the night [20h00-21h00 GMT] and the second one (quite marked and recurring) at the end of the nocturnal active period [03h00-05h00 GMT].

The analysis of the two-dimensional actograms gives a more complete picture of the variations of the daily sequence of activity along the tracking duration. The morning active periods typically started at dawn during twilight (except H1, which displayed unusual activity



patterns at some times of years - see below). The start of the early morning active bout appeared noticeably synchronized with the annual variations of the twilight schedule. The analysis of actograms also showed that the diurnal resting period was particularly marked during the dry season. In contrast, buffaloes appeared to maintain a certain level of activity around midday during the wet season. Finally, the resumption of activity in the late afternoon followed a more variable schedule than the morning active period. The evening twilight did not result in a sharp and regular drop in activity, and herds periodically extended the afternoon active bouts after dusk.

**Diurnality index**

The diurnality index (DI) time series of each herd were plotted on their respective “movement metrics” panel (figs. “k”). At an annual scale, the herds we tracked were active in similar proportions during the day and the night. (DI = 0.004±0.07 (mean±SD)). Pairwise comparisons showed no significant differences between herds and between seasons (Table 13).

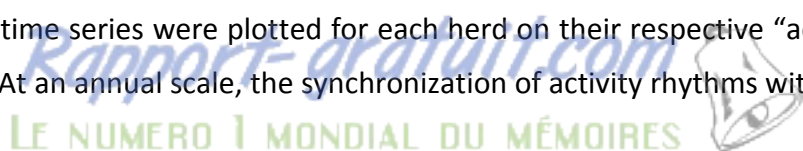
Herd	Annual	Dry season	Wet season	p-val (adj)
H1	-0.08±0.09	-0.11±0.06	-0.05±0.08	0.90
H2	0.02±0.04	0.06±0.06	-0.01±0.05	1.00
H3	0.03±0.03	0.00±0.05	0.05±0.03	0.76
H5	-0.04±0.07	-0.06±0.05	0.00±0.06	1.00
H7	0.09±0.02	0.08±0.06	0.09±0.03	0.88
	0.004±0.07	-0.006±0.08	0.02±0.05	

**Table 13 : Diurnality index comparisons at annual and seasonal scales**

Pairwise comparisons performed at a sub-annual (sHR) scale showed no evidence of significant differences in DI between phases, except in H1 during both (2007, 2008) late dry season phases (ph.1: DI=-0.54±0.05; ph. 7: DI=-0.30±0.03; Table 16 p176). Herd 1 thus switched to a nocturnal activity mode when ranging nearby local villages of the periphery of WRP. In contrast, no alteration of activity was observed in H2 when ranging nearby HQ and touristic infrastructures.

**Degree of functional coupling**

The DFC time series were plotted for each herd on their respective “activity metrics” panel (figs. “l”). At an annual scale, the synchronization of activity rhythms with the circadian



period appeared very similar between herds (mean±SD: 0.82±0.02; Table 14). At a seasonal scale, the activity rhythms appeared slightly more synchronized during the wet season (0.85±0.03) then the dry season (0.77±0.03), and significant differences were observed in 2 herds (H3, H5) out of 5.

Herd	Annual	Dry season	Wet season	p-val (adj)
H1	0.82±0.02	0.78±0.04	0.85±0.03	0.20
H2	0.78±0.03	0.74±0.05	0.81±0.04	0.21
H3	0.83±0.03	0.77±0.05	0.87±0.03	0.05
H5	0.83±0.02	0.73±0.04	0.90±0.03	0.00
H7	0.83±0.02	0.81±0.05	0.83±0.03	0.77
	0.82±0.02	0.77±0.04	0.85±0.03	

**Table 14. DFC comparisons at annual and seasonal scales**

Pairwise comparisons performed at a sub-annual (sHR) scale showed no evidence of significant changes in DFC between phases. The visual inspection of DFC time series showed that falls in DFC occurred at finer scale. For example, short-term declines in DFC occurred around dry-wet transitions in the 3 northern herds (H1-H3). In contrast, short-term falls in DFC were not observed around wet-dry transitions, or during period of fires (except in H3 and H5). Interestingly, the parturition event we observed in H2 resulted (Figure 57 p185) in a marked and extended (about one month) decline in DFC values and a very similar DFC pattern was observed at the same period in H3 (but no direct observation was performed in the latter one). Finally, the post-capture foray performed by H7 out of the contours of its annual home range also resulted in a drop in DFC.

## D. Discussion

This study brings new insights on the patterns of movement and activity of the West African savanna buffalo in a context of limited resources. We first analyzed and documented space use and selection patterns of 5 buffalo herds by segmenting the tracking duration of each one in sub-annual phases (sHR). On this basis, we investigated movement and activity strategies using speed and biorhythm metrics.

## D.1. Space use and habitat selection patterns

In our sampling, a total of 44 sub-annual phases were identified, among which 34 were considered as stationary. Other phases consisted in directional shifts (i.e. mainly advective movements;  $n=2$ ), non-oriented transitory exploitation (i.e. mainly diffusive movements;  $n=2$ ), or a combination of both ( $n=6$ ). The successive stationary phases (i.e. sub-annual home ranges) that we identified mostly corresponded to a sequential exploitation of several tributaries of the permanent river along which herds ranged during the dry season. The duration of the subset of the “complete” sub-annual home ranges (i.e. excluding those starting and ending the tracking periods,  $n=24$ ) showed low inter-season but high intra-season variability (DS:  $63\pm 34$  days; WS:  $59\pm 26$  days; Mean $\pm$ SD).

We saw in a previous chapter that the onset of the wet season (i.e. first rains) triggered marked shifts in location (Cornélis et al. 2011). In contrast, the transition from wet to dry season appeared more gradual in most herds. Globally speaking, the management fires gave rise to an alteration of space use in the northern herds, in the form of large (H1) or local (H2, H3) movements. However, no alteration of space use was noticeable in the southern herds (H5, H7) at this period and all along the duration of the fires. In the southern section of WRP, riparian galleries are globally larger and denser than in the northern section and it is likely that they offer a better refuge for buffaloes during fire events. However, both the spatial and temporal resolutions of the Modis time series limit our ability to interpret these contrasted patterns.

At a sub-annual scale, herds generally undertook several prospective movements between any two successive core areas (i.e. tributaries) before stabilizing space use (this, more particularly during the wet season). At this scale, the resulting lower occurrence of clear breakpoints between phases suggests that the benefit herds may get from shifting their sHR from a given place to another one depends from subtle foraging trade-offs and - potentially - from dynamic covariates not considered in our analysis. For example, as previously shown in East Africa, the height of the grass is one factor explaining the spatial distribution of grazers (Illius & Gordon 1987; Jarman 1974; Murray & Brown 1993). In addition, the space use patterns of H1 along the dry season appeared conditioned by the flooding regime of the Niger River. It is likely that other covariates such as the filling and drying sequences of temporary pans also operate at sub-annual scales.

During phases corresponding to mid and late wet seasons, the herds we tracked ( $n=5$ ) tended to be either unselective for vegetation types or selective for riparian galleries.

This result contrasts with those observed in early wet season (Cornélis et al. 2011). From mid-wet season flowering and fructification occurs in most grasses and their nutritive value globally drops (Breman & De Ridder 1991). This might be why buffaloes appear less selective for grasses, or key-in on riparian galleries in search of higher-quality forage (e.g. leguminous plants). One common trait in most herds (4 out of 5) during phases corresponding to (or overlapping with) the fire period was a trend to select for riparian galleries. As the grass dries out, buffaloes thus tend to move down the catena to riparian habitats, and this process is accelerated by fires. Similar patterns of selection were reported in Tanzania (Serengeti N.P.) for buffalo at the transition from the wet to the dry season (Sinclair 1977). Finally, investigations made on stationary phases during which the burnt area remained stable (3 herds, 5 sHR) showed that 2 herds out of 3 tended to select for burnt parts of their corresponding sub-annual home ranges. Although supported by a weak sampling, this result suggests that the temporary vegetation flush (grasses and trees leaves) consecutive to management fires drives space use patterns of buffalo in early dry season.

## **D.2. Biorhythms**

To our knowledge, no studies on free-ranging African ungulates have been performed to cover both diurnal and nocturnal period over an annual cycle. Previous investigations on the daily movement rates of the African buffalo (based on short-term sampling, radio-telemetry or path retracement) reported contrasted results. In South Africa, (Kruger NP) buffalo herds were estimated to move 3.5 km per day during the dry season and 3.1 km during the wet season (Ryan & Jordaan 2005). In contrast, in Cameroon (Benoue NP), Stark (1986) estimated a buffalo herd to travel on average 7.2 km per day during the rainy season and 5.6 km during the dry season.

In our study, contrary to what we expected, herds did not display higher daily movement speed during the dry season compared to the wet season. The comparison of movement speed at the sub-annual scale revealed a more complex pattern. The herds located in the northern section of WRP (H2, H3, except H1) displayed the highest values of movement speed during the late dry season phases. In contrast, the herds located in the southern section (H5, H7) or in favorable habitats (H1) displayed the highest values after the seasonal shift, in their early wet season home ranges. These latter herds thus apparently managed to bridge the dry season gap by drawing on reserves rather than expanding energy search of food. After the dry-wet transition, all herd displayed a decreasing trend of

movement speed, and the lowest annual values were observed in the late wet (4 herds out of 5) or early dry season. During this period, the herds we tracked either foraged in riparian galleries or in savanna on poor-quality grasses. It is likely that the vegetation components consumed during the late wet season impacted both the rates of food intake (negatively) and the time dedicated to rumination (positively), thus contributing to reduce the daily movement speed (Owen-Smith & Novellie 1982; Westoby 1974). In addition, the second half of the wet season was shown by several authors to correspond to a peak of parturition in buffalo (Grimsdell 1969; Ryan et al. 2007; Sinclair 1977; Skinner et al. 2010). Although calves are up a few hours after birth, it is likely that their locomotional capacity constrains herds to smaller daily movements (Estes 1991). Finally, during the dry season, a temporary increase in movement speed was observed in most herds a few weeks after the peak of management fires (i.e from mid-December to end January), suggesting that buffaloes took advantage of the subsequent (but temporary) vegetation regrowth. In this study, the herds we tracked thus globally tended to display the highest movement rates (and activity patterns) when forage conditions were the most favorable. These herds appeared to balance diet requirements on quite large time scale, a behavioral trait previously reported in the Cape buffalo by Sinclair (1977). However, the contrasted movement strategies that we observed at the dry-wet season transition suggest that more short term options are chosen by the herds ranging in the poorest habitats (i.e. northern herds) when conditions become too severe. Beyond, these findings underscore the need to consider carefully movement speed as a proxy of stressful conditions in this species.

At an ultradian scale, the herds we tracked appeared to follow quite similar and regular patterns of activity all year long, except in situations of human disturbance. When ranging away from villages, herds were active in similar proportions during the day and the night, whatever the season or the sub-season. In such situations, herds displayed a crepuscular behavior, with two main active periods per day. The first peak of activity started at dawn and the second finished after dusk, both lasting on average about 3-4 hours. This daily bigeminus pattern was particularly marked during the dry season, with the occurrence of a major resting period between 09h00 and 15h00, corresponding to the hottest hours of the day. In contrast, herd 1 shifted (both in 2007 and 2008) to a nocturnal mode when ranging close to villages located along Niger River banks. Buffaloes are known to be extremely philopatric and to remain within their home range irrespective of the disturbance (Metzger et al. 2010; Sinclair 1977). When confronted to human disturbance, shift to nocturnal activity appears as the most appropriate option. This behavioral

adjustment in situation of human disturbance reinforces our conviction that Niger River banks are a key-habitat for buffalo in our study area. These results also suggest that the diurnality index may be a suitable proxy of human pressure in ungulates, at least when disturbances occur during the day (Kamler et al. 2007)

The synchronization between the activity rhythm of buffaloes and the 24-h period was evaluated by calculating the degrees of functional coupling (DFC). The mean annual DFC's that we observed in buffalo (0.82) were comparable to those reported in other ungulates in undisturbed situations (roe deer: 0.84; alpaca : 0.88; Przewalski horse: 0.90; mouflon: 0.91) (Berger et al. 2003). The lower degree of synchronization that we expected during the dry season (as a result of a nutritional stress) appeared in fact marginally significant and was characterized by a high intra-seasonal variability. Alterations of DFC also appeared to fall under the radar of the sub-annual phases defined on the basis of space use patterns. Although temporary losses of rhythmicity occurred in the northern herds at the transition from the dry to the wet season, it is likely that DFC is not a suitable index of the nutritional status in this species, except potentially in extreme conditions (i.e. extended drought) not experienced in this study. A wide range of external stressors or endogenous functional changes are likely to lead to losses of rhythmicity. Among them, parturition in buffalo is an event that appears to affect substantively the daily routine of females (and thus of mixed herds), as suggested by the marked and extended decline in DFC subsequent to the calving event we incidentally observed.

### **D.3. Conclusion and future directions**

Until recently, questions related to space-use and habitat selection of free ranging animals questions have been most often been addressed through a static approach by considering disconnected animal locations. In this study, the framework we propose in order to analyze the relationship between buffalo herds and large scale covariates was conceptualized from the standpoint of movement itself. In this framework, shifts in location (i.e. non stationary phases) were expected to result from the expression or the release of a critical factors while stationary phases of space use (sHR) were assumed to correspond to spatiotemporal windows during which critical factors appear constant from an animal's perspective. This approach helps to identify biologically relevant scales at which animals specifically react, and thus to perform finer analyses of their responses to spatiotemporally structured environments. There is however a clear need to develop robust and automatic

methods to identify stationary and non-stationary movement patterns in non-trivial contexts.

Using the above-mentioned approach, we showed how both the flood dynamics of Niger River and - to some extent - management fires drive space use patterns and activity patterns of buffalo herds in WRP. Beyond, our results stress the need to characterize dynamic covariates with a sufficient spatiotemporal resolution. In practice, as exemplified by our fire dataset, current datasets derived from remote sensing tools can hardly be sampled both in high spatial and temporal resolutions. So far, this constraint limits analyses to coarse domains of scale, despite quite an intensive sampling of movement.

Biorhythm analyses undertaken at subannual scales showed that herds globally tended to display the highest movement speed and activity patterns when forage conditions were the most favorable. Contrasted patterns of daily movement speed between southern and northern herds at the transition from the dry to the wet season suggests that northern herds (except H1) endure at that period a stronger physiological challenge than southern ones. Under the assumption that low daily movement speed reflects poor environmental conditions in buffalo, it is likely that the transition from the wet to the dry season is also a challenging period in our study area. Despite a strong spatiotemporal of resources, the herds we tracked maintained all year long high figures of rhythmic synchronization with the circadian period. The lower figures of DFC we expected to appear during the dry season as a result of an increase in foraging constraints appeared marginally significant. Finally, the shift to a nocturnal mode operated by the herd facing diurnal human disturbance emphasizes the fact that relocation is not the only option when environmental conditions change and highlight the limits of investigations based solely on movement.

The tools developed by chronobiology clearly allow movement ecology to explore domains of scale hardly investigable using current movement tracking devices. Combining tools developed by both disciplines in an integrated approach paves the way for a better comprehension of wildlife-environment relationships.

## **E. Figures**





Figure 23 - Herd 1 - movement metrics (GPS data)

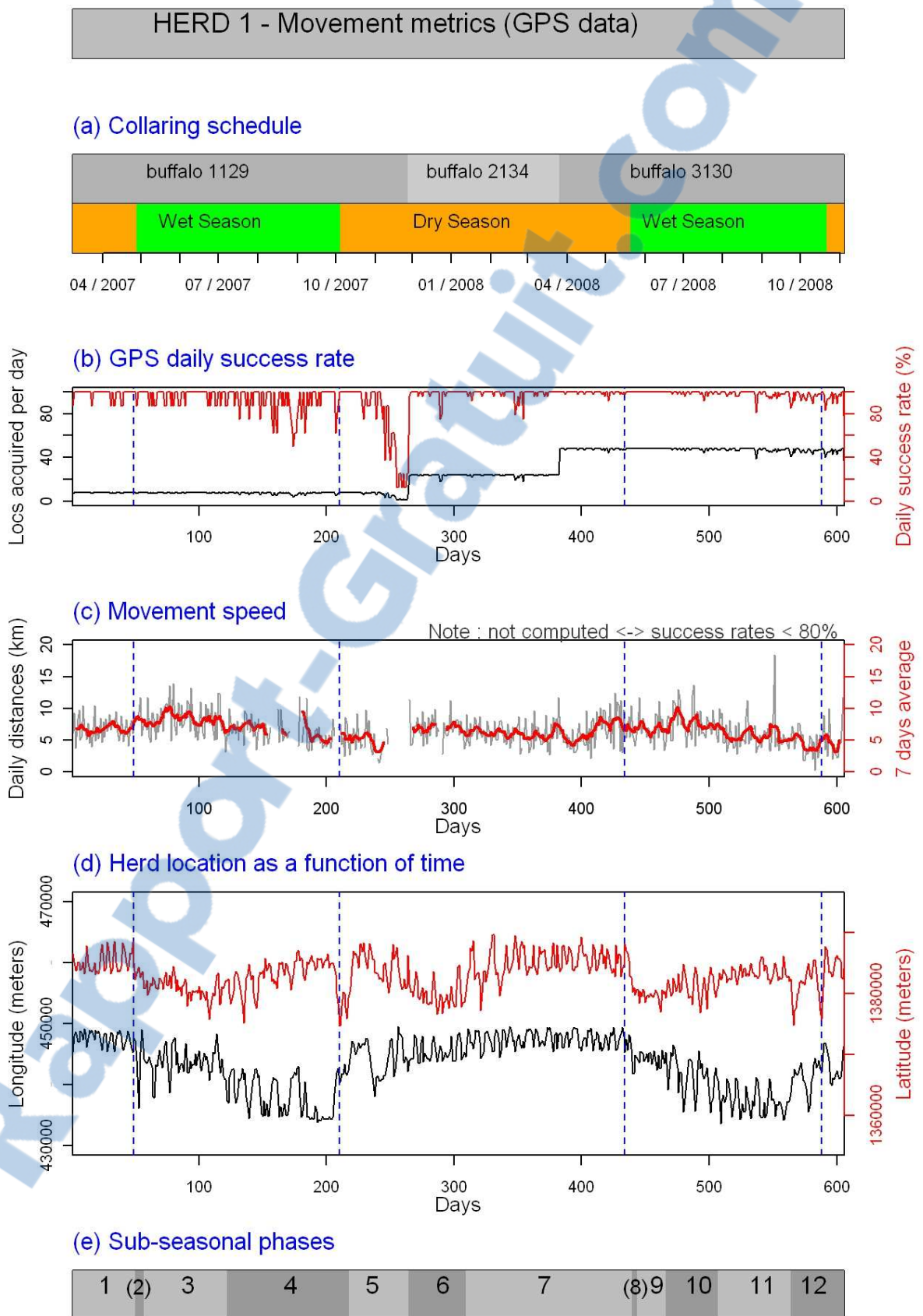


Figure 24 - Herd 1 – Annual home range contours [hereunder displayed : 11-10-07 to 04-11-08]

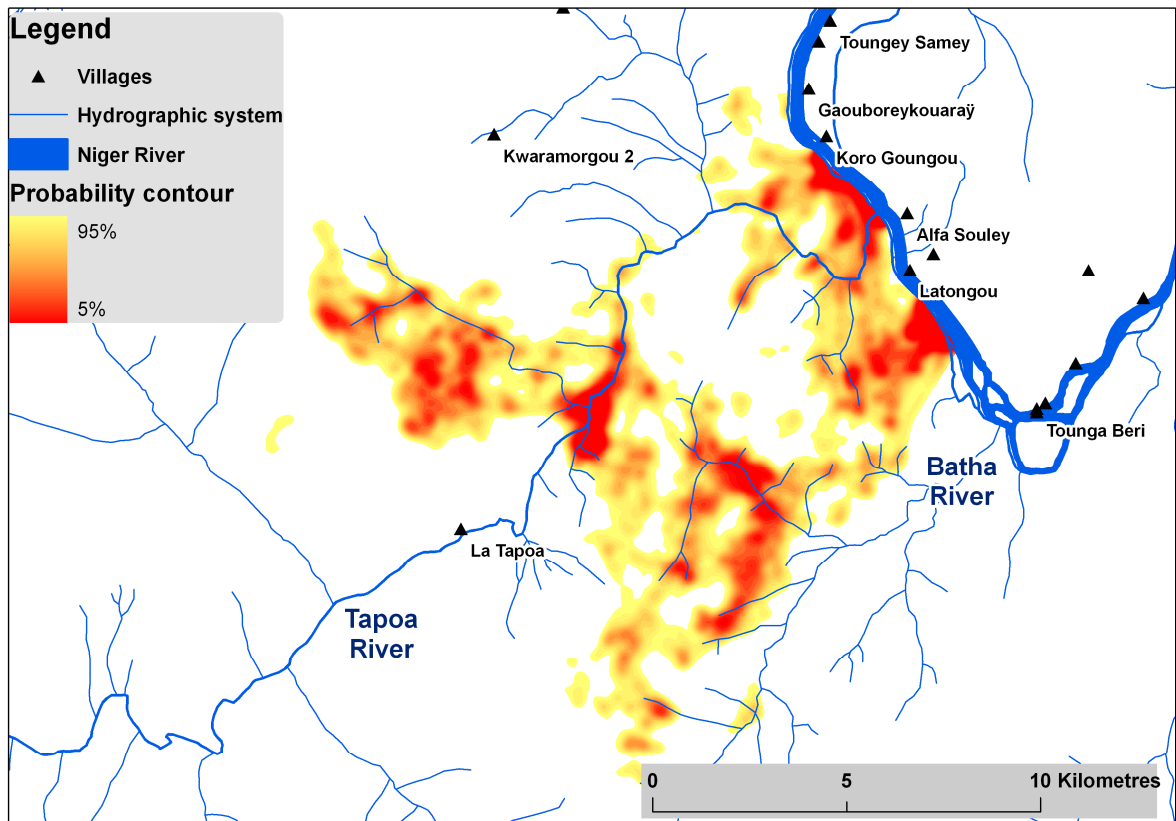


Figure 25 – Herd 1 – Simplified vegetation map

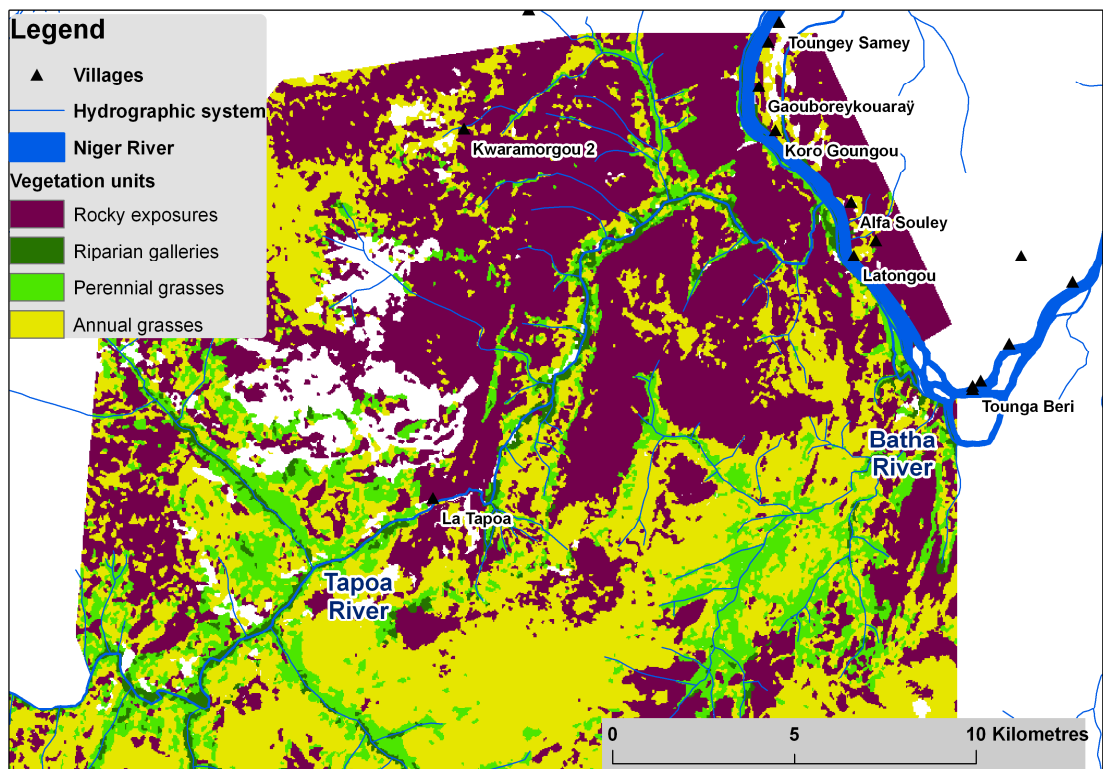


Figure 26 - Herd 1 - phase 1 13-3-07 0:00 to 27-4-07 9:00 DS (45 d.)

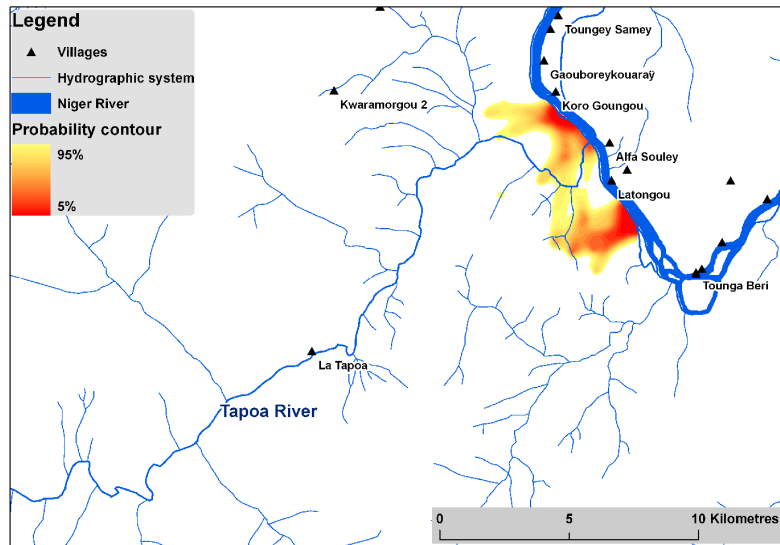


Figure 27 - Herd 1 - phase 2 27-4-07 12:00 to 3-5-07 21:00 WS (6 d.)

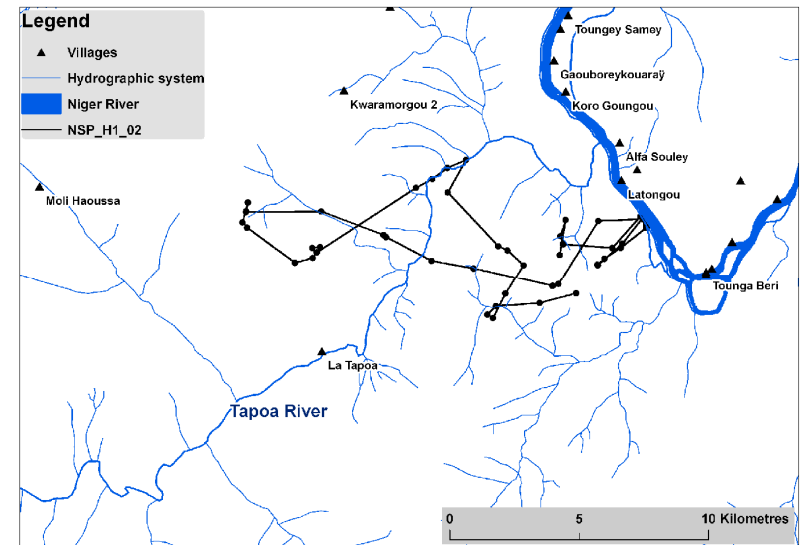


Figure 28 - Herd 1 - phase 3 4-5-07 0:00 to 8-7-07 6:00 WS (65 d.)

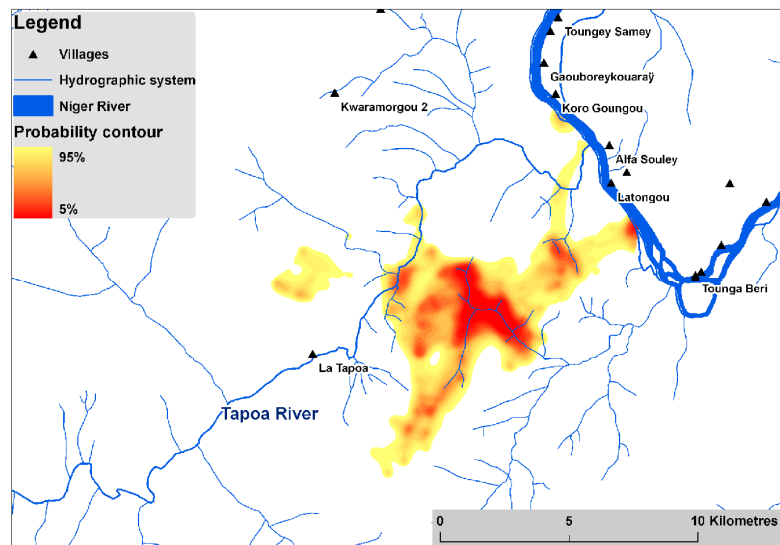


Figure 29 - Herd 1 - phase 4 8-7-07 9:00 to 11-10-07 15:00 WS (95 d.)

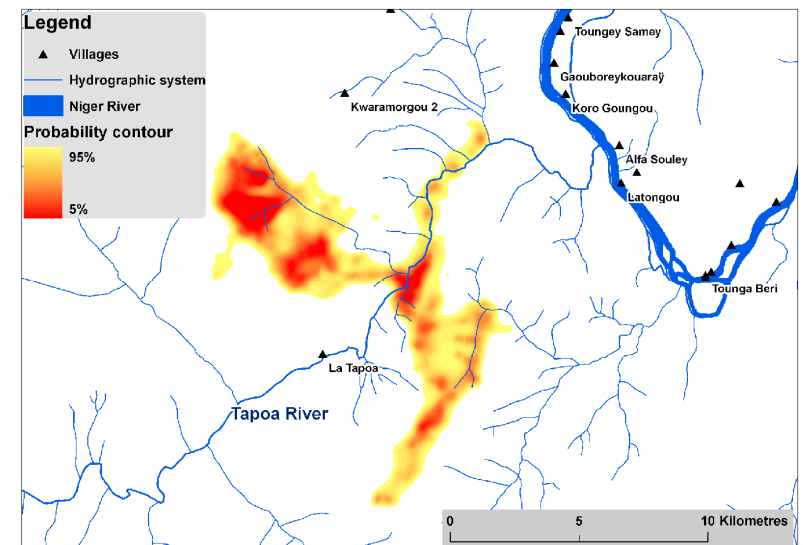


Figure 30 - Herd 1 - phase 5 11-10-07 18:00 to 28-11-07 21:00 DS (48 d.)

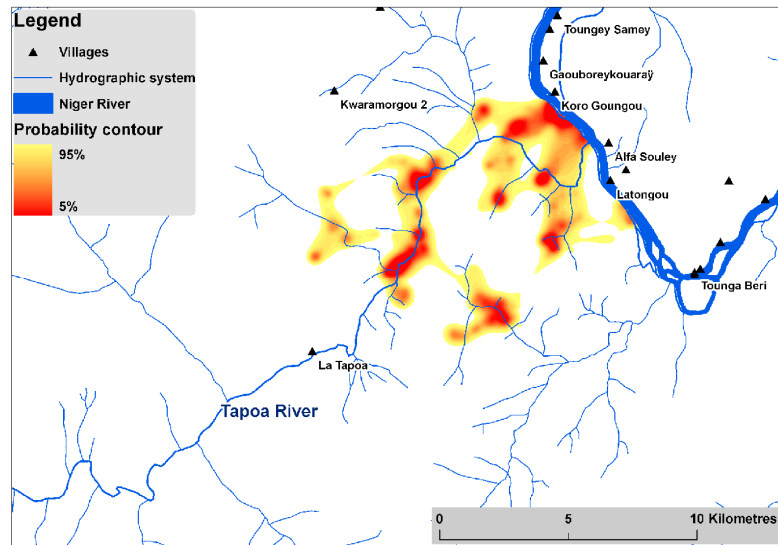


Figure 31 - Herd 1 - phase 6 29-11-07 6:00 to 13-1-08 19:00 DS (46 d.)

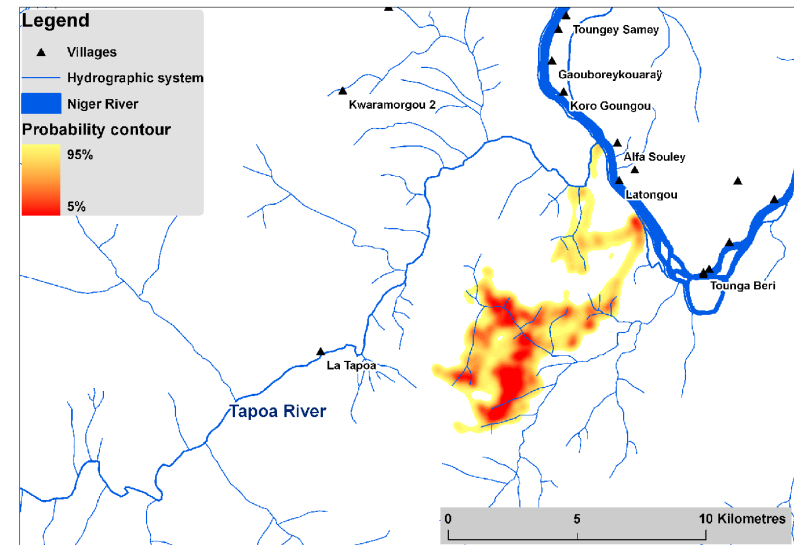


Figure 32 - Herd 1 - phase 7 13-1-08 20:00 to 21-5-08 8:00 DS (129 d.)

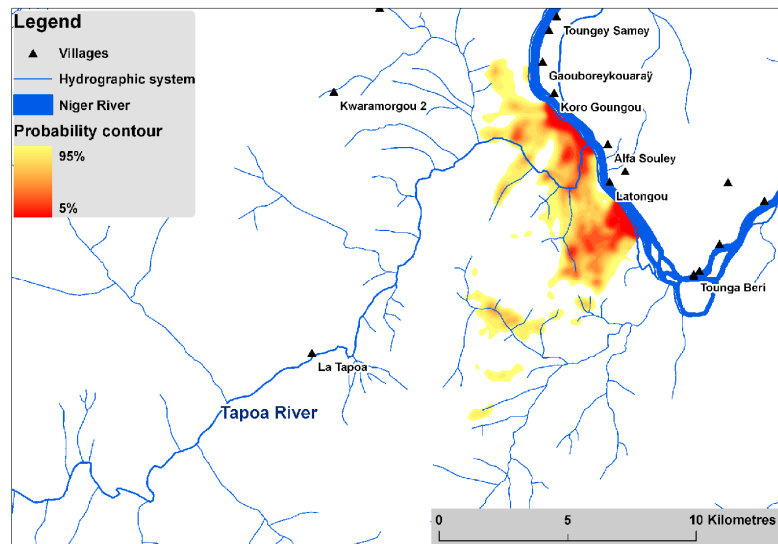


Figure 33 - Herd 1 - phase 8 21-5-08 9:00 to 25-5-08 6:00 WS (4 d.)

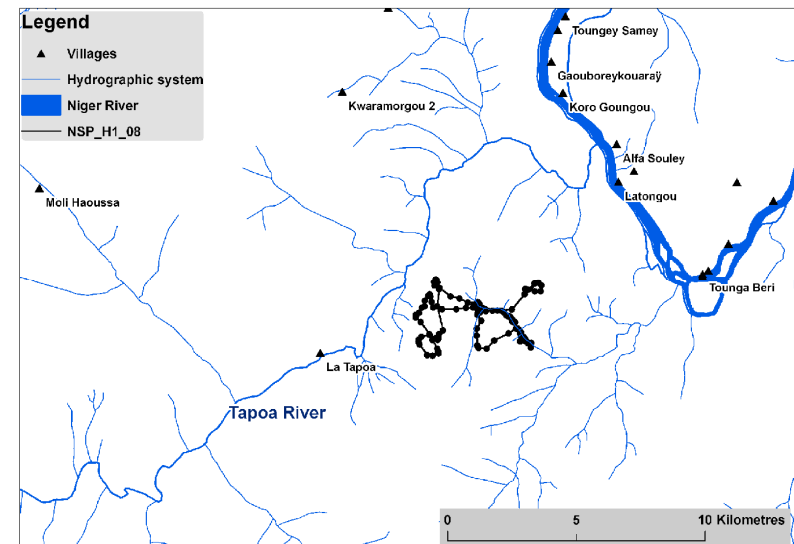


Figure 34 - Herd 1 - phase 9 25-5-08 6:30 to 18-6-08 2:30 WS (24 d.)

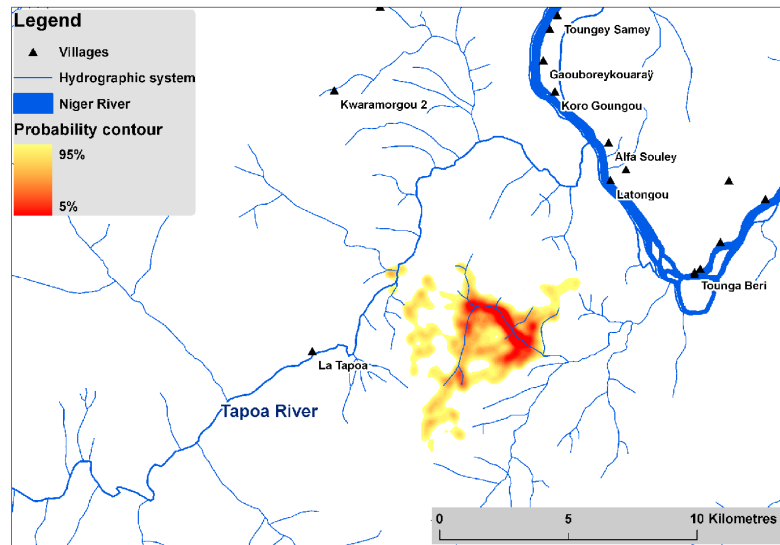


Figure 35 - Herd 1 - phase 10 18-6-08 3:00 to 29-7-08 6:00 WS (41 d.)

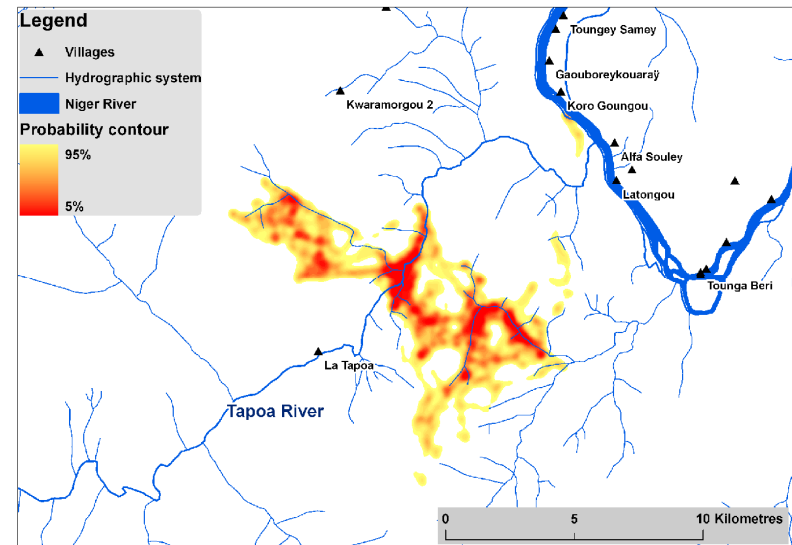


Figure 36 - Herd 1 - phase 11 29-7-08 6:30 to 24-9-08 6:30 WS (57 d.)

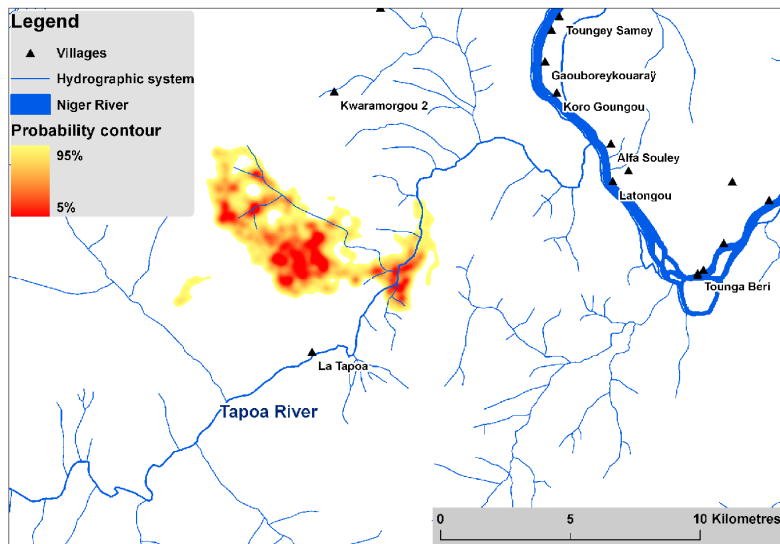


Figure 37 - Herd 1 - phase 12 24-9-08 7:30 to 4-11-08 13:00 DS (41 d.)

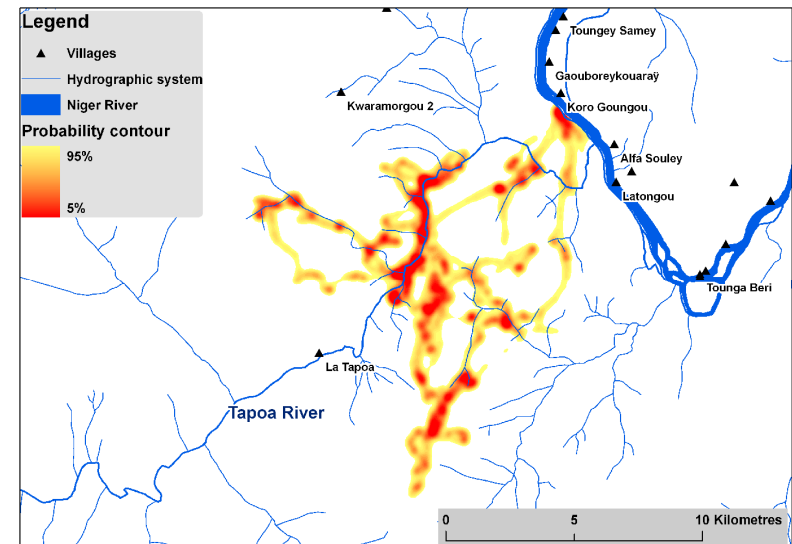
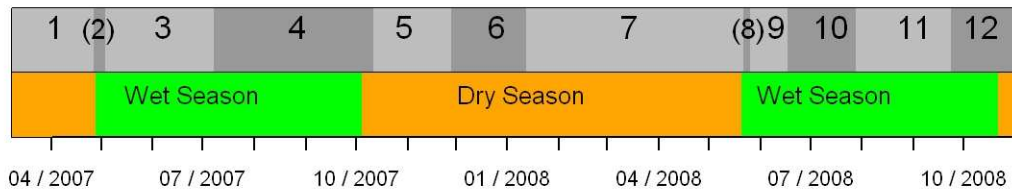




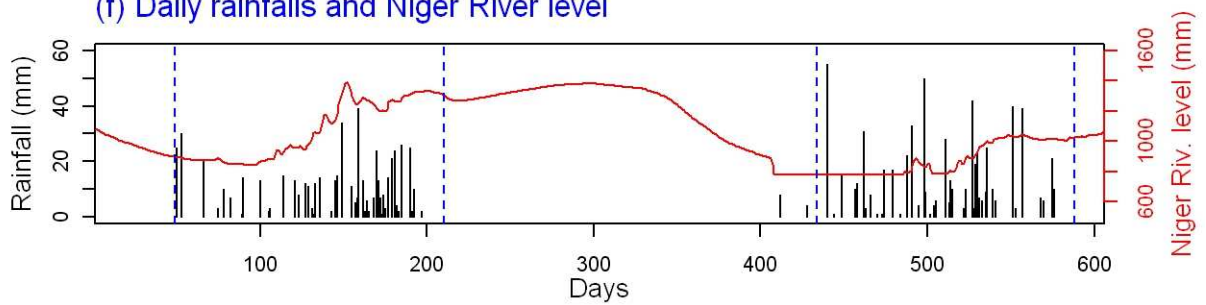
Figure 38 : Herd 1 – Environmental covariates

HERD 1 - Environmental covariates

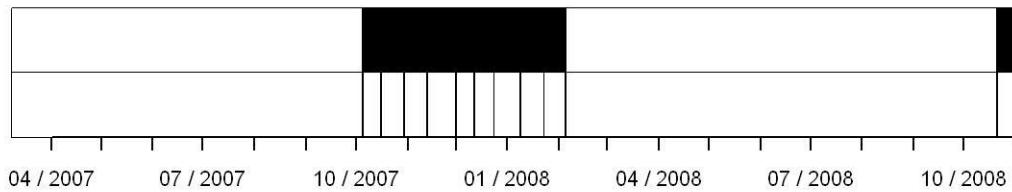
(i) Sub-seasonal phases and seasons



(f) Daily rainfalls and Niger River level



(g) Fires period and Modis images timing



(h) Vegetation units : Normalized values of relative preferences

Phase	Area (ha) within HR(95% isopl)				Relative preferences (RP)			
	ROC	GAL	PER	ANN	ROC	GAL	PER	ANN
1	886	50	145	365	0.16	0.26	0.42	0.16
2	/	/	/	/	/	/	/	/
3	2457	128	392	1559	0.16	0.19	0.44	0.21
4	2095	195	361	1598	0.23	0.27	0.24	0.26
5	2345	251	485	846	0.15	0.37	0.29	0.20
6	745	21	351	1588	0.18	0.21	0.31	0.30
7	1436	110	315	881	0.14	0.31	0.42	0.13
8	/	/	/	/	/	/	/	/
9	740	42	204	870	0.10	0.14	0.52	0.24
10	1957	120	402	1332	0.13	0.45	0.24	0.18
11	1138	112	172	495	0.25	0.29	0.22	0.24
12	2366	230	427	1167	0.15	0.43	0.25	0.17

ROC = Rocky exposures and iron pans with open vegetation  
 GAL = Riparian galleries and thickets  
 PER = vegetation dominated by perennial grasses  
 ANN = vegetation dominated by annual grasses

Figure 39 : Herd 1 – Activity metrics (sensor data)

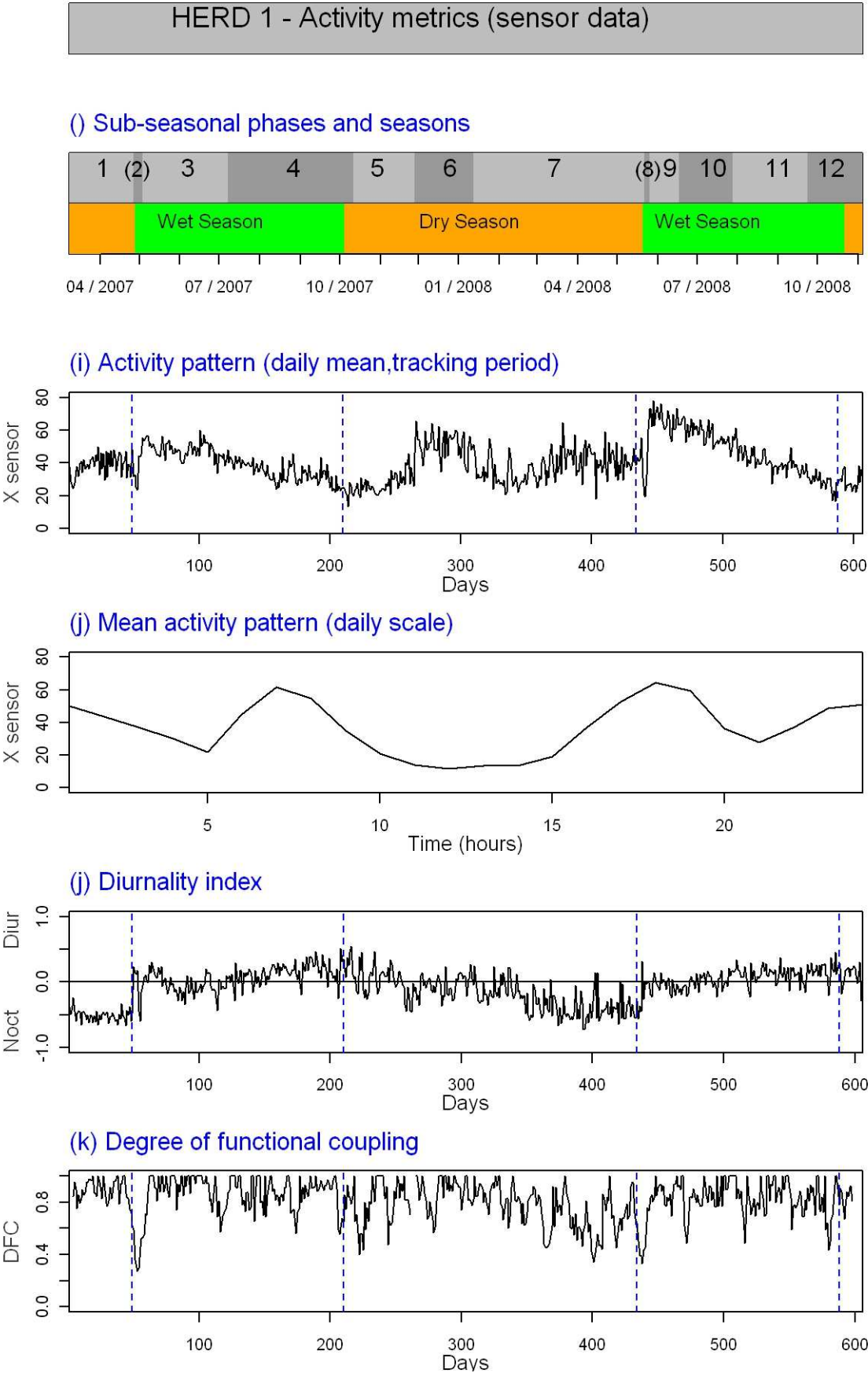
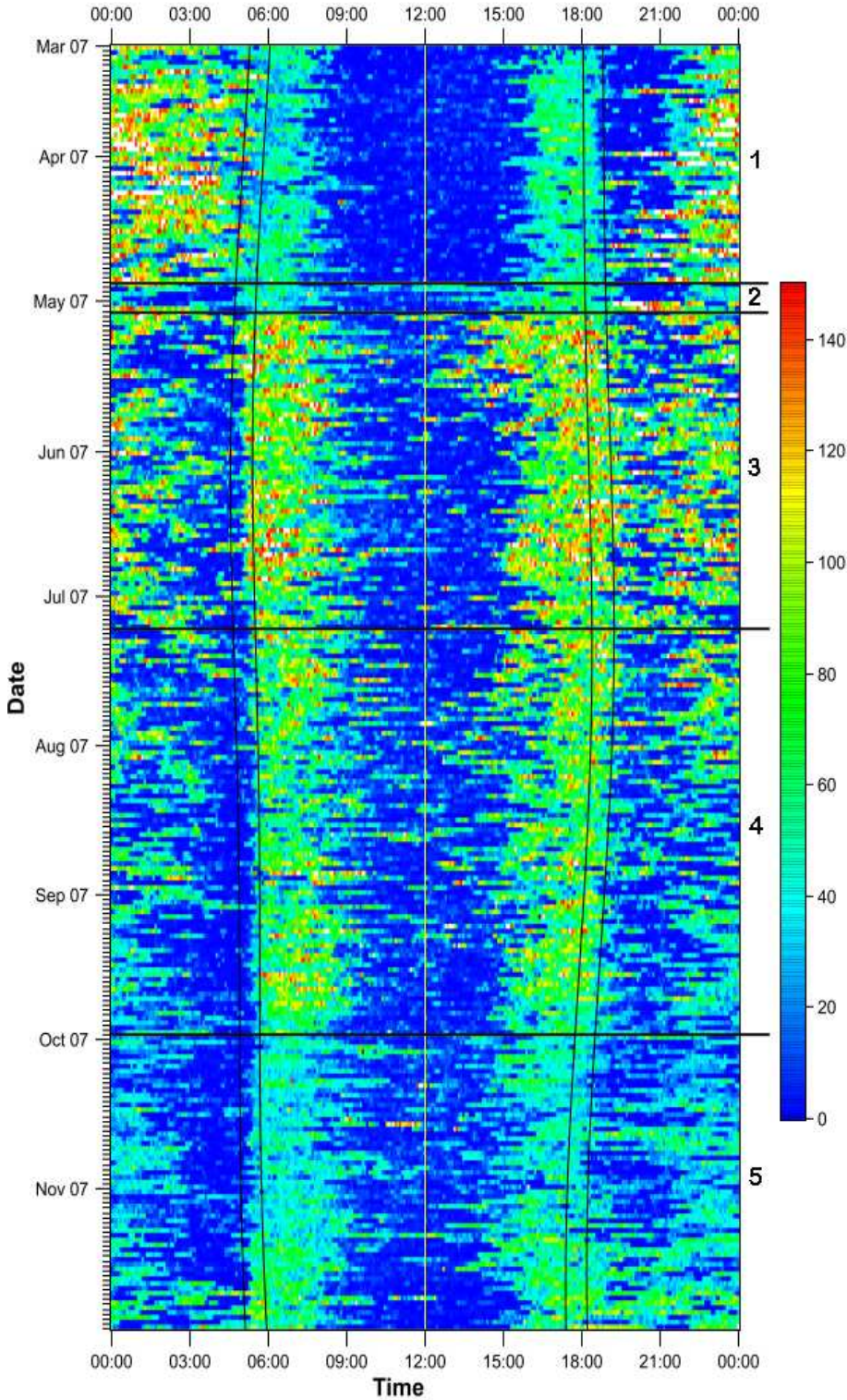


Figure 40 : Herd 1 – Actogram

HERD 1 - Activity metrics (sensor data)

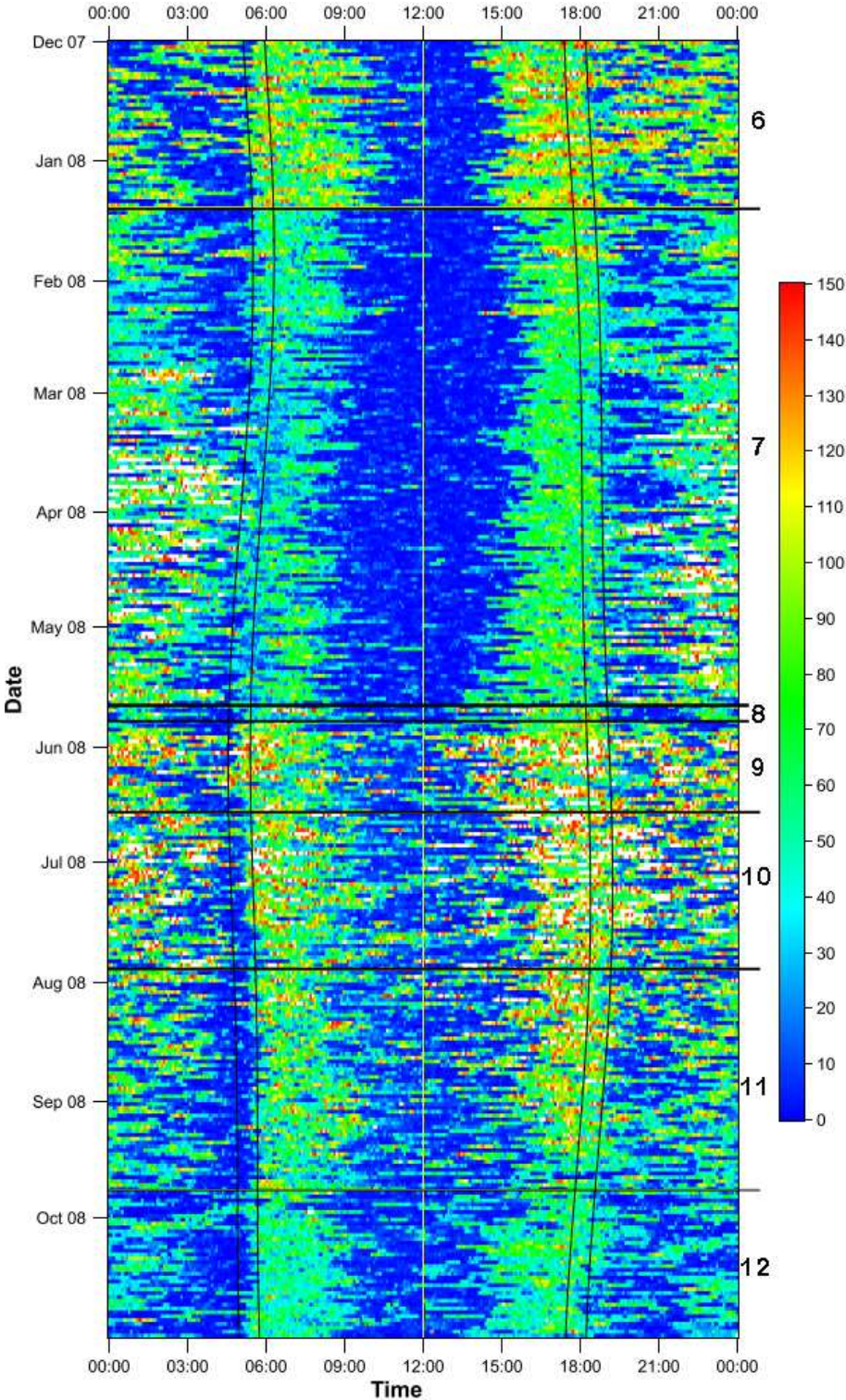
(i) Actogram (part 1/2)





HERD 1 - Activity metrics (sensor data)

(i) Actogram (part 2/2)



**Table 15 : Herd 1 - Movement speed per phase (mean  $\pm$ SD) and significant pairwise differences (alpha=0.05)**

Phase	Estimate	SD	Paired diff.
1	6.80	0.31	3
2(NS)	8.28	0.82	2
3	8.30	0.27	6
4	6.22	0.24	3
5	4.76	0.42	4
6	6.79	0.33	2
7	6.30	0.19	3
8(NS)	5.13	1.08	0
9	6.83	0.45	1
10	7.78	0.34	4
11	5.81	0.29	2
12	4.71	0.34	8

**Table 16 : Herd 1 – Diurnality index per phase (mean  $\pm$ SD) and significant pairwise differences (alpha=0.05)**

Phase	Estimate	SD	Paired diff.
1	-0.54	0.05	11
2(NS)	-0.10	0.08	1
3	-0.01	0.04	2
4	0.15	0.04	3
5	0.05	0.06	2
6	-0.07	0.05	2
7	-0.30	0.03	9
8(NS)	-0.02	0.10	1
9	-0.06	0.06	2
10	0.00	0.05	2
11	0.11	0.04	2
12	0.17	0.05	2

**Table 17 : Herd 1 – Degree of functional coupling per phase (mean  $\pm$ SD) and significant pairwise differences (alpha=0.05)**

Phase	Estimate	SD	Paired diff.
1	0.90	0.06	0
2(NS)	0.75	0.15	0
3	0.82	0.05	0
4	0.86	0.04	0
5	0.78	0.06	0
6	0.88	0.06	0
7	0.71	0.03	0
8(NS)	-	-	-
9	0.83	0.07	0
10	0.83	0.07	0
11	0.86	0.05	0
12	0.85	0.07	0

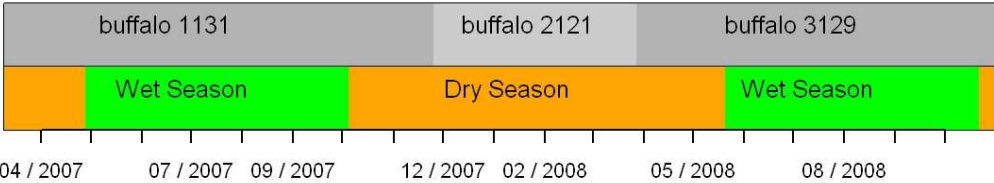
Rapport-Gratuit.com



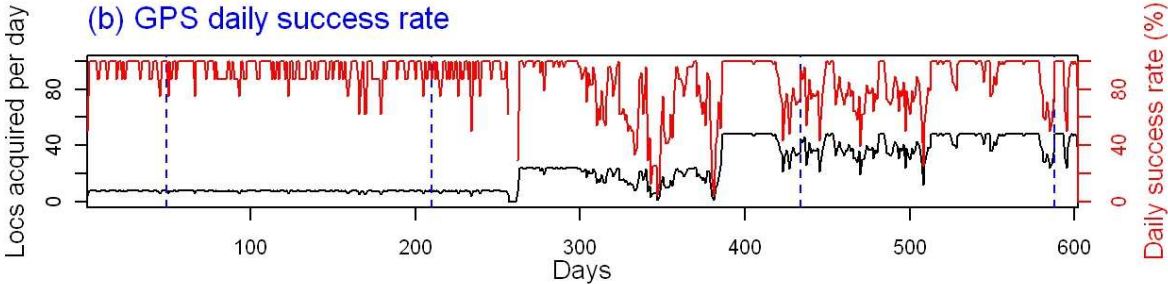
Figure 41 : Herd 2 – Movement metrics (GPS data)

HERD 2 - Movement metrics (GPS data)

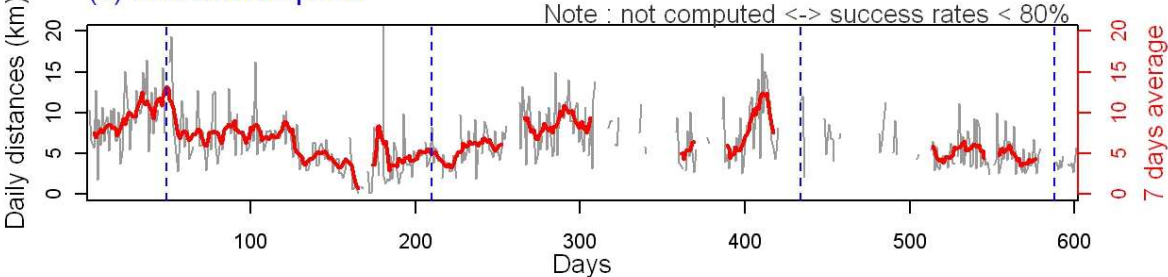
(a) Collaring schedule



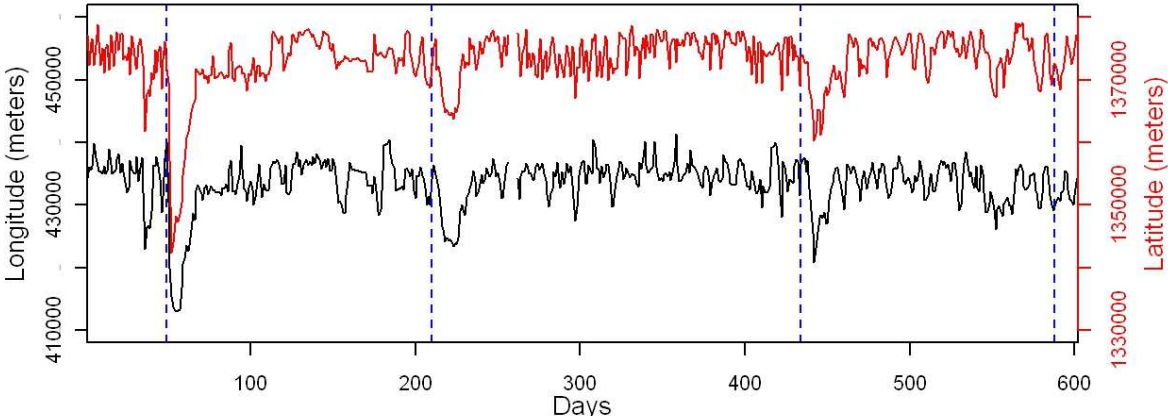
(b) GPS daily success rate



(c) Movement speed



(d) Herd location as a function of time



(e) Sub-seasonal phases





Figure 42 – Herd 2 – Annual home range contours [hereunder displayed : 10-10-07 to 08-11-08]

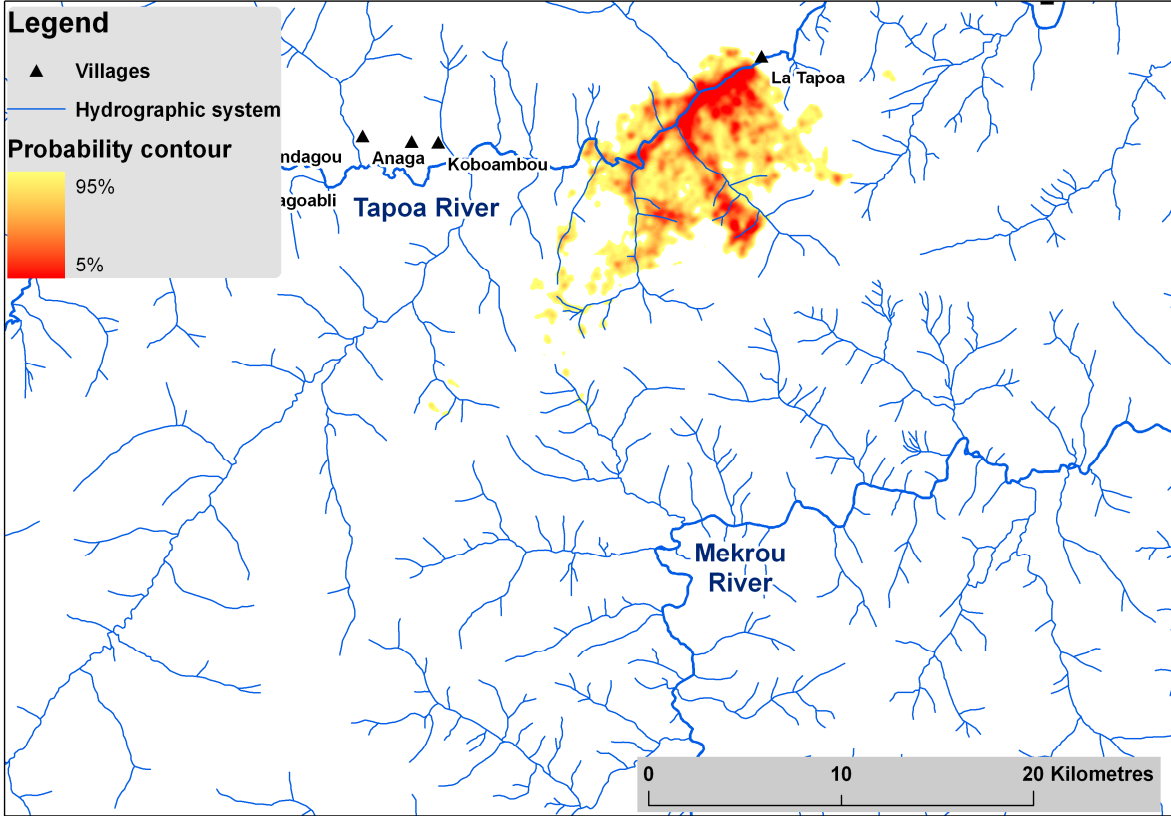
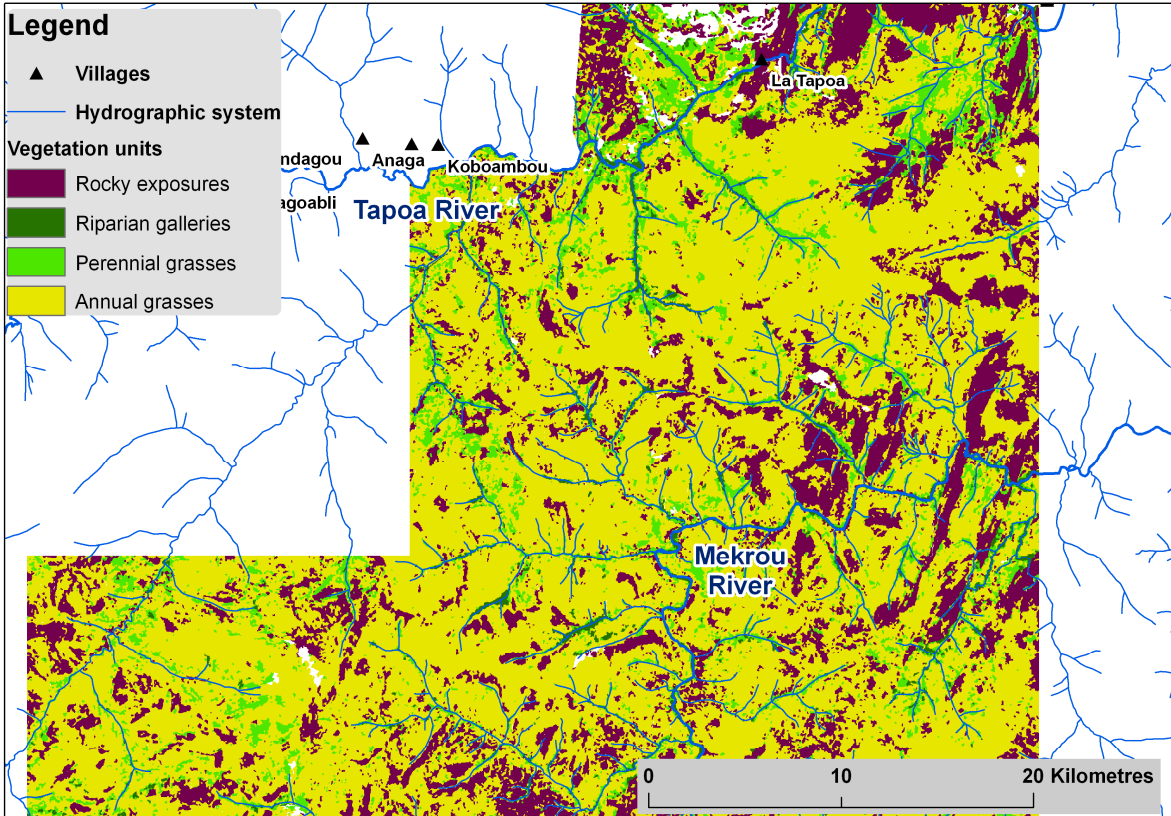
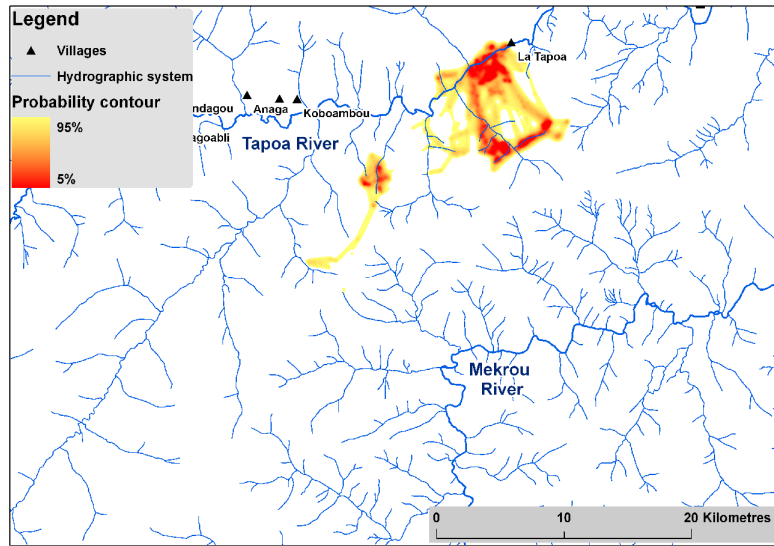


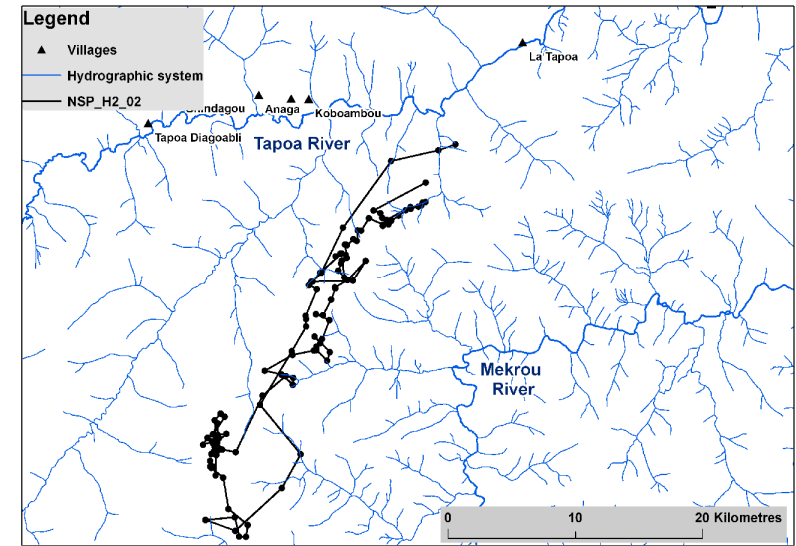
Figure 43– Herd 2 – Simplified vegetation map



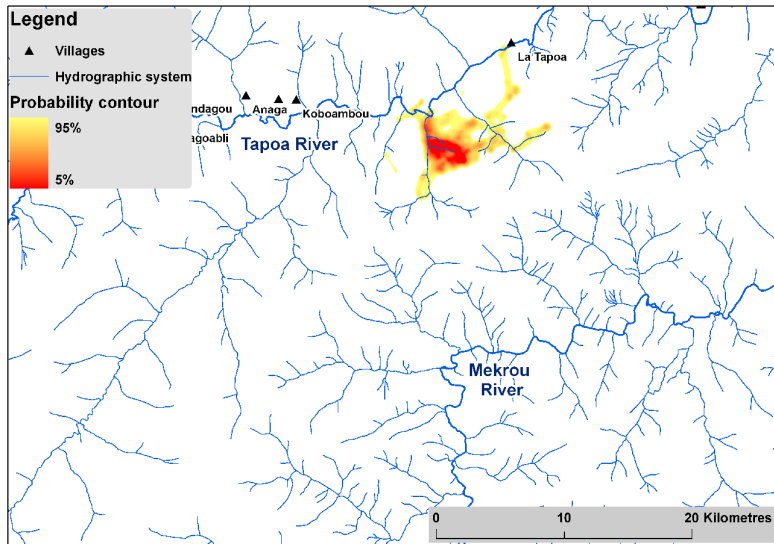
**Figure 44 - Herd 2 - phase 1 13-3-07 3:00 to 28-4-07 6:00 DS (46 d.)**



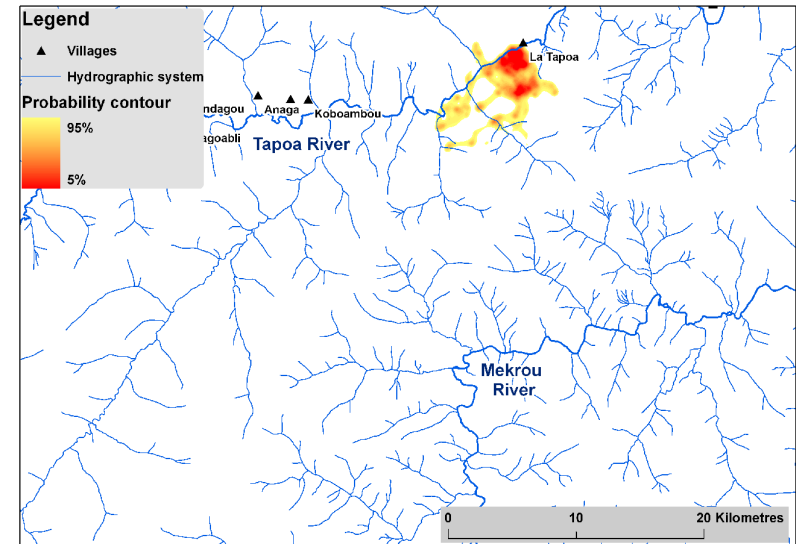
**Figure 45 - Herd 2 - phase 2 28-4-07 9:00 to 14-5-07 12:00 WS (16 d.)**



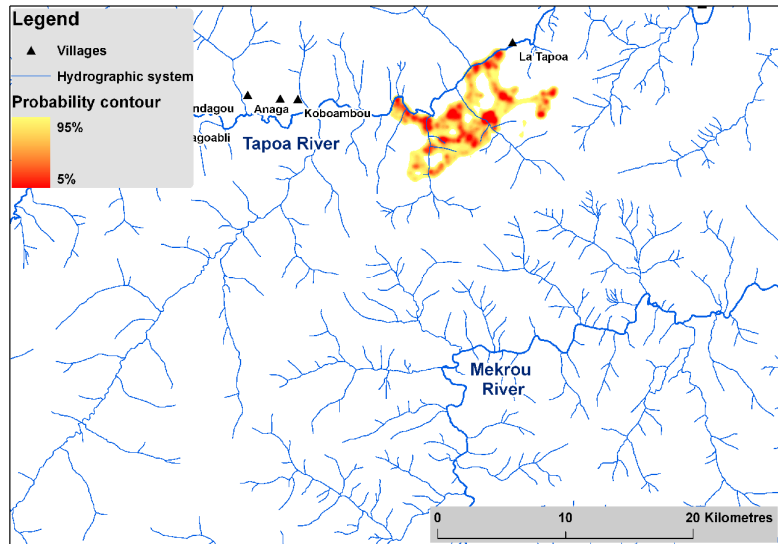
**Figure 46 - Herd 2 - phase 3 14-5-07 15:00 to 29-6-07 6:00 WS (46 d.)**



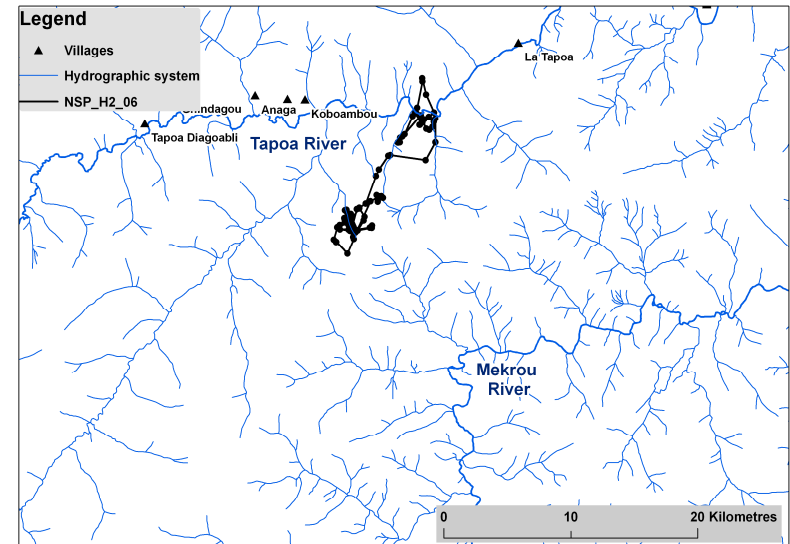
**Figure 47 - Herd 2 - phase 4 29-6-07 9:00 to 8-8-07 0:00 WS (40 d.)**



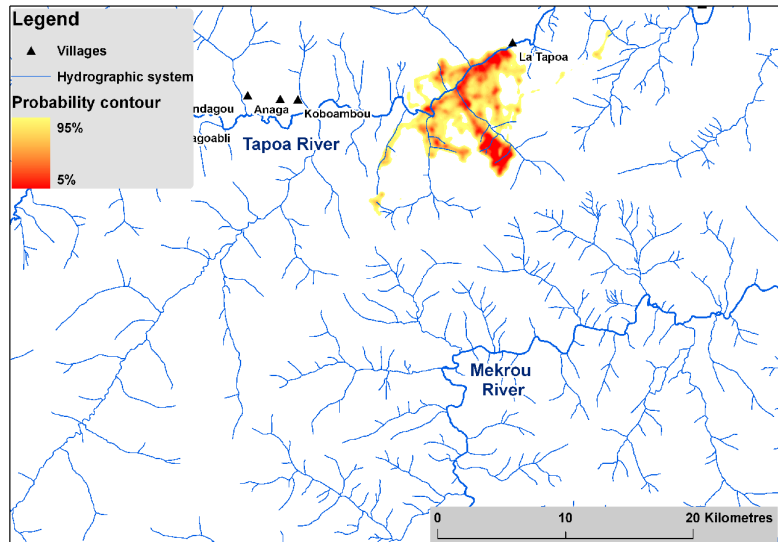
**Figure 48 - Herd 2 - phase 5 8-8-07 3:00 to 10-10-07 18:00 WS (64 d.)**



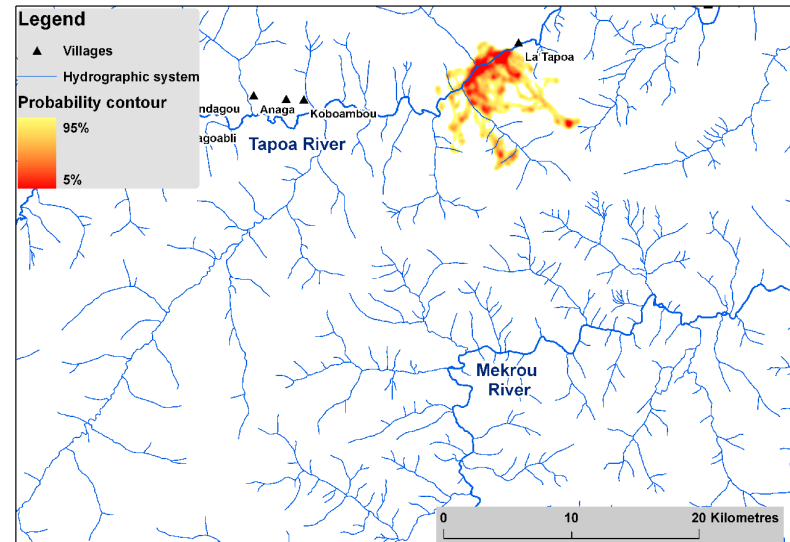
**Figure 49 - Herd 2 - phase 6 10-10-07 21:00 to 26-10-07 12:00 DS (16 d.)**



**Figure 50 - Herd 2 - phase 7 26-10-07 15:00 to 26-1-08 9:00 DS (92 d.)**

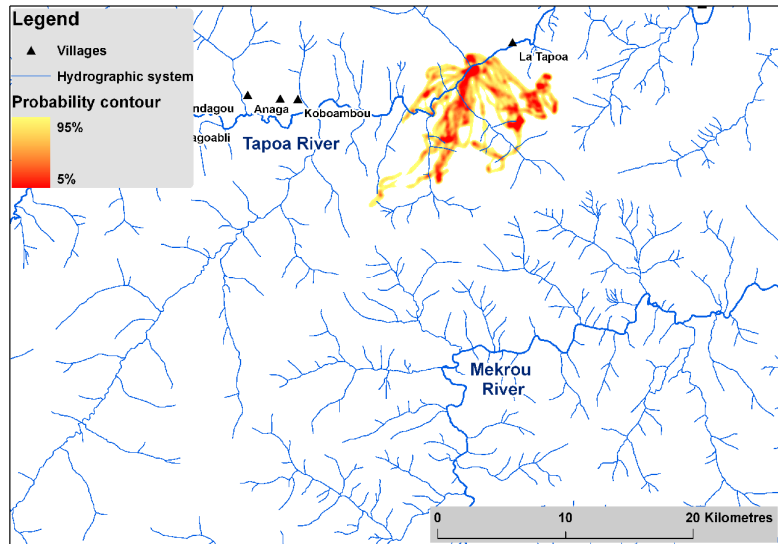


**Figure 51 - Herd 2 - phase 8 26-1-08 10:00 to 12-4-08 18:00 DS (77 d.)**

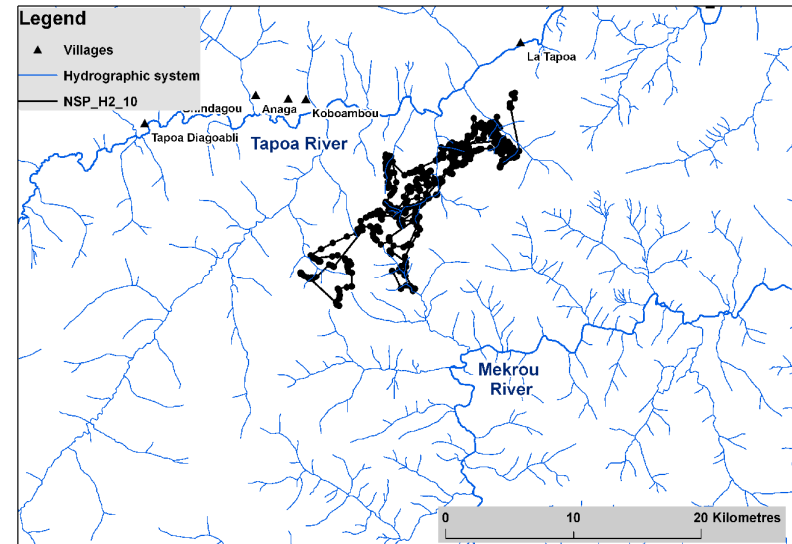




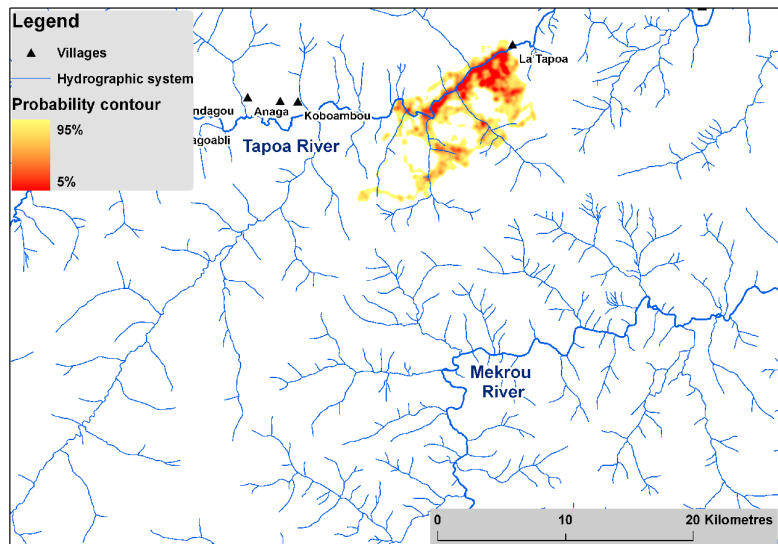
**Figure 52 - Herd 2 - phase 9 - 12-4-08 19:00 to 20-5-08 19:30 DS (38 d.)**



**Figure 53 - Herd 2 - phase 10 - 20-5-08 19:30 to 13-6-08 17:30 WS (24 d.)**



**Figure 54 - Herd 2 - phase 11 13-6-08 17:30 to 4-9-08 9:00 WS (83 d.)**



**Figure 55 - Herd 2 - phase 12 4-9-08 9:30 to 8-11-08 12:30 WS-DS (65 d.)**

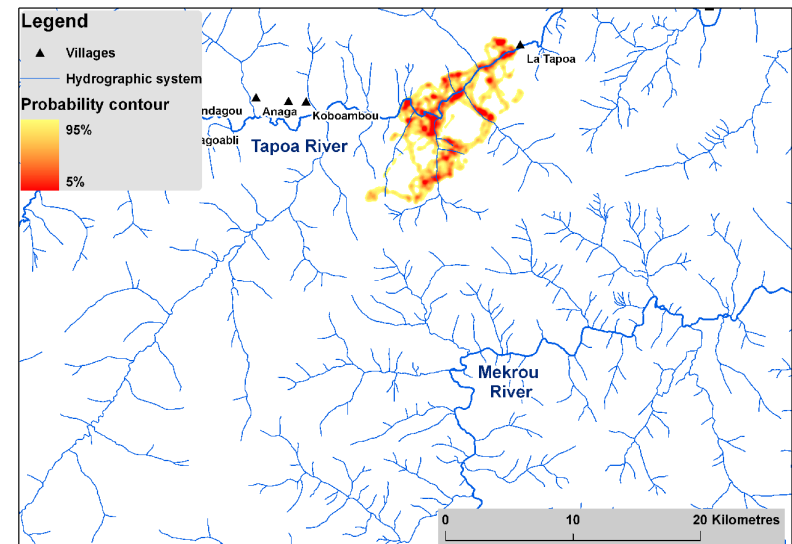
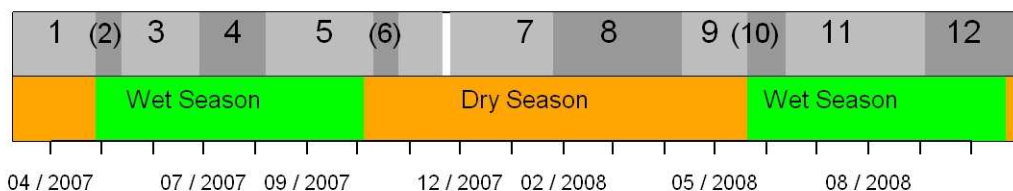


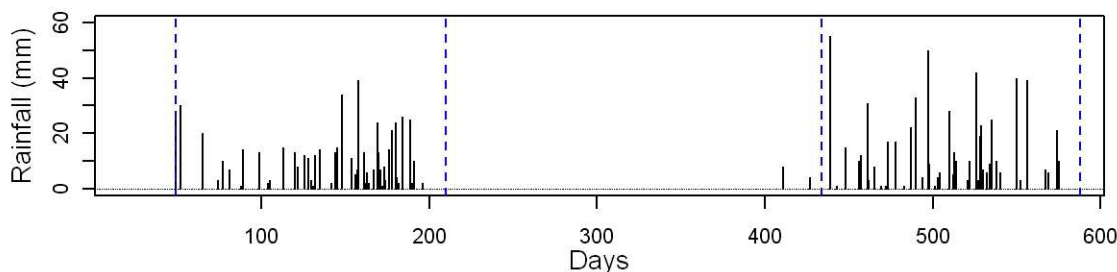
Figure 56 : Herd 2 - Environmental covariates

HERD 2 - Environmental covariates

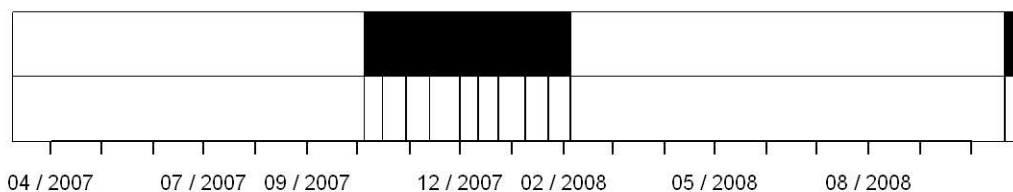
(i) Sub-seasonal phases and seasons



(f) Daily rainfalls



(g) Fires period and Modis images timing



(h) Vegetation units : Normalized values of relative preferences

Phase	Area (ha) within HR(95% isopl)				Relative preferences (RP)			
	ROC	GAL	PER	ANN	ROC	GAL	PER	ANN
1	881	324	1131	4634	0.21	0.27	0.29	0.23
2	/	/	/	/	/	/	/	/
3	326	295	705	2325	0.12	0.28	0.33	0.27
4	611	223	537	1764	0.43	0.22	0.18	0.17
5	381	299	789	2895	0.26	0.28	0.26	0.21
6	78	21	122	533	0.14	0.47	0.28	0.11
7	611	375	1233	3381	0.18	0.27	0.27	0.27
8	492	169	655	2598	0.15	0.43	0.26	0.16
9	557	294	921	3698	0.20	0.27	0.28	0.26
10	/	/	/	/	/	/	/	/
11	715	456	1220	2941	0.29	0.30	0.23	0.18
12	486	425	1213	2673	0.16	0.37	0.28	0.19

ROC = Rocky exposures and iron pans with open vegetation  
 GAL = Riparian galleries and thickets  
 PER = vegetation dominated by perennial grasses  
 ANN = vegetation dominated by annual grasses

Figure 57 : Herd 2 – Activity metrics (sensor data)

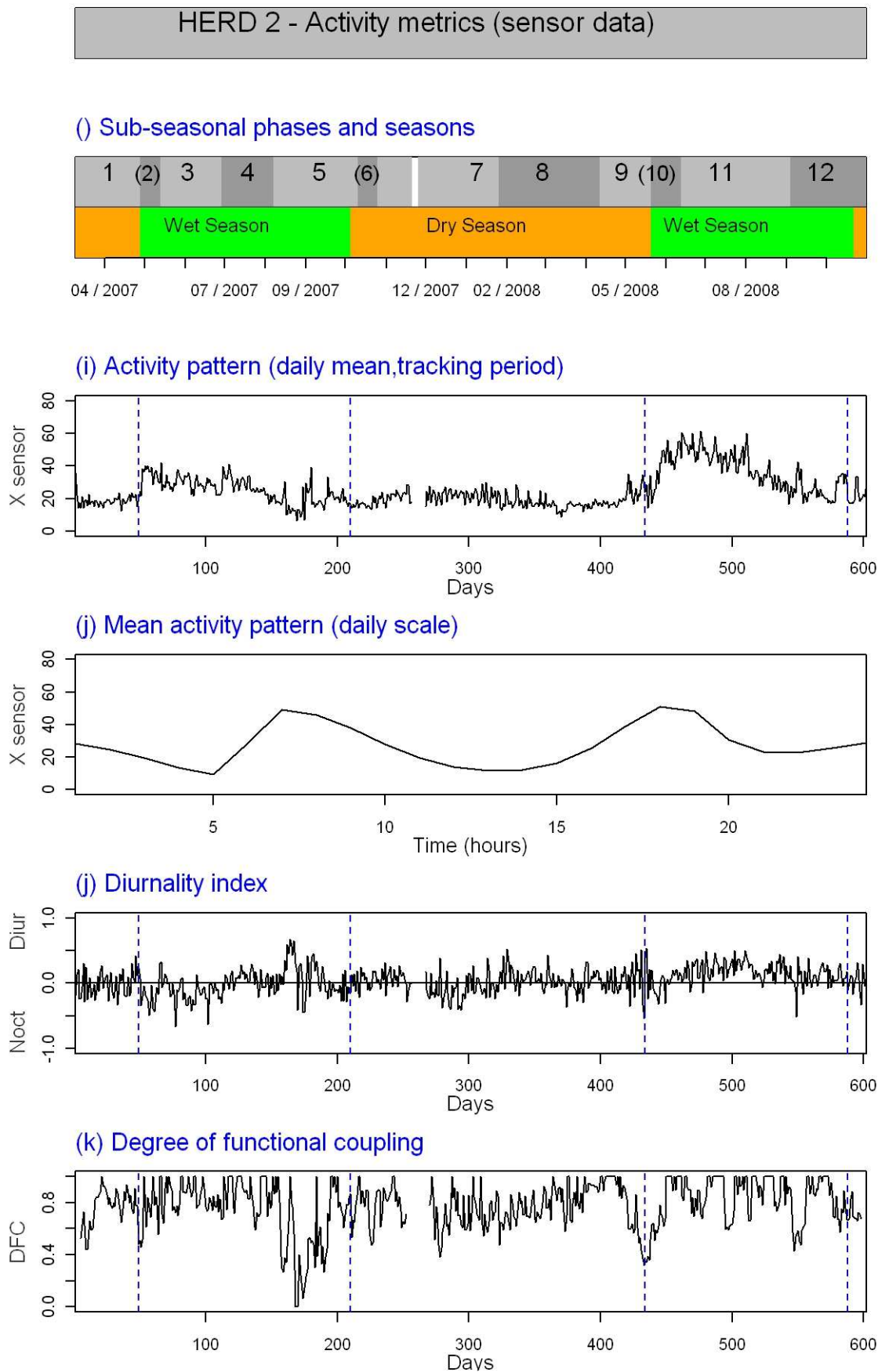
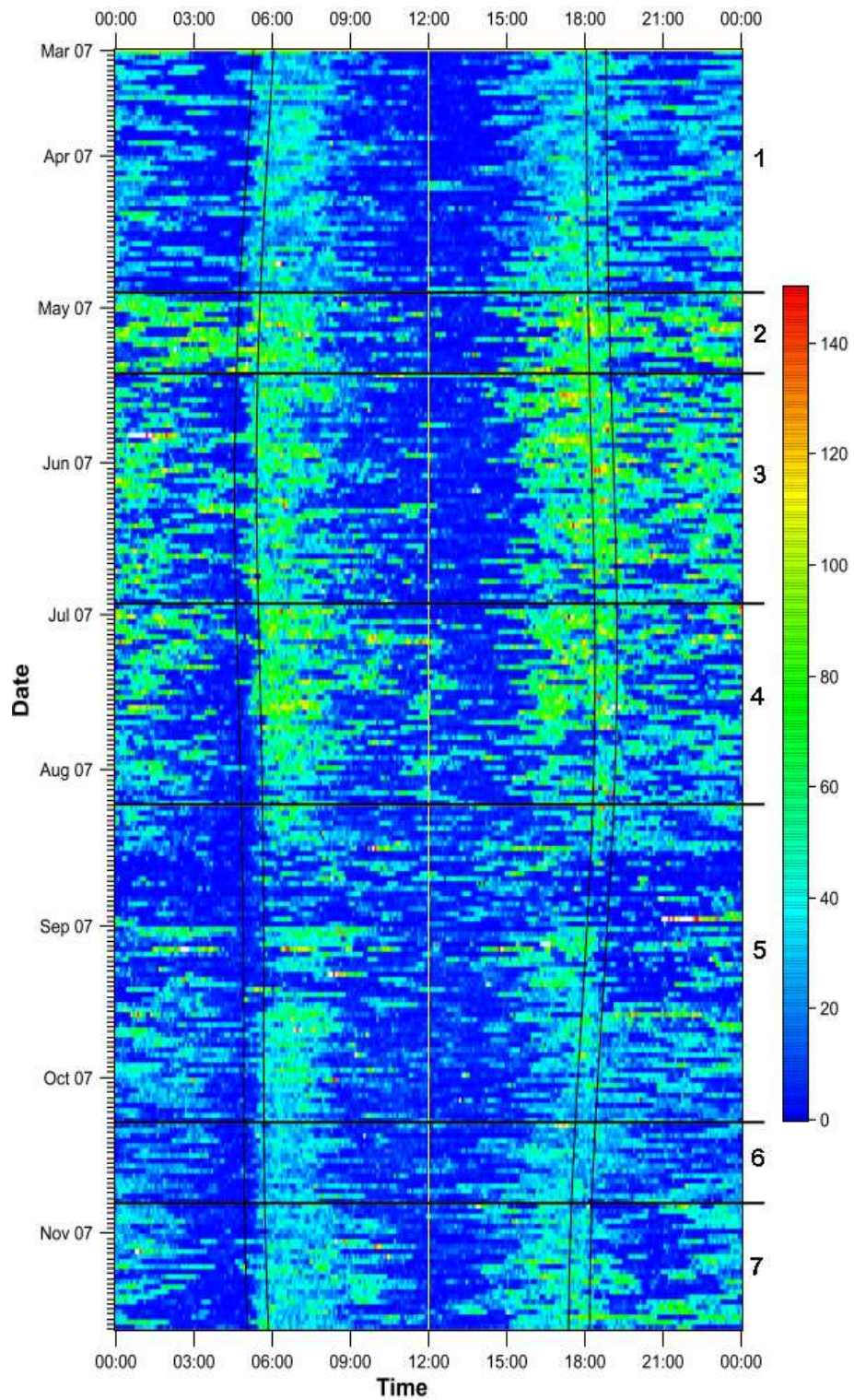


Figure 58 : Herd 2 - Actogram

HERD 2 - Activity metrics (sensor data)

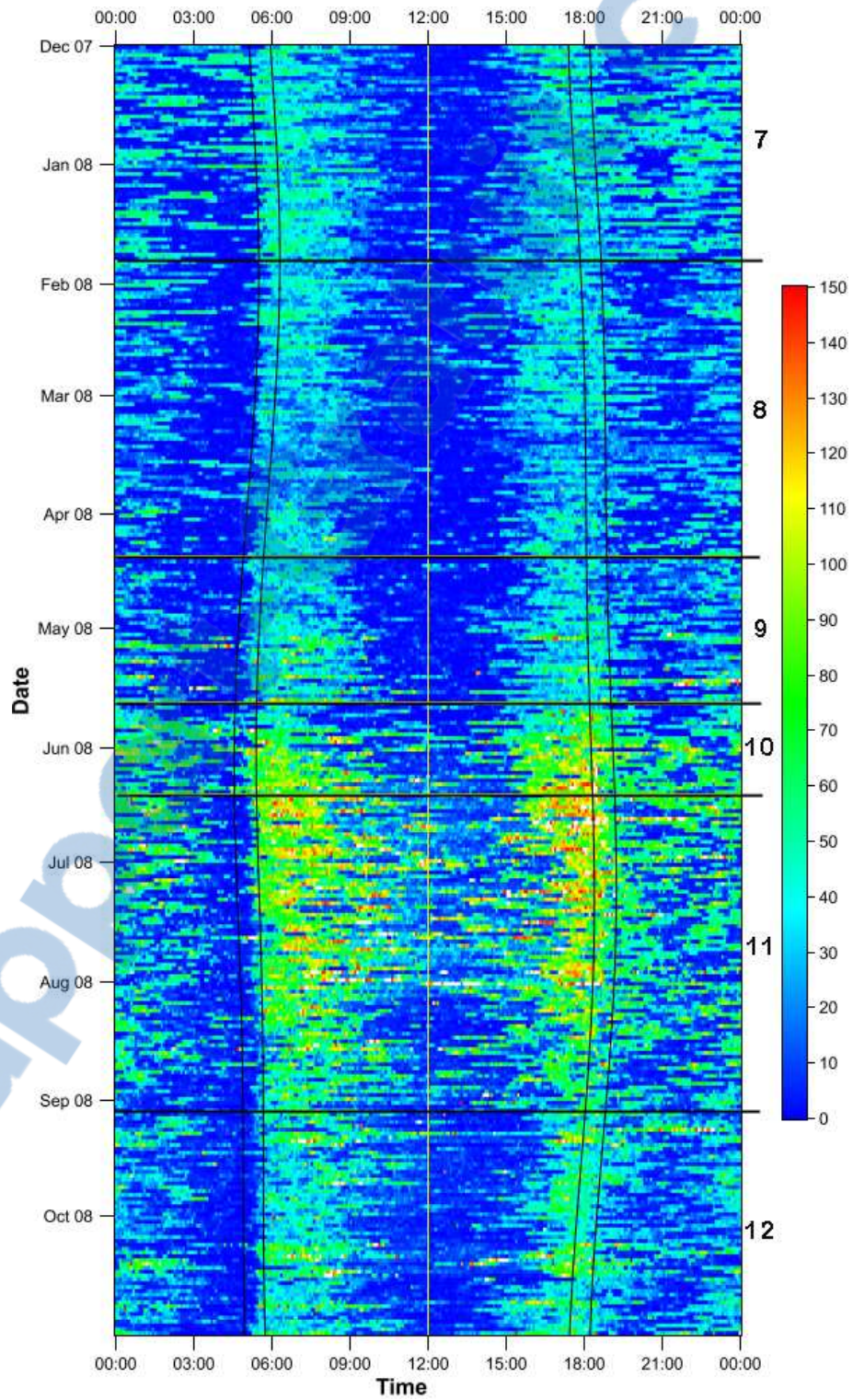
Actogram (part 1/2)





HERD 2 - Activity metrics (sensor data)

Actogram (part 2/2)



**Table 18 : Herd 2 - Movement speed per phase (mean  $\pm$ SD) and significant pairwise differences (alpha=0.05)**

Phase	Estimate	SD	Paired diff.
1	9.52	0.46	6
2(NS)	8.30	0.76	3
3	7.43	0.45	3
4	5.59	0.47	2
5	3.93	0.39	5
6(NS)	4.08	0.79	5
7	7.56	0.37	3
8	6.07	0.51	2
9	9.50	0.59	6
10(NS)	7.38	0.93	2
11	5.66	0.44	2
12	4.38	0.44	5

**Table 19 : Herd 2 – Diurnality index per phase (mean  $\pm$ SD) and significant pairwise differences (alpha=0.05)**

Phase	Estimate	SD	Paired diff.
1	-0.01	0.05	0
2(NS)	-0.21	0.07	1
3	-0.15	0.04	2
4	0.04	0.05	0
5	0.08	0.04	0
6(NS)	0.04	0.07	0
7	-0.05	0.04	0
8	0.08	0.05	1
9	0.05	0.06	0
10(NS)	0.08	0.08	0
11	0.18	0.04	2
12	0.06	0.04	0

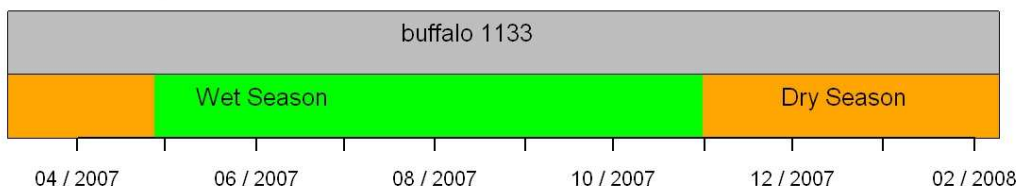
**Table 20 : Herd 2 – Degree of functional coupling per phase (mean  $\pm$ SD) and significant pairwise differences (alpha=0.05)**

Phase	Estimate	SD	Paired diff.
1	0.75	0.16	0
2(NS)	-	-	-
3	0.85	0.12	0
4	0.91	0.10	0
5	0.62	0.32	1
6(NS)	-	-	-
7	0.68	0.16	0
8	0.78	0.11	0
9	0.80	0.26	0
10	0.78	0.19	0
11	0.92	0.12	1
12	0.83	0.17	0

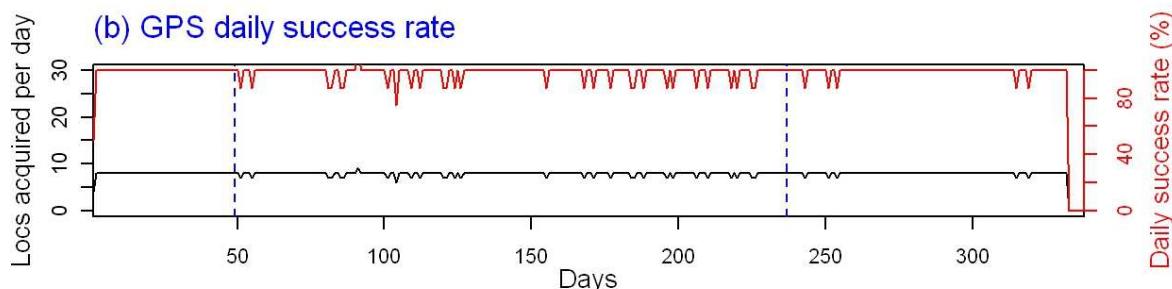
Figure 59 : Herd 3 – Movement metrics (GPS data)

HERD 3 - Movement metrics (GPS data)

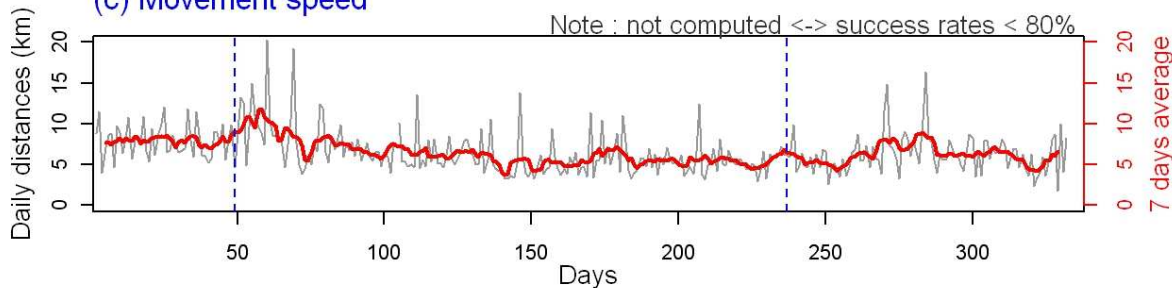
(a) Collaring schedule



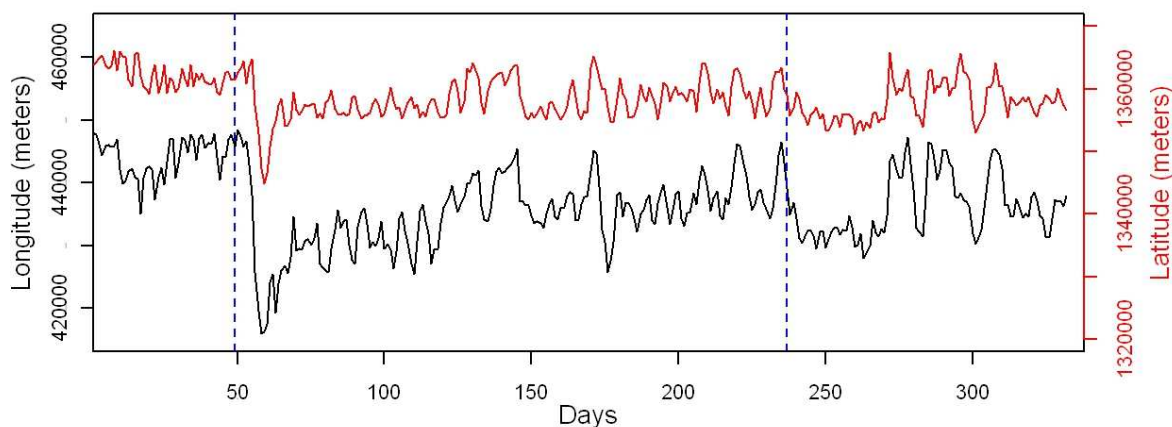
(b) GPS daily success rate



(c) Movement speed



(d) Herd location as a function of time



(e) Sub-seasonal phases





Figure 60 - Herd 3 – « Annual » home range contours [13-03-07 to 03-02-08]

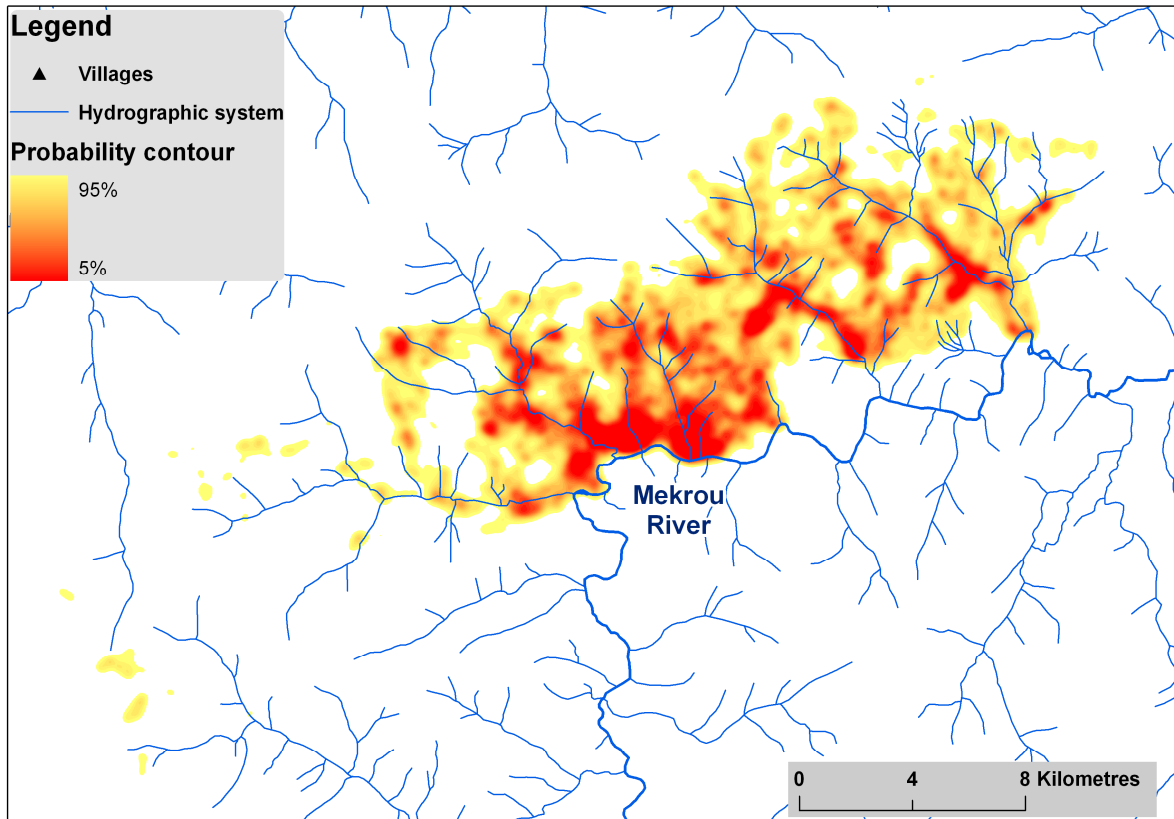
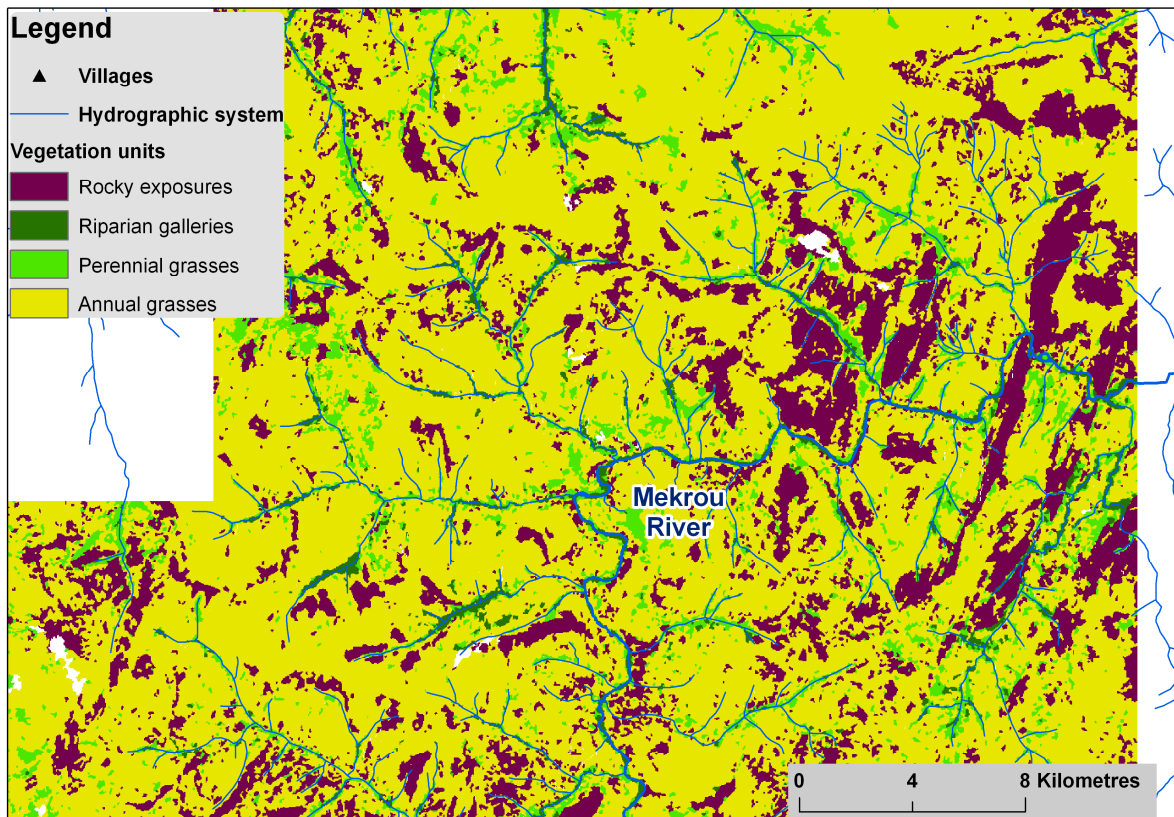
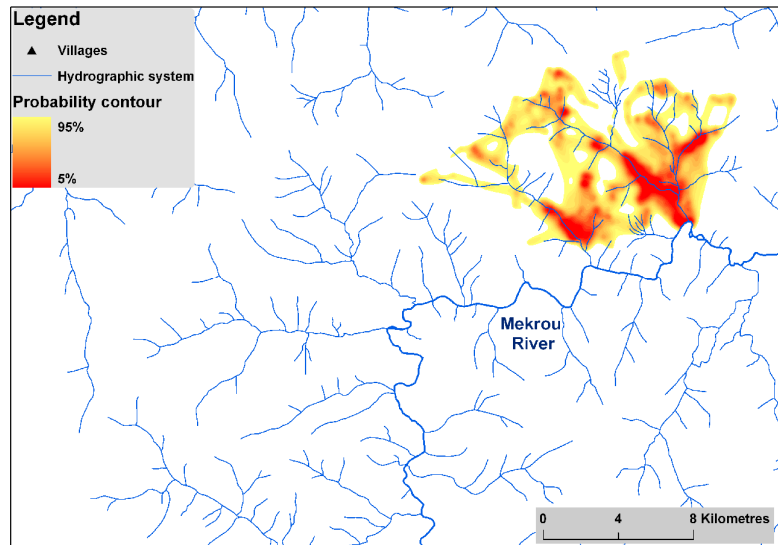


Figure 61 – Herd 3 – Simplified vegetation map

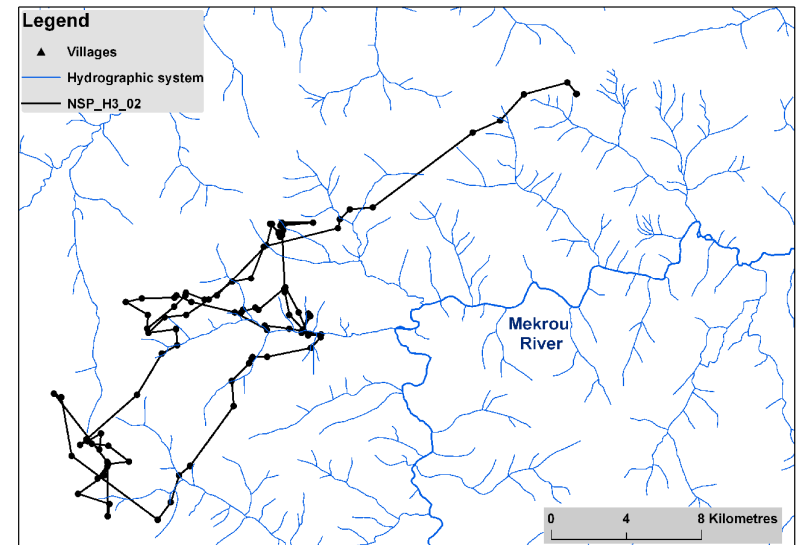




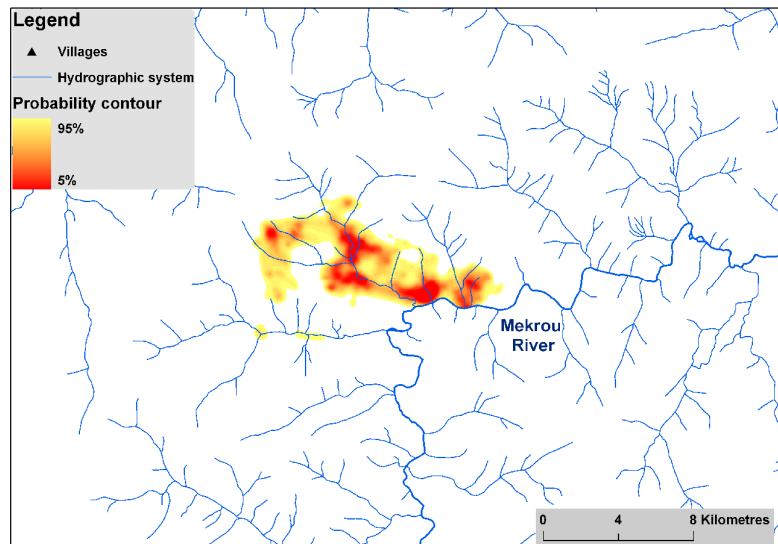
**Figure 62 - Herd 3 - phase 1** 13-3-07 0:00 to 1-5-07 21:00 DS (50 d.)



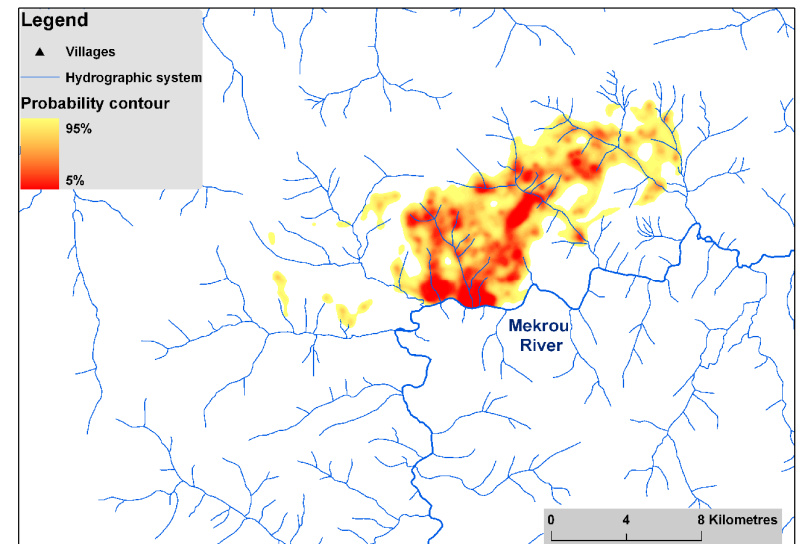
**Figure 63 - Herd 3 - phase 2** 2-5-07 0:00 to 17-5-07 0:00 WS (15 d.)



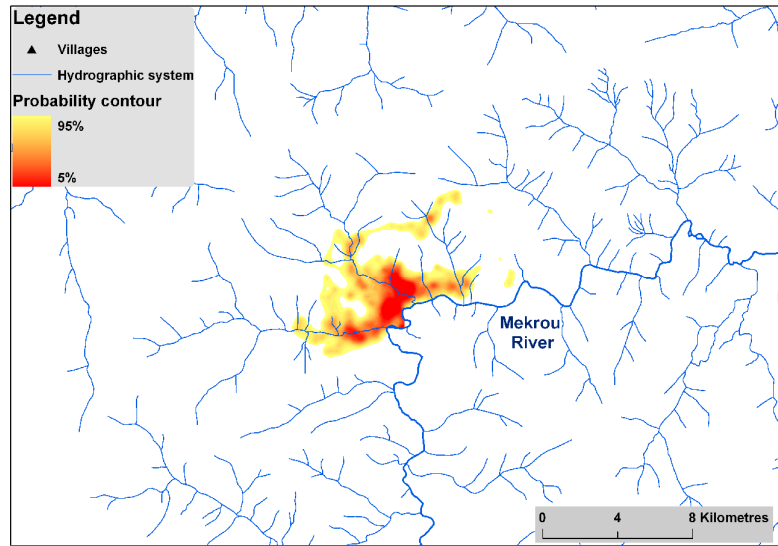
**Figure 64 - Herd 3 - phase 3** 17-5-07 0:00 to 8-7-07 3:00 WS (52 d.)



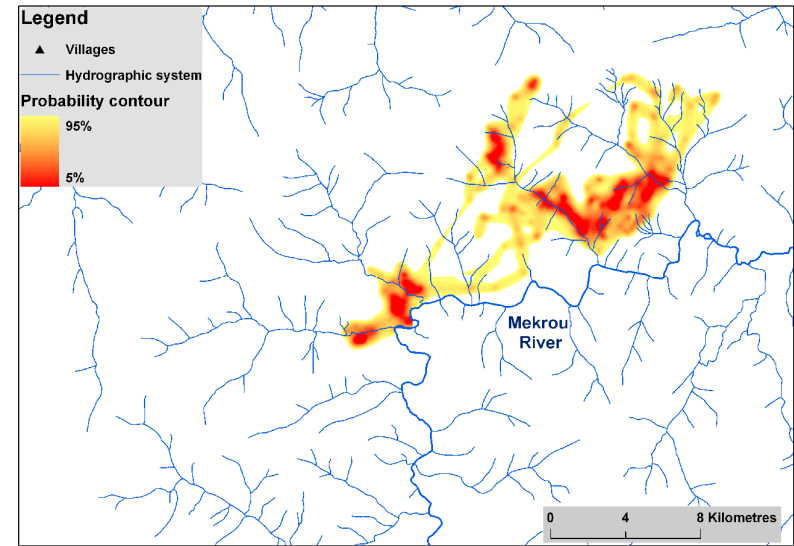
**Figure 65 - Herd 3 - phase 4** 8-7-07 6:00 to 31-10-07 21:00 WS (116 d.)



**Figure 66 - Herd 3 - phase 5** 1-11-07 0:00 to 4-12-07 15:00 DS (34 d.)



**Figure 67 - Herd 3 - phase 6** 4-12-07 18:00 to 13-1-08 9:00 DS (40 d.)



**Figure 68 - Herd 3 - phase 7** 13-1-08 18:00 to 3-2-08 9:00 DS (21 d.)

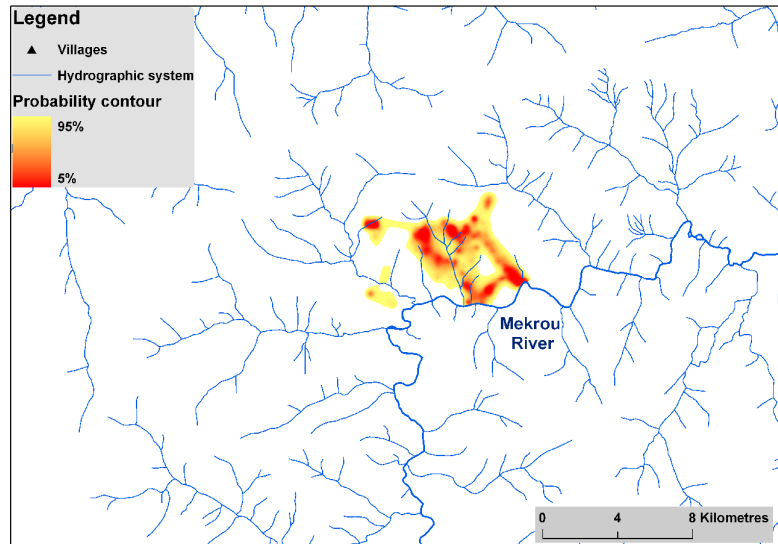
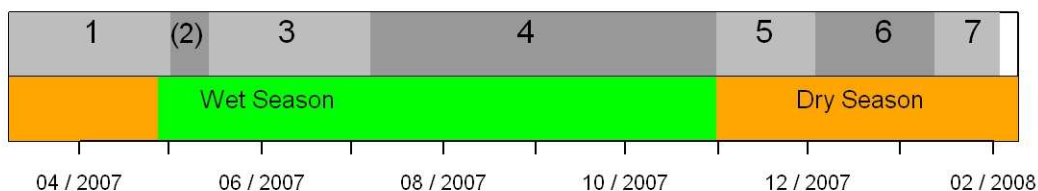


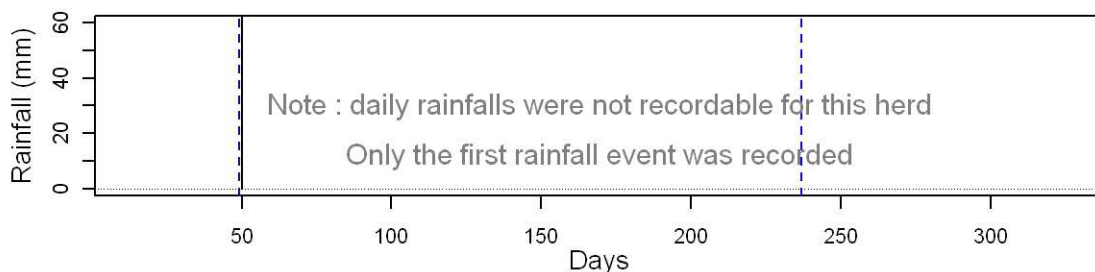
Figure 69 : Herd 3 – Environmental covariates

HERD 3 - Environmental covariates

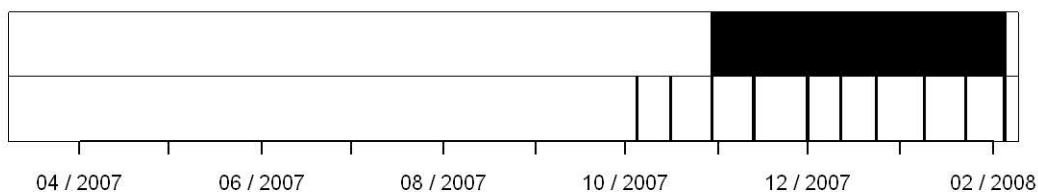
(i) Sub-seasonal phases and seasons



(f) Daily rainfalls



(g) Fires period and Modis images timing



(h) Vegetation units : Normalized values of relative preferences

Phase	Area (ha) within HR(95% isopl)				Relative preferences (RP)			
	ROC	GAL	PER	ANN	ROC	GAL	PER	ANN
1	1799	117	623	4805	0.12	0.43	0.30	0.15
2	/	/	/	/	/	/	/	/
3	316	155	433	3152	0.23	0.24	0.30	0.23
4	1445	214	812	5875	0.21	0.29	0.27	0.23
5	164	135	467	2519	0.22	0.29	0.32	0.17
6	1634	189	770	4940	0.19	0.34	0.30	0.17
7	330	73	209	1876	0.20	0.32	0.22	0.26

ROC = Rocky exposures and iron pans with open vegetation  
 GAL = Riparian galleries and thickets  
 PER = vegetation dominated by perennial grasses  
 ANN = vegetation dominated by annual grasses

Figure 70 : Herd 3 – Activity metrics (sensor data)

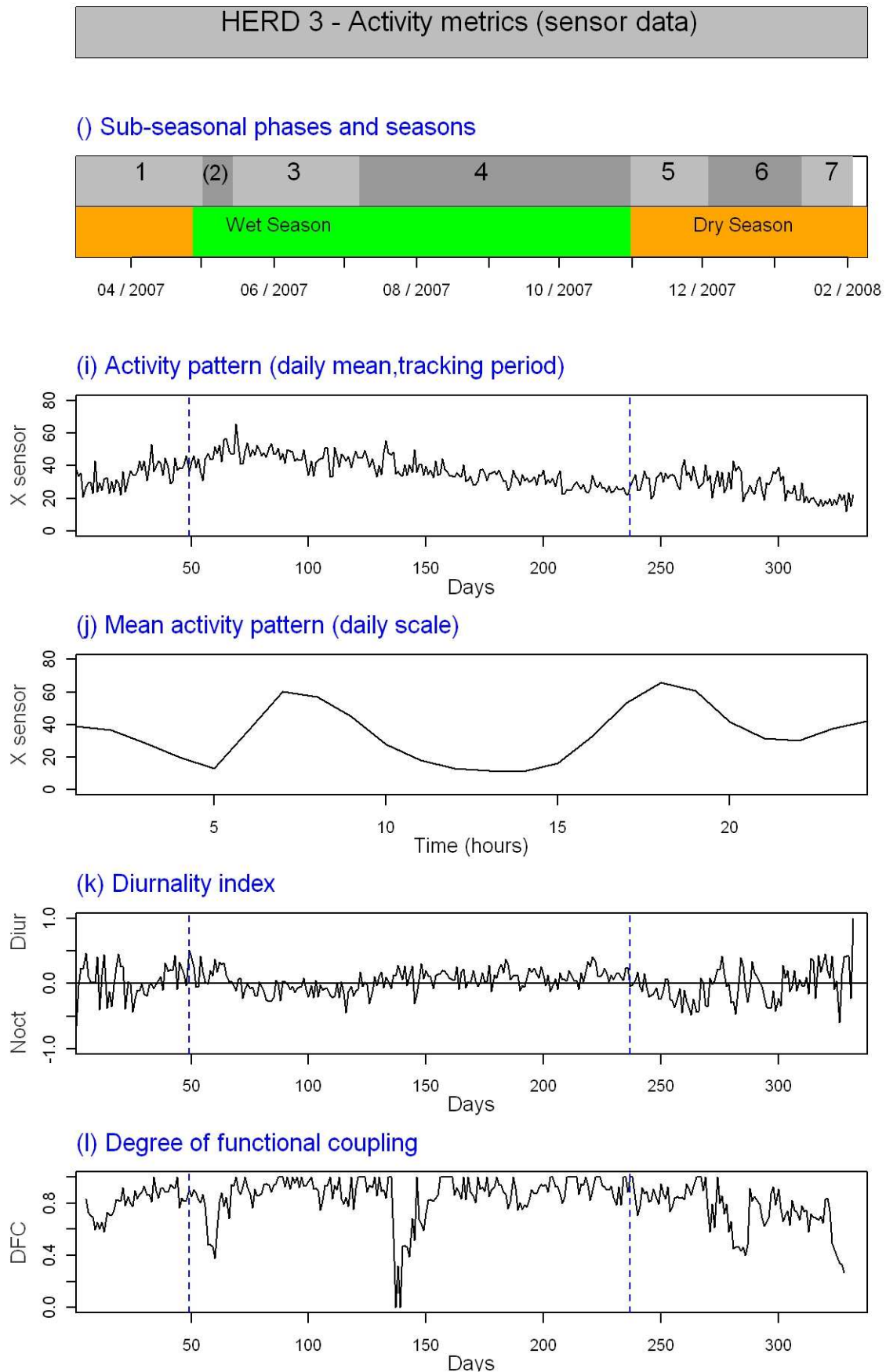
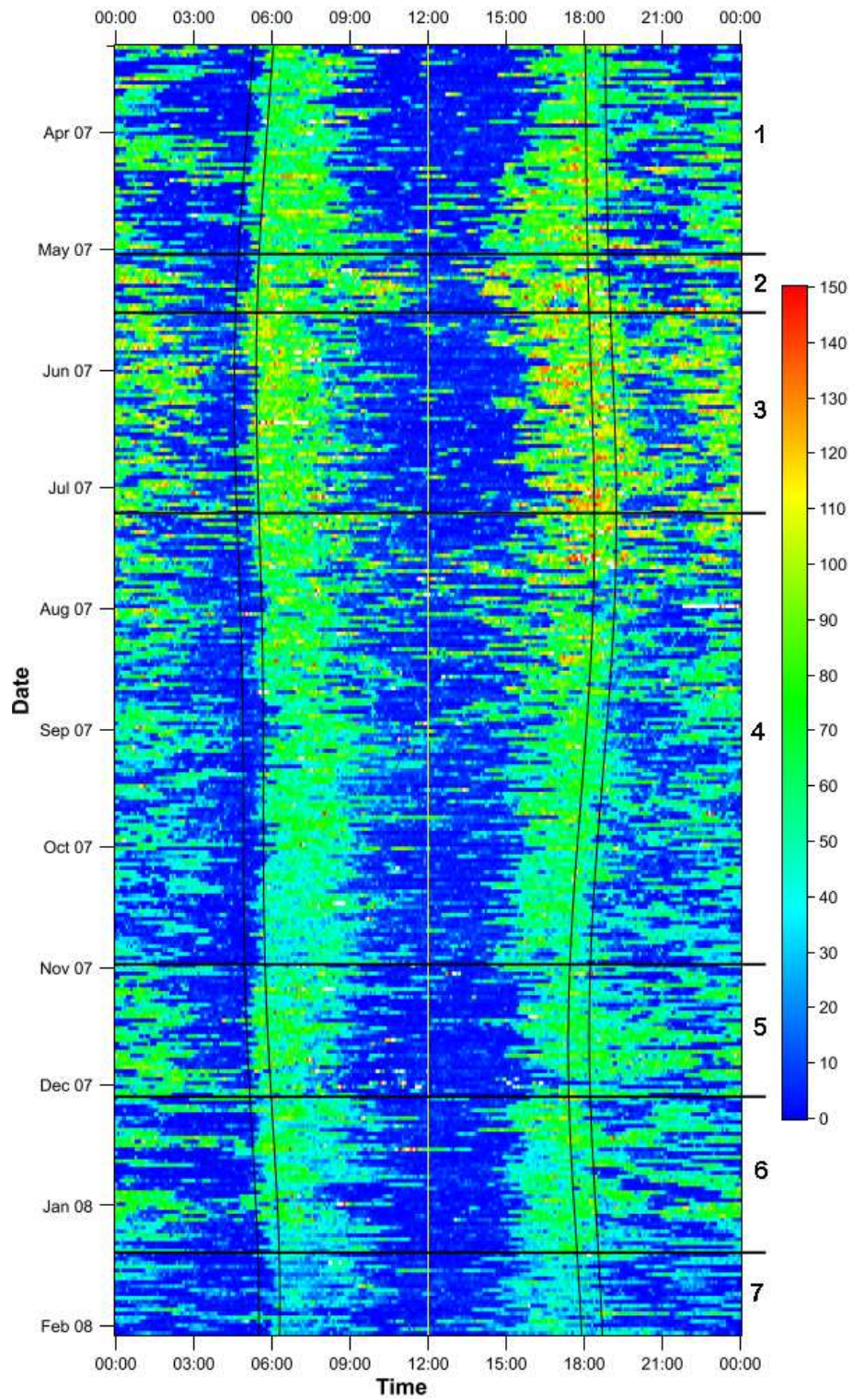




Figure 71 : Herd 3 - Actogram

HERD 3 - Activity metrics (sensor data)

Actogram



**Table 21 : Herd 3 - Movement speed per phase (mean  $\pm$ SD) and significant pairwise differences (alpha=0.05)**

Phase	Estimate	SD	Paired diff.
1	8.06	0.37	3
2(NS)	9.81	0.70	5
3	6.94	0.35	2
4	5.58	0.24	4
5	5.70	0.44	2
6	7.07	0.40	2
7	5.46	0.55	2

**Table 22 : Herd 3 – Diurnality index per phase (mean  $\pm$ SD) and significant pairwise differences (alpha=0.05)**

Phase	Estimate	SD	Paired diff.
1	0.06	0.03	2
2(NS)	0.15	0.06	1
3	-0.10	0.03	4
4	0.10	0.02	2
5	-0.17	0.04	3
6	-0.02	0.04	0
7	0.13	0.05	2

**Table 23 : Herd 3 – Degree of functional coupling per phase (mean  $\pm$ SD) and significant pairwise differences (alpha=0.05)**

Phase	Estimate	SD	Paired diff.
1	0.82	0.06	0
2(NS)	0.84	0.11	0
3	0.93	0.05	1
4	0.85	0.04	0
5	0.90	0.07	0
6	0.63	0.07	1
7	0.73	0.09	0

Figure 72 : Herd 5 – Movement metrics (GPS data)

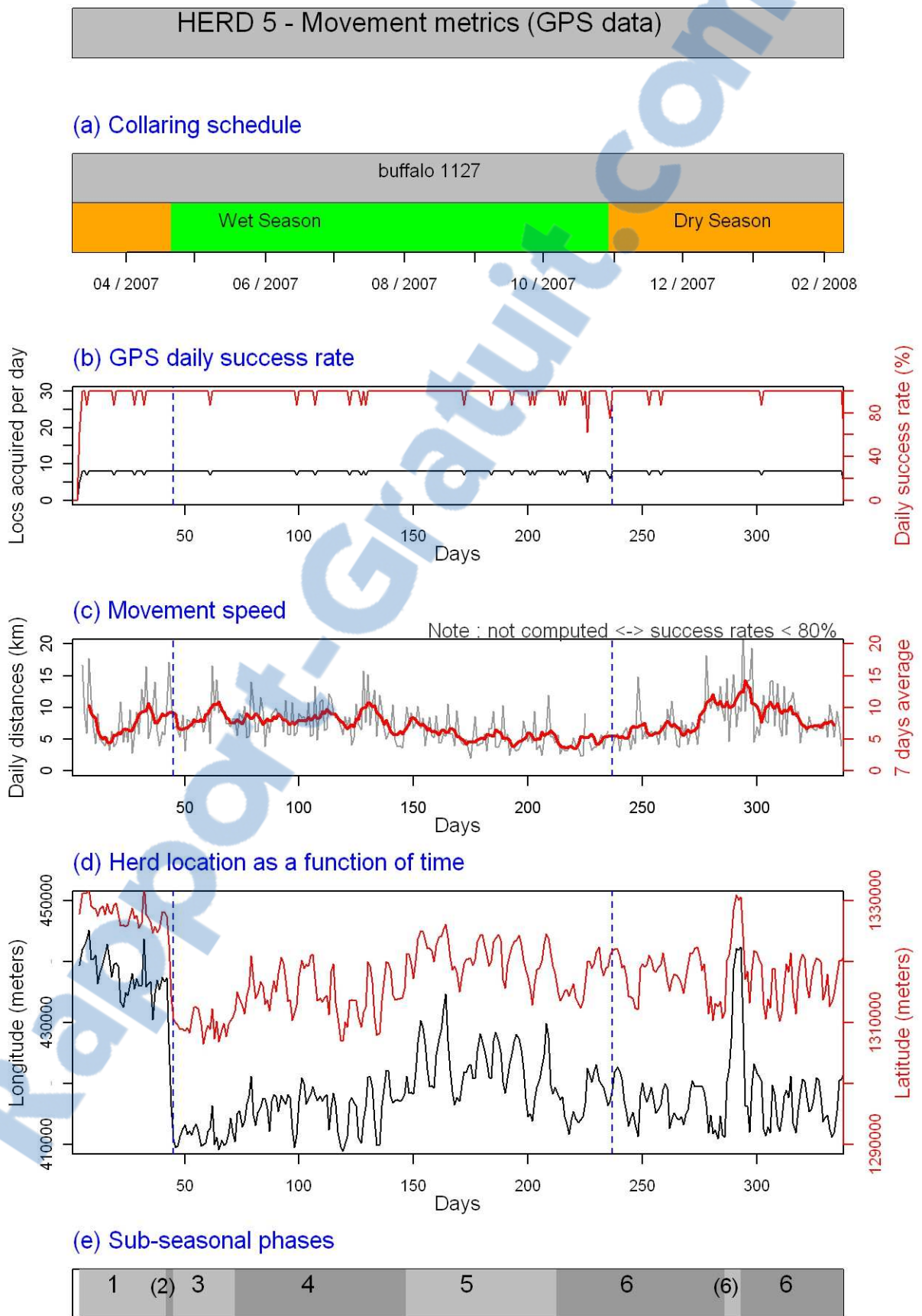




Figure 73 – Herd 5 – « Annual » home range contours [13-03-07 to 09-02-08]

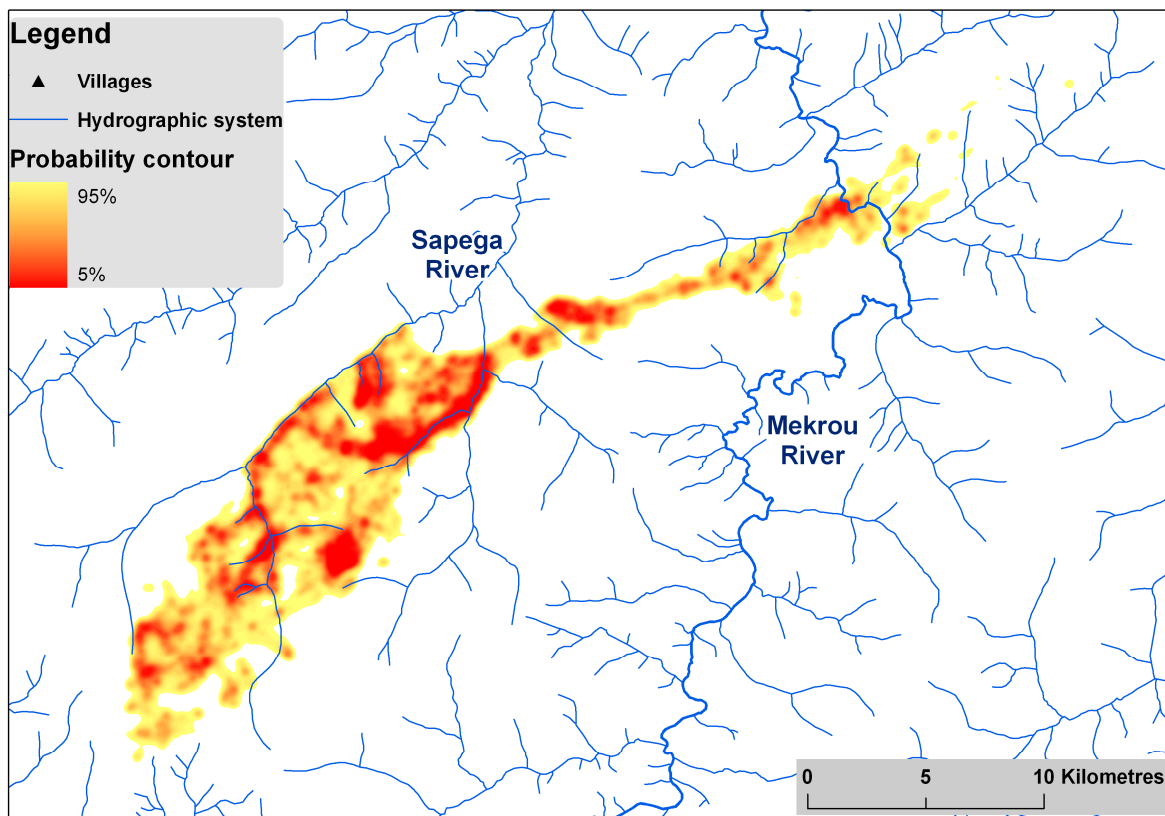
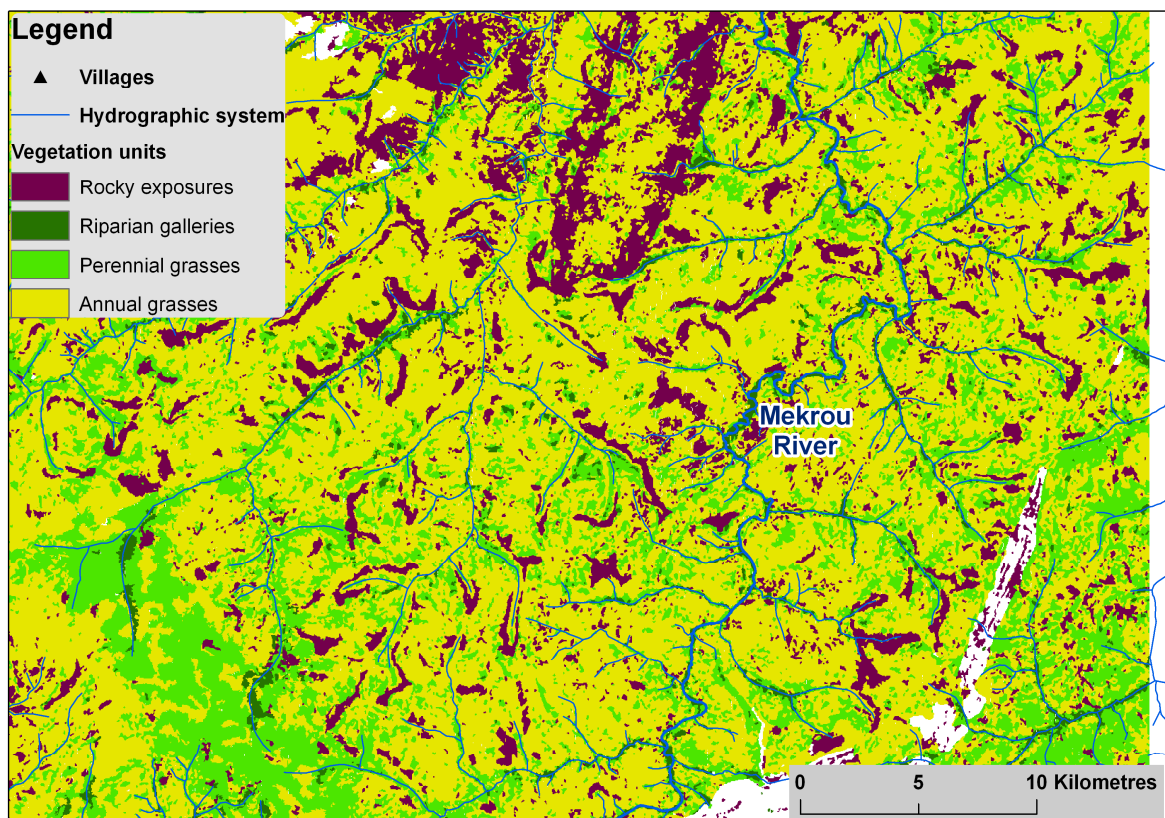
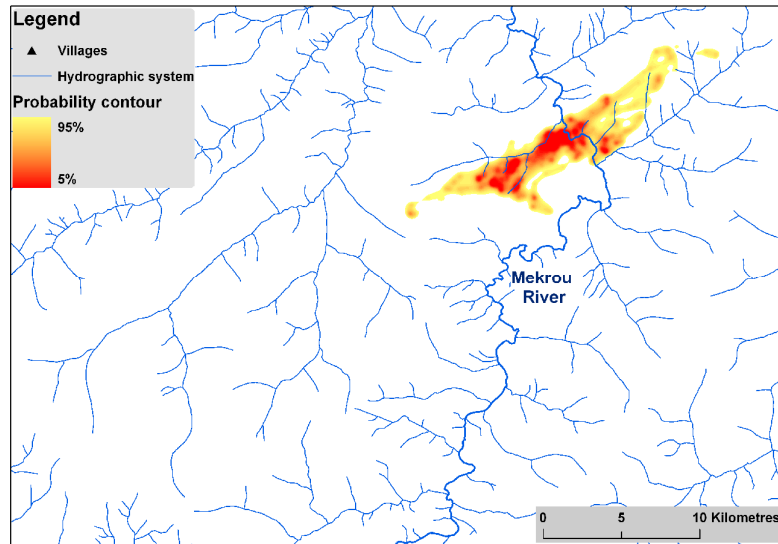


Figure 74 - Herd 5 – Simplified vegetation map

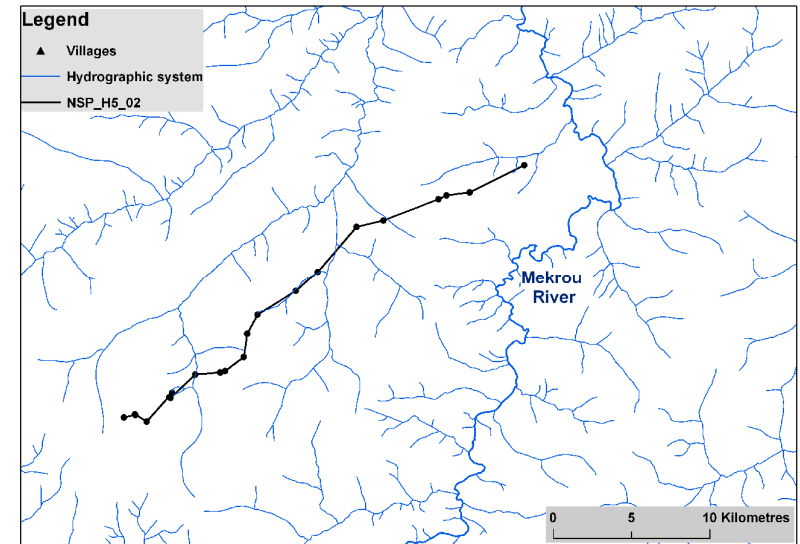




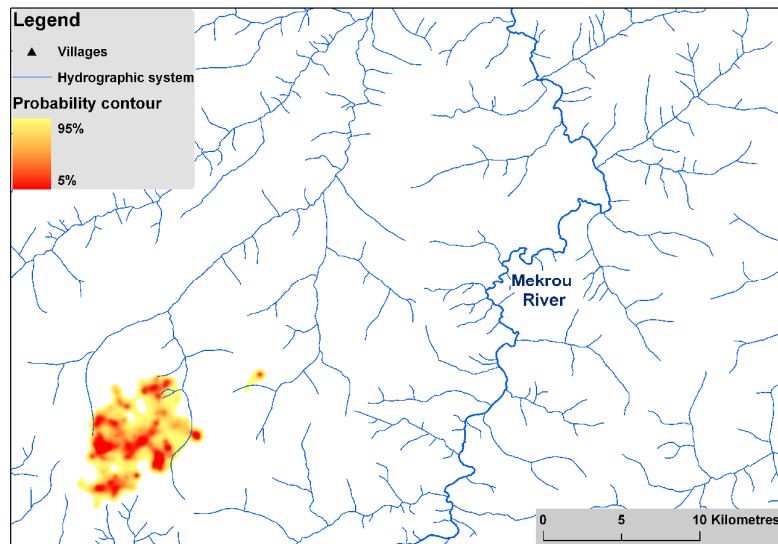
**Figure 75 - Herd 5 - phase 1 13-3-07 0:00 to 19-4-07 18:00 DS (38 d.)**



**Figure 76 - Herd 5 - phase 2 19-4-07 21:00 to 22-4-07 15:00 WS (3 d.)**



**Figure 77 - Herd 5 - phase 3 22-4-07 18:00 to 19-5-07 18:00 WS (27 d.)**



**Figure 78 - Herd 5 - phase 4 19-5-07 21:00 to 2-8-07 3:00 WS (74 d.)**

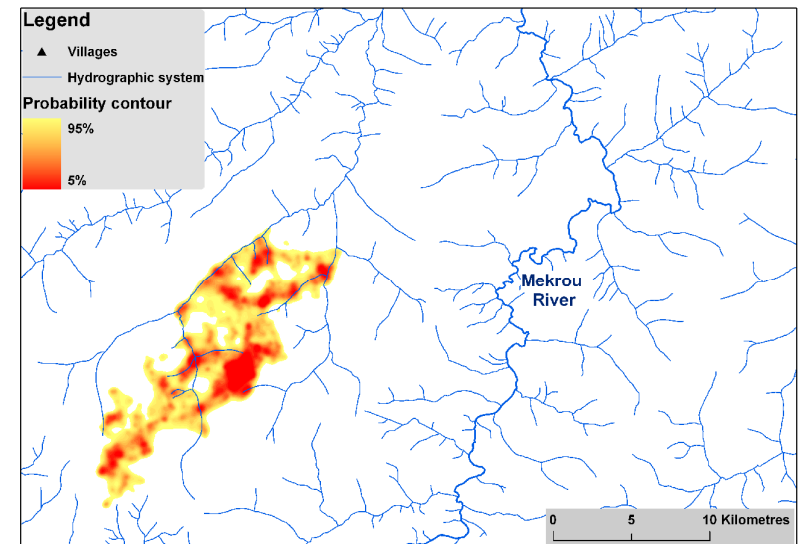


Figure 79 - Herd 5 - phase 5 2-8-07 9:00 to 7-10-07 6:00 WS (66 d.)

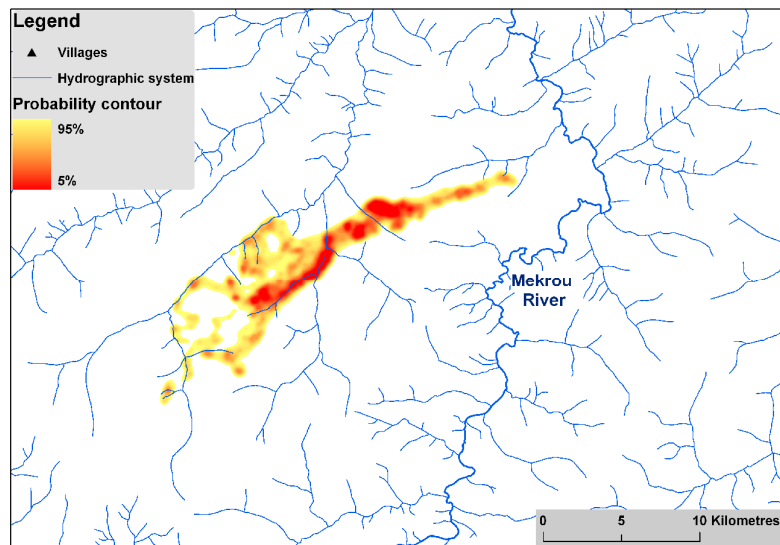


Figure 80 - Herd 5 - phase 6 7-10-07 9:00 to 9-2-08 12:00 DS (125 d.)

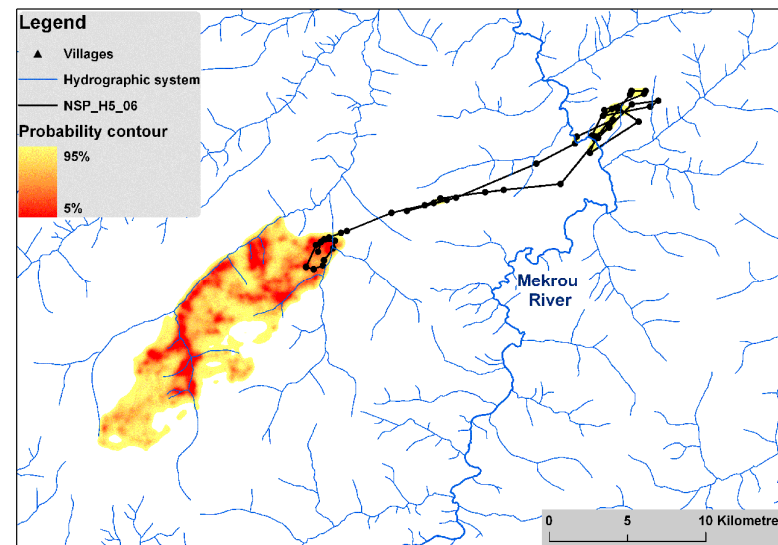
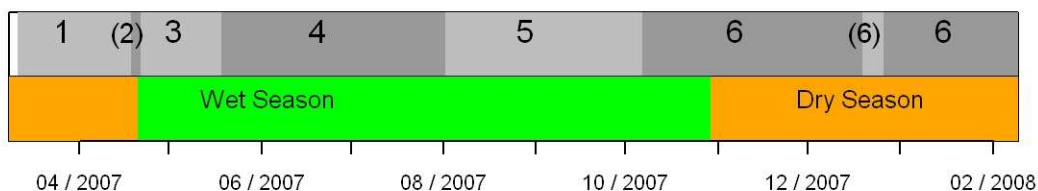


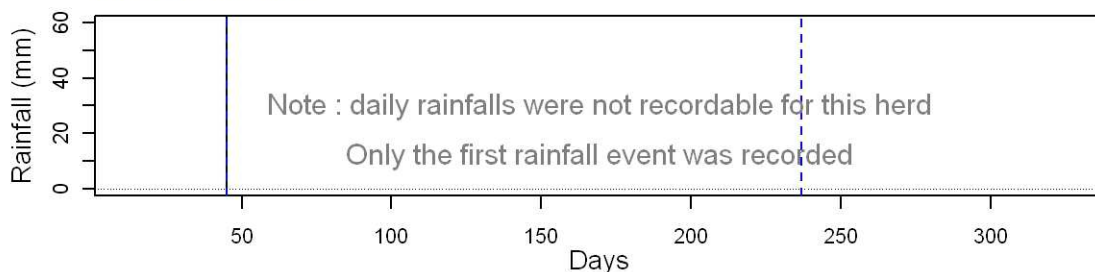
Figure 81 : Herd 5 – Environmental covariates

HERD 5 - Environmental covariates

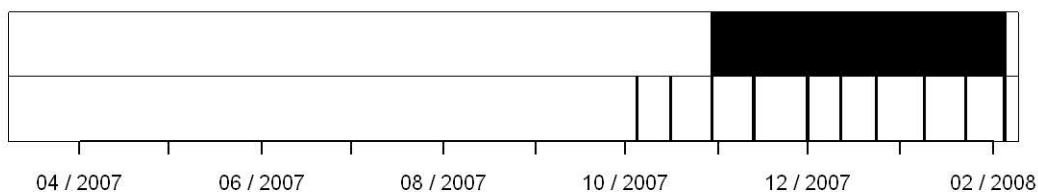
(i) Sub-seasonal phases and seasons



(f) Daily rainfalls



(g) Fires period and Modis images timing



(h) Vegetation units : Normalized values of relative preferences

Phase	Area (ha) within HR(95% isopl)				Relative preferences (RP)			
	ROC	GAL	PER	ANN	ROC	GAL	PER	ANN
1	406	208	821	3069	0.19	0.32	0.28	0.21
2	/	/	/	/	/	/	/	/
3	179	109	1968	1469	0.25	0.22	0.29	0.24
4	652	234	2962	4949	0.24	0.27	0.26	0.23
5	541	226	1122	4390	0.18	0.35	0.22	0.25
6	576	266	2598	5540	0.24	0.26	0.24	0.26

ROC = Rocky exposures and iron pans with open vegetation  
 GAL = Riparian galleries and thickets  
 PER = vegetation dominated by perennial grasses  
 ANN = vegetation dominated by annual grasses

Figure 82 : Herd 5 – Activity metrics (sensor data)

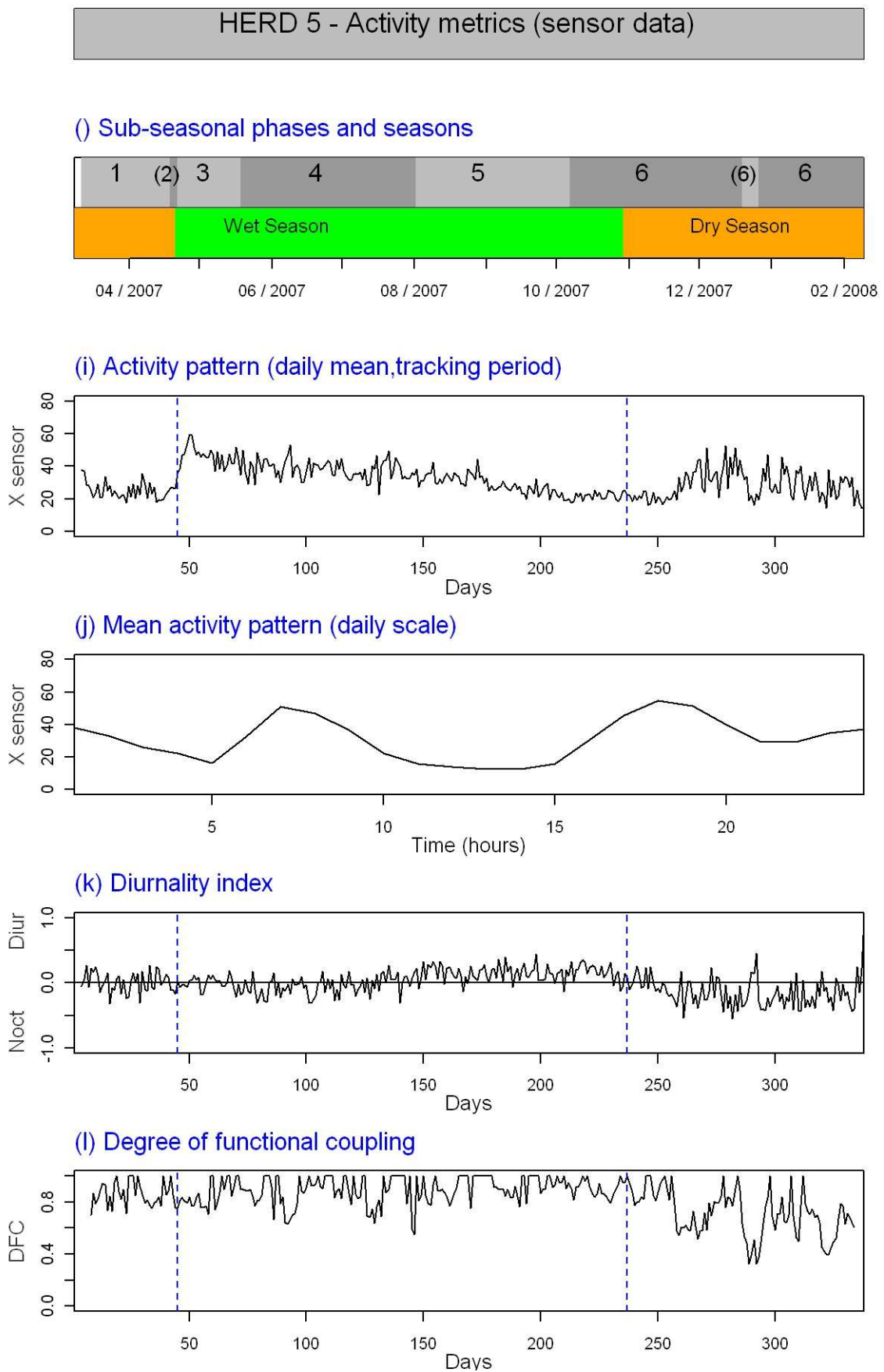
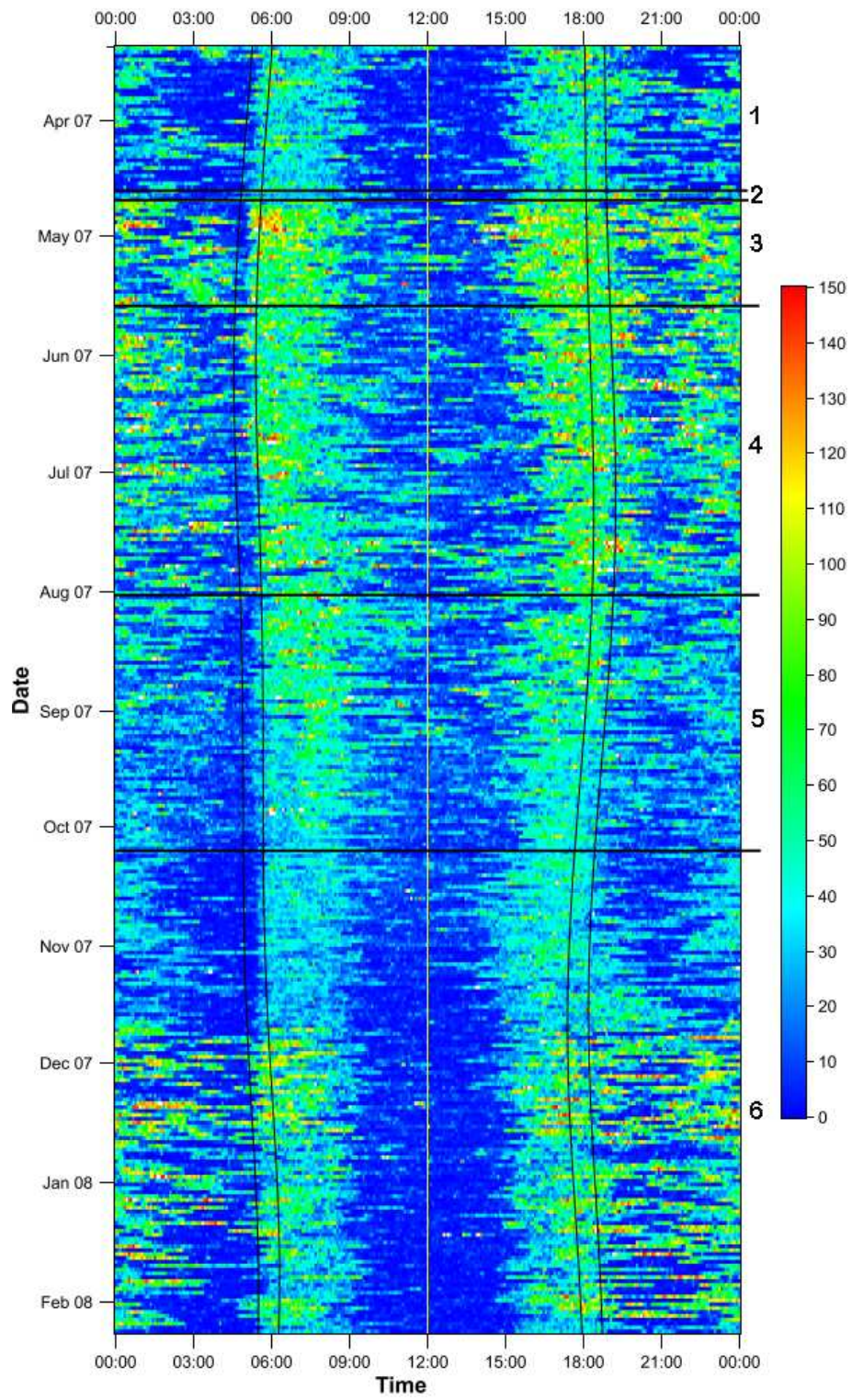




Figure 83 : Herd 5 - Actogram

HERD 5 - Activity metrics (sensor data)

Actogram



**Table 24 : Herd 5 - Movement speed per phase (mean  $\pm$ SD) and significant pairwise differences (alpha=0.05)**

Phase	Estimate	SD	Paired diff.
1	6.76	1.11	1
2(NS)	14.19	1.81	5
3	8.00	1.12	1
4	7.62	0.77	1
5	6.70	0.87	1
6	7.19	0.62	1

**Table 25 : Herd 5 – Diurnality index per phase (mean  $\pm$ SD) and significant pairwise differences (alpha=0.05)**

Phase	Estimate	SD	Paired diff.
1	-0.04	0.13	0
2(NS)	-0.22	0.15	0
3	-0.10	0.13	0
4	-0.16	0.12	0
5	-0.05	0.12	0
6	0.02	0.11	0

**Table 26 : Herd 5 – Degree of functional coupling per phase (mean  $\pm$ SD) and significant pairwise differences (alpha=0.05)**

Phase	Estimate	SD	Paired diff.
1	0.81	0.07	0
2(NS)	-	-	-
3	0.87	0.08	0
4	0.88	0.05	0
5	0.92	0.06	0
6	0.77	0.04	0

Figure 84 : Herd 7 – Movement metrics (GPS data)

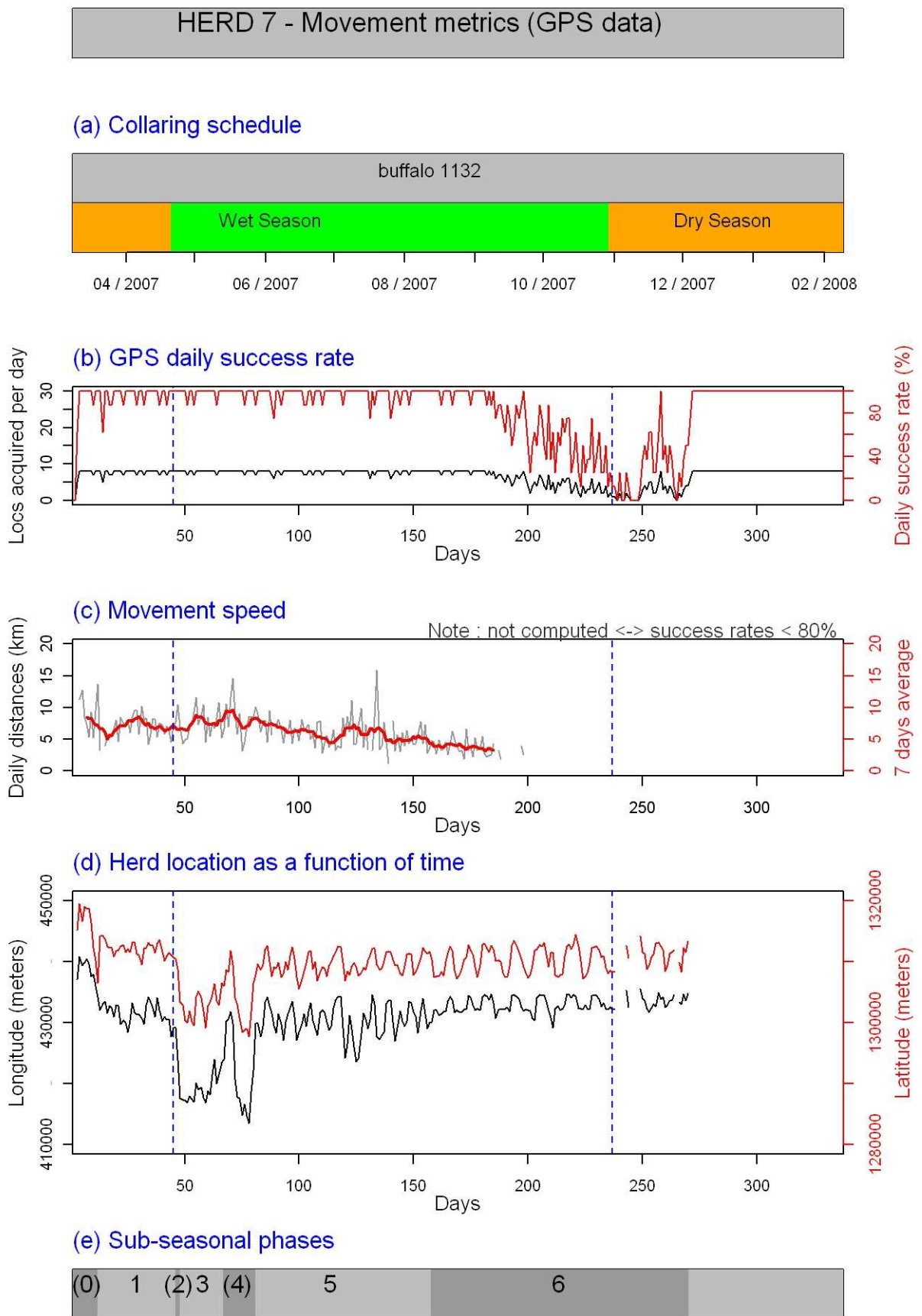


Figure 85 – Herd 7 Home range contours of the tracking period [20-3-07 to 04-12-08]

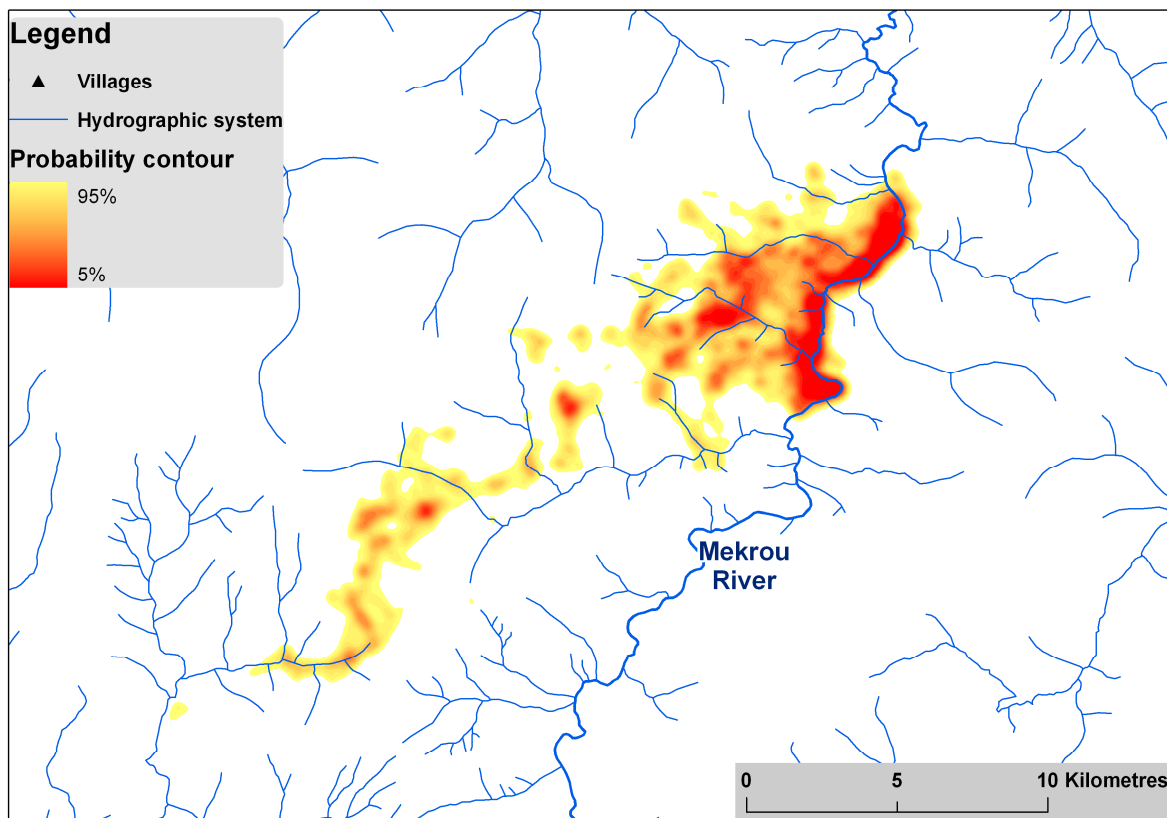
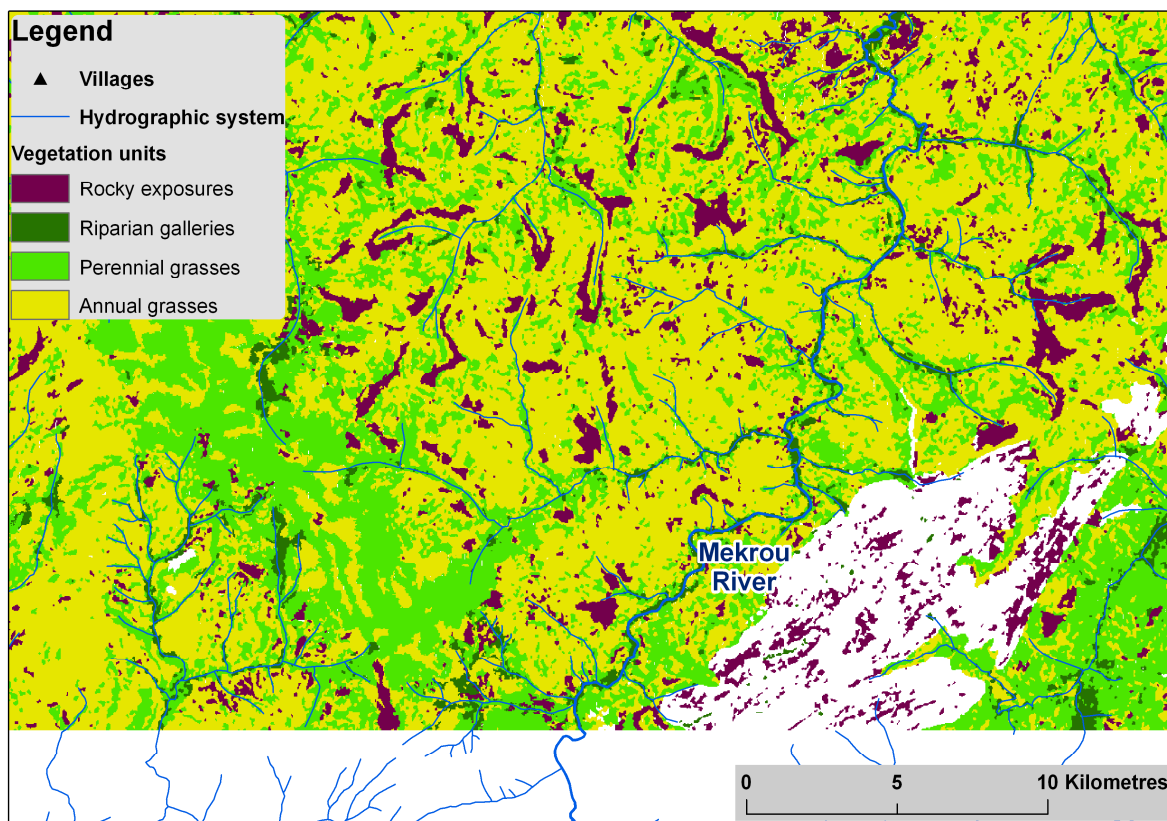
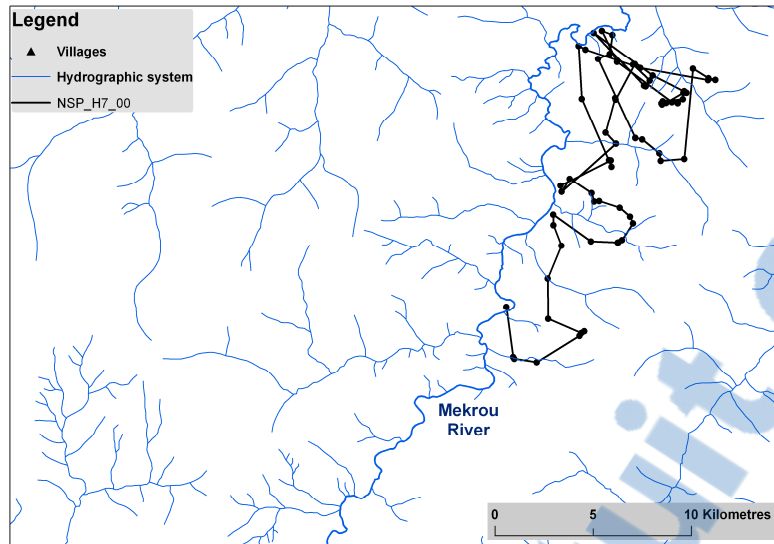


Figure 86 – Herd 7 – Simplified vegetation map

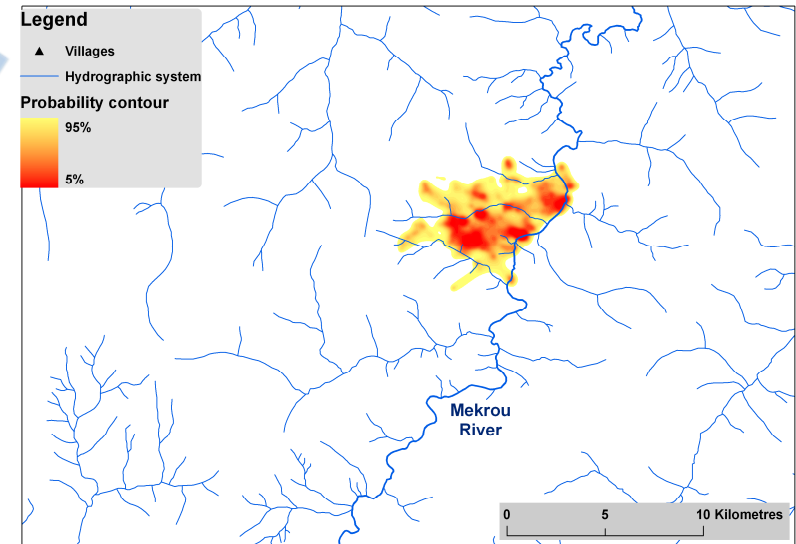




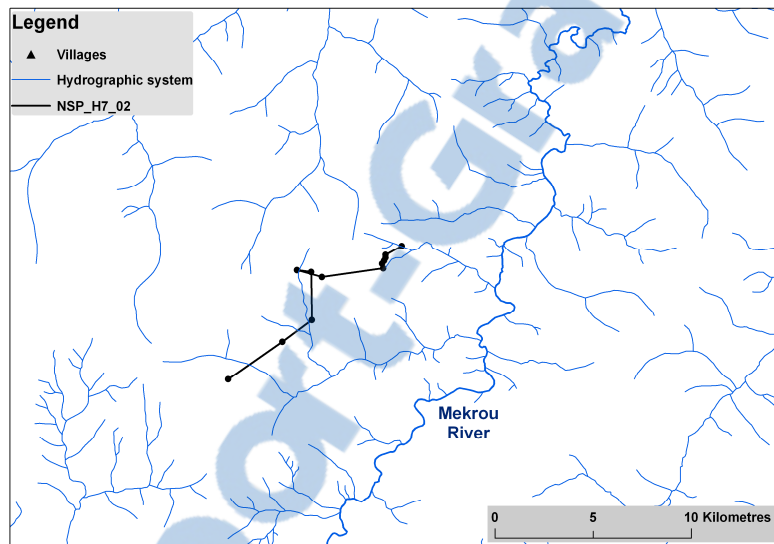
**Figure 87 6 Herd 7 - phase 0 11-3-07 09:00 to 20-3-07 19:00 DS (9 d.)**



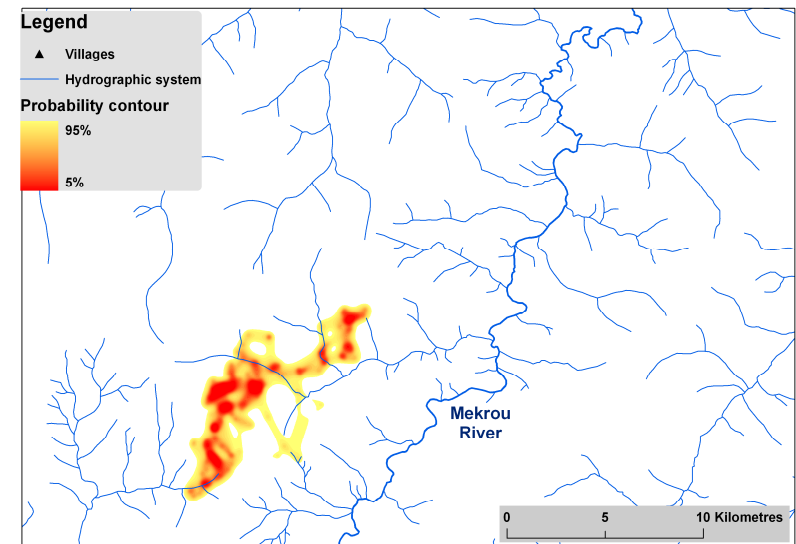
**Figure 88 - Herd 7 - phase 1 20-3-07 21:00 to 23-4-07 12:00 DS (34 d.)**



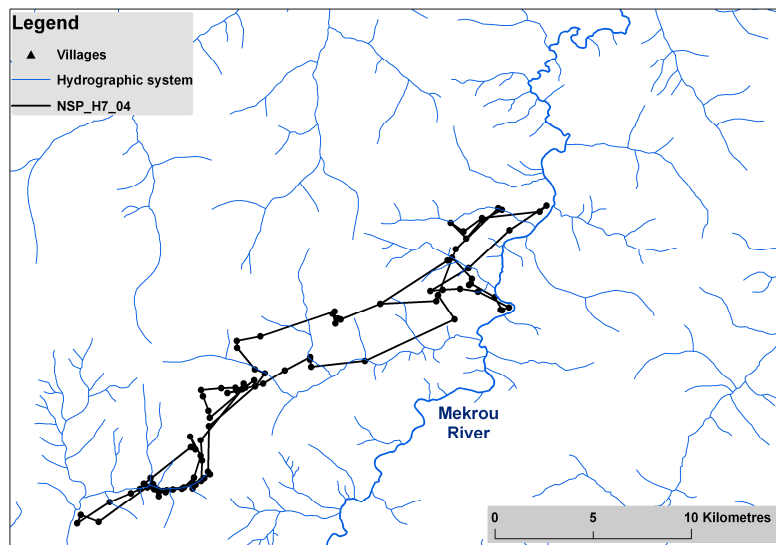
**Figure 89 - Herd 7 - phase 2 23-4-07 12:00 to 25-4-07 0:00 WS (2 d.)**



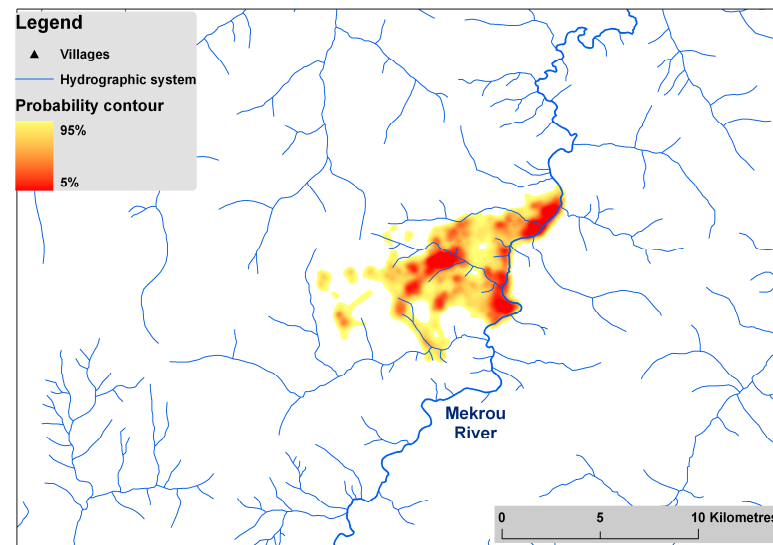
**Figure 90 - Herd 7 - phase 3 25-4-07 0:00 to 14-5-07 21:00 WS (20 d.)**



**Figure 91 - Herd 7 - phase 4 14-5-07 21:00 to 28-5-07 3:00 WS (13 d.)**



**Figure 92 - Herd 7 - phase 5 28-5-07 6:00 to 13-8-07 18:00 WS (78 d.)**



**Figure 93 - Herd 7 - phase 6 13-8-07 21:00 to 4-12-07 18:00 WS-DS (113 d.)**

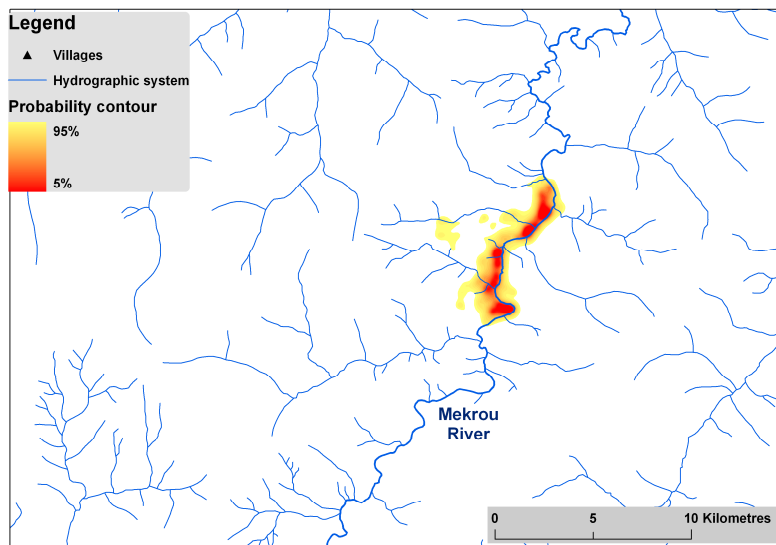
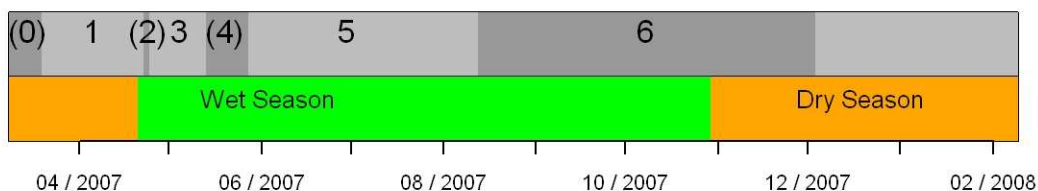


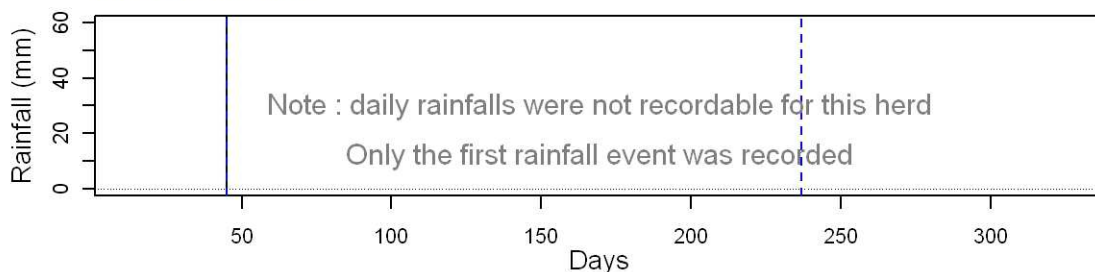
Figure 94 : Herd 7 – Environmental covariates

HERD 7 - Environmental covariates

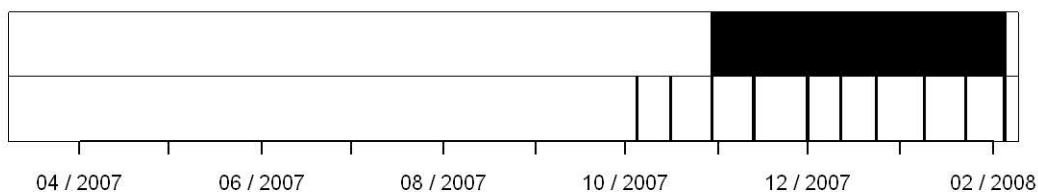
(i) Sub-seasonal phases and seasons



(f) Daily rainfalls



(g) Fires period and Modis images timing



(h) Vegetation units : Normalized values of relative preferences

Phase	Area (ha) within HR(95% isopl)				Relative preferences (RP)			
	ROC	GAL	PER	ANN	ROC	GAL	PER	ANN
1	200	177	539	2114	0.19	0.31	0.24	0.26
2	/	/	/	/	/	/	/	/
3	131	47	1571	1526	0.18	0.26	0.31	0.25
4	/	/	/	/	/	/	/	/
5	241	212	622	3109	0.21	0.32	0.26	0.21
6	90	208	374	1048	0.18	0.36	0.26	0.21

ROC = Rocky exposures and iron pans with open vegetation  
 GAL = Riparian galleries and thickets  
 PER = vegetation dominated by perennial grasses  
 ANN = vegetation dominated by annual grasses

Figure 95 : Herd 7 – Activity metrics (sensor data)

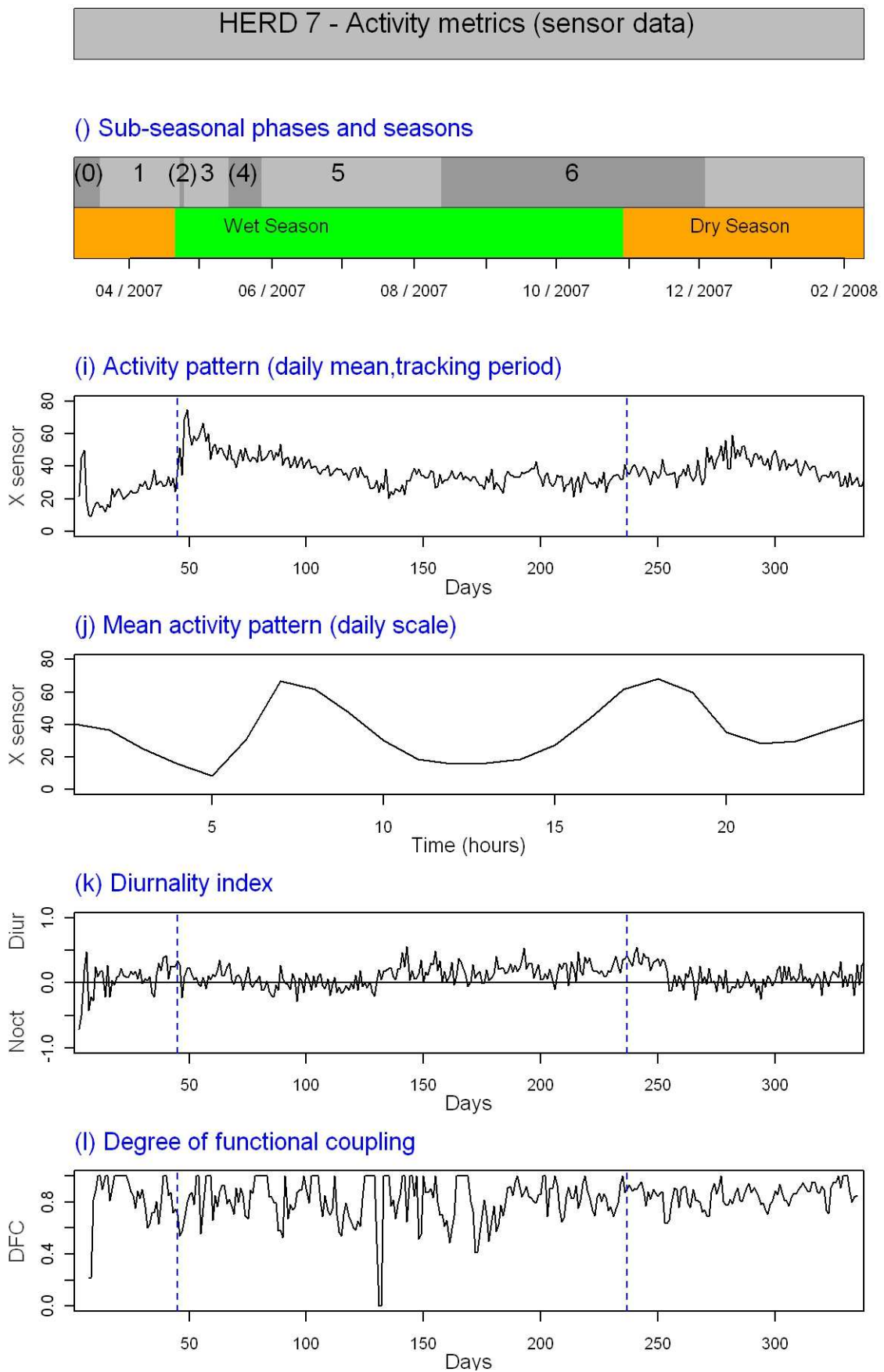
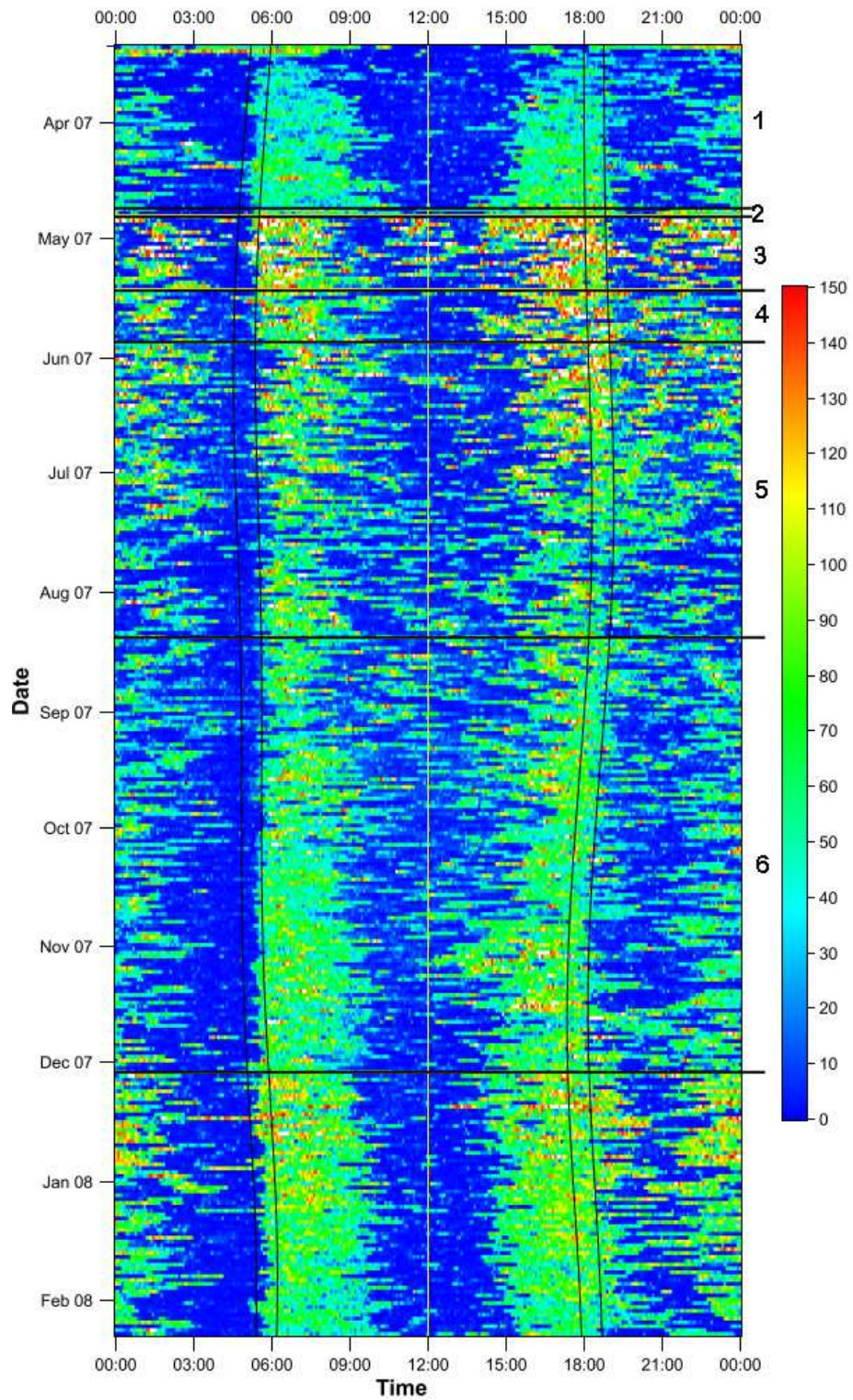




Figure 96 : Herd 7 - Actogram

HERD 7 - Activity metrics (sensor data)

Actogram



**Table 27 : Herd 7 - Movement speed per phase (mean  $\pm$ SD) and significant pairwise differences (alpha=0.05)**

Phase	Estimate	SD	Paired diff.
1	7.00	0.37	1
2(NS)	9.07	1.49	1
3	7.37	0.48	1
4(NS)	8.21	0.56	2
5	5.95	0.25	2
6	3.68	0.35	5

**Table 28 : Herd 7 – Diurnality index per phase (mean  $\pm$ SD) and significant pairwise differences (alpha=0.05)**

Phase	Estimate	SD	Paired diff.
1	0.14	0.05	0
2(NS)	-0.05	0.10	0
3	0.11	0.06	0
4(NS)	0.10	0.07	0
5	0.06	0.03	0
6	0.12	0.05	0

**Table 29 : Herd 7 – Degree of functional coupling per phase (mean  $\pm$ SD) and significant pairwise differences (alpha=0.05)**

Phase	Estimate	SD	Paired diff.
1	0.82	0.05	0
2(NS)	-	-	-
3	0.87	0.07	0
4(NS)	-	-	-
5	0.80	0.04	0
6	0.81	0.04	0







# Chapitre 7. **Stress, régime alimentaire et charge parasitaire**

## MANUSCRIPT 5

**Seasonal stress patterns in African buffalo (*Syncerus caffer*): effects of diet quality and parasite infection on faecal cortisol levels.**

Cornélis, D. <sup>(1)</sup>, Grosbois, V. <sup>(1)</sup>, Belem, A. <sup>(2)</sup>, Milocco, C. <sup>(1)</sup>, Lapeyre, S. <sup>(1)</sup>, Bastianelli, D. <sup>(3)</sup>  
Chastel, O. <sup>(4)</sup>, de Visscher, M.N. <sup>(1)</sup>, and Morand, S. <sup>(5)</sup>

Biological Journal of the Linnean Society (to resubmit)

(1) AGIRS, CIRAD–Montpellier (France)

(2) IDR, Université polytechnique - Bobo-Dioulasso (Burkina Faso)

(3) SELMET, CIRAD, Montpellier (France)

(4) CEBC, CNRS-Chizé (France)

(5) ISEM, CNRS–Montpellier (France)

**Key words :** African mammals – African buffalo - noninvasive methods – glucocorticoids – habitat quality – gastrointestinal parasites – stress response



## **A. Abstract**

This study examines the effects of seasonal variations in nutritional status and parasitism on cortisol levels in the African buffalo (*Syncerus caffer*). Using non-invasive (faecal) methods, two mixed herds were monitored during one year in W Regional Park (Niger), under natural conditions. Both the diet quality and gastrointestinal parasite infection were expected to act as seasonal stressors. One herd known to undertake a partial migration during the dry-wet season transition was expected to have a lower diet quality, and to express higher cortisol levels.

Diet quality was shown to drop close to a threshold of dietary deficiency starting from the mid-dry season in both herds. Herds partially switched to a browsing regime late in the dry season, with the migrating herd doing so to greater extent. Higher figures of parasite infection were observed in the late dry and early wet seasons, with no significant differences between herds. Herds displayed the lowest cortisol levels during the mid dry season, and the highest during the wet and late wet seasons. Herds did not differ in their cortisol levels except in the mid dry season (the migrating herd exhibiting lower cortisol levels).

These results suggest that behavioural responses (switch to browsing and seasonal migration) allow the buffalo herds to cope effectively with the challenges of the dry season. In the wet season, it is likely that the co-occurrence of factors associated with the reproductive cycle (parturition, mating, social status ...) and the ensuing energy requirements generated on this occasion underlie the observed cortisol response.

## **B. Introduction**

Stress has been defined in many different ways but often is considered in a physiological context: the physiological state and responses of an individual to environmental stressors that affect its performance and well being (Buchanan 2000). Stress is considered to be an adaptive response that helps to maintain physiological homeostasis. However, chronic stress can be damaging for an animal, as it can affect several functions such as immunity, reproduction and/or behaviour (Charbonnel et al. 2007; Von Holst 1998; Wingfield & Sapolsky 2003). Stress caused by unfavourable environmental conditions consequently can reduce individual fitness and population growth rates (Bijlsma & Loeschcke 2005; Cyr & Romero 2007). Over the last two decades, the study of stress has attracted the attention of conservation biologists in the perspective of linking sub-organismal processes to individual behaviour or population level fitness (Busch & Hayward 2009; Homyack 2010; Millspaugh & Washburn 2004).

Endocrine hormones and particularly glucocorticoids (GC) (either cortisol or corticosterone, depending on taxa) are released by organisms in response to negative stimuli. Most studies suggest that GCs play a key role in energy regulation, especially during stress. GC levels have been shown to increase in situations of allostatic overload, meaning when an individual's required energy expenditure is not balanced by the energy available (Landys et al. 2006; McEwen & Wingfield 2003). However, the underlying mechanisms and the environmental factors driving GC patterns are poorly understood, especially in free living mammals, a group that has been studied less than reptiles or birds (Homyack 2010; Romero 2002). As GCs are rapidly and efficiently metabolized, their concentration can be measured in faeces by radioimmunological assay (Wasser et al. 2000). Physiological stress thus has been investigated in many species using faecal GCs as biomarkers (Möstl & Palme 2002; Romero 2004).

Situations of poor-quality diet are known to affect reproduction, mortality and stress in a variety of species (Chapman et al. 2007; Murray et al. 1998; Rangel-Negrín et al. 2009). Among free-ranging ungulates, most studies report seasonal variations in faecal cortisol (FC) metabolites, and that concentrations of are higher in winter (Huber et al. 2003; Konjević et al. 2010; Saltz & White 1991) and during the dry season (Foley et al. 2001). Non invasive methods for assessing the quality of the diet in herbivores have been developed and applied to a large variety of species (Dixon & Coates 2009), including African herbivores (Ryan et al. 2007; Van der Waal et al. 2003; Wrench et al. 1997). These methods rely on the existence of

a strong correlation between the concentration of constituents ingested (such as nitrogen, fibres and minerals) and the concentration of those excreted. In semiarid ecosystems, nitrogen is the most limiting nutrient for herbivores (Owen-Smith & Novellie 1982). Nitrogen rates measured in faeces are thus useful predictors of the quality of an animal's diet. In African buffalo, it was shown that diet quality (assessed using faecal indices) correlated with body condition (Grant et al. 2000; Ryan 2006). Using similar non-invasive methods, (Dalmau et al. 2007) found negative correlations between cortisol metabolites concentrations and nitrogen in Pyrenean chamois.

Parasites also are important stressors. Multi-parasitic infections affect host performance, reproduction and survival (Bordes & Morand 2009). Hence, parasites have been shown to affect the population dynamics of free-ranging ungulates (Grenfell 1992). As expected, positive relationships between cortisol levels and parasite loads have been observed. For example, Muehlenbein (2006) showed a positive association between cortisol levels and total parasite richness (helminths and protozoans) in faecal samples of wild chimpanzees (*Pan troglodytes*). In colobus monkeys (*Procolobus rufomitratus*), Chapman et al. (2007) also found that increases in parasite infections were associated with increased cortisol levels. However, the relationship between parasite infection levels and cortisol levels is not straightforward because cortisol decreases host immunocompetence (Keller et al. 1991; Riley 1981) and can favour susceptibility to parasitic infection (Haondt et al. 2003).

A host's ability to regulate parasite infection also is known to be modulated by nutritional factors (Beldomenico & Begon 2010; Ezenwa 2004). A poor quality diet can increase parasite infection through potential immunosuppression (Holmes 1995). Previous studies on gastrointestinal (GI) parasite burdens of African ungulates also showed that grazing species are more exposed to a risk of infection than browsing ones (Apio et al. 2006). In African buffalo (*Syncerus caffer*), interaction between malnutrition and parasitism has been reported to impact population dynamics (Sinclair 1974).

The African buffalo is a large, gregarious ungulate generally common in most natural sub-Saharan ecosystems. The species is strongly water dependant and its range is limited to within a few kilometres of water bodies. The buffalo primarily is a grazer, but occasionally may browse on the leaves of bushes when grass quality is reduced (Mloszewski 1983; Prins 1996; Sinclair 1977). Free ranging African buffaloes are known to be hosts of a large list of endoparasites, including trematodes, cestodes, nematodes and pentastomids (Belem & Bakoné 2009; Jolles et al. 2008; Penzhorn 1996). These infections do not normally result in

pathogenic symptoms or mortality, although individuals affected by high parasite loads may express a stress response.

In our study area (located in semi-arid area at the northern edge of the geographical range of the species), the buffalo population faces particularly severe conditions due to the scarcity and spatial segregation of critical resources (both forage and surface water). At the onset of the wet season, most buffalo herds undertake a large and unusual shift, suggesting that this population may be exposed to nutritional stress, particularly immediately prior to the first rains.

The aims of this study were (1) to describe the variation in FC levels of African buffaloes, between seasons and between two herds; (2) to describe the variation in GI parasitic load and diet quality between seasons and between herds; and (3) to test the contribution of both diet quality and the level of parasite infection in generating variation in FC levels. Monitored buffaloes were expected to be physiologically challenged in the dry season (through resources depletion, but also parasitic load resulting from being obliged to drink from a limited number of water sources). We thus expected poorer nutritional conditions, higher parasitic loads and higher FC levels during the dry season.

In order to test these predictions, we monitored FC levels, GI parasite loads and diet quality in two distinct buffalo herds (H1 and H2) over 12 months. Both herds also were tracked using GPS (Global Positioning System) collars fitted on one adult female (an age and sex category expected to be strongly bound to the herd all year long). Tracking showed that H1 and H2 occupied well-defined and adjacent (but non-overlapping) home ranges, but the two herds displayed different seasonal space use patterns. H1 foraged during most of the dry season on a flood plain and displayed rotational seasonal movements within a limited home range. In contrast, H2 foraged during the dry season on lower quality pastures located on slightly higher ground. When the first rains fell, H2 moved a considerable distance (36 km in 2007 and 22 km in 2008) towards areas of higher primary production. This contrast in range behaviour suggests that poor feeding conditions forced H2 to migrate; we thus expected H2 to display a lower diet quality and higher faecal cortisol levels than H1 late in the dry season.



## C. Material and Methods

### C.1. Study area and African buffalo population

The field study was conducted in the Northern part of "W" Regional Park (WRP), a transboundary (Benin, Burkina Faso and Niger) protected area located in the upper Niger basin (1.98–3.08°E, 11.37–12.58°N) covering 10,000 km<sup>2</sup>. In this semi-arid (Sudano-Sahelian) area, the wet season extends from April-May to September-October (mean annual rainfall of 685 mm). Vegetation in the northern part is dominated by *Combretum* shrub savannah with thorny acacias. Annual grass species are distributed almost continuously over the study area while perennial grasses mainly are confined to the bottomlands. WRP holds approximately 3000 buffaloes, with a mean herd size of about 45 individuals. Despite this relatively low density, the buffalo is the most abundant ungulate of the WRP (Hibert et al. 2004 ).

### C.2. Collection and processing of faeces

A total of 450 faecal samples (H1: 215; H2: 235) were collected between April 2007 and March 2008. About 25 samples were collected in each herd on a monthly basis in 2007 and bimonthly in 2008. For this purpose, the collared females were located and approached from the downwind side using a handheld communication unit allowing remote inquiries of GPS locations (Lotek 4400M with UHF modem). In our study area, buffaloes rest and ruminate during the hottest hours (i.e. from 10h00 to 16h00). Fresh faecal samples were collected at the end of this daily resting bout. The sampling focused core group members of the herds, that is adult females, sub-adults and young of both sexes. Adult males were poorly represented in the sample, as most of them rested apart in bachelor groups, and separated from the herds in the dry season. Our method rendered it possible to focus on the social unit expected to be the most stable in this species (Mloszewski 1983; Prins 1996; Sinclair 1977), but not to specifically attribute any given dung sample to individuals or age-sex classes.

With a mean defecation rate estimated at 5.1 dungs per day (Plumptre & Harris 1995), the risk of sampling dung pats belonging to the same individual was limited. However, for dung pats too close to each others, one sample was taken to avoid duplication.

Two separate samples were collected per dung pat: (i) 15ml were introduced into a vial containing 35 ml of a solution of 10% formalin for parasites investigation; (ii) 150 ml

were introduced in a vial and stored in an icehouse for a couple of hours, and then in a fridge at 2–4°C for up to 24 hours after collection (GC assays and diet quality). At the field station, each 150ml sample was spread in a thin layer on a latticework and sundried. Samples then were autoclaved (50°C during 24 hours), and ground using a centrifugal mill (Retsch ZM 100 with 1mm grid size).

### **C.3. Faecal glucocorticoid assay**

Analyses were performed at the *Centre d'Études Biologiques de Chizé (CNRS, France)*. An ether-based extraction technique was used for cortisol extraction. Around 100 mg of dry faeces were weighed in glass tubes and vortexed for 1 minute with 1 mL of pure water. Vials were incubated overnight at room temperature. Then, 3 mL of ethyl ether were added to the faeces solutions and vials were vortexed twice for 1 minute. After centrifugation (5 minutes at 2000 rpm), the aqueous phase (containing faeces and water) was frozen in an alcohol bath at -20°C. The ether part (containing steroids) was transferred to new glass tubes and was evaporated in a water bath at 37°C under a fume hood. The aqueous phase was defrosted and the extraction was repeated: ethyl ether, centrifugation, freezing, decanting of the ether part in the tubes containing the first extract and evaporation. The final dry residue was redissolved in 1.250 mL of absolute ethanol and vials were vortexed for 1 minute.

Cortisol concentrations were measured by radioimmunoassay (RIA) using a polyclonal rabbit antiserum supplied by Sigma (USA) (immunogen was cortisol-21-hemisuccinyl-thyroglobulin). Analysis was performed in duplicate: the extract was incubated overnight at 4°C with antiserum and 8000 cpm of 3H-cortisol (Amersham GE Healthcare, UK). The bound cortisol was separated from the free cortisol by adding dextran-coated charcoal. After centrifugation (15 minutes at 4000 rpm), the supernatant (containing bound cortisol) was transferred in scintillation tubes and radioactivity was counted in a liquid scintillation analyzer. The lowest detection level was 300 pg/mL. Within assay and between assay coefficients of variations were, respectively, 6.2% and 8.5%. The antiserum cross-reactions were: androstenedione (<0.1%), Compound S (7%), corticosterone (0.1%), 11deoxycorticosterone (0.1%), progesterone (7%), testosterone (<0.1%). To validate the assay, three replicates of each sample were analyzed. No significant differences were observed among replicates (P =0.73).

#### **C.4. Diet quality analysis using NIRS**

Total Nitrogen (TN) and Acid Detergent Lignin (ADL) were used as two indicators of forage nutritional quality (Van Soest 1982). TN is positively correlated with the amount of dietary proteins. ADL represents the less digestible fraction of cell wall constituents: a change in ADL concentration indicates a change in forage digestibility (Van Soest 1982), in particular a shift from a grazing to a browsing regime.

Analyses were performed by near infrared reflectance spectroscopy (NIRS) on the dried faeces samples, at the *Laboratoire de Nutrition Animale* (Cirad, Montpellier, France). NIRS technology has been used successfully on faecal samples to assess the nitrogen content and digestibility of diet for various free-ranging herbivorous ungulates (for a review see (Dixon & Coates 2009). NIR spectra of all samples were determined with a NIRSYSTEM 6500 spectrometer (FOSS, Laurel (MD), USA) at wavelengths from 400 to 2500nm, in small circular cups with a quartz glass cover.

The NIRS calibration procedure was based on CIRAD ruminant faeces databases. Existing faeces databases were adapted to buffalo faeces by adding 50 samples selected for their representativeness of the whole buffalo faeces database. The 50 samples were analysed by laboratory reference analyses for TN content using the Dumas elementary analysis (AOAC 7024) (Revesz & Aker 1977), and for ADL content using the Van Soest sequential fibre analysis method (Goering & Van Soest 1970). Composition was expressed in percentage of faeces dry mass.

Calibration equations were determined using PLS (partial least squares) regression procedure (Shenk & Westerhaus 1993). The equation for TN had a  $R^2$  of 0.96, a SEC (standard error of calibration) of 0.13 and a SECV (standard error of cross-validation) of 0.16. The equation for ADL had a  $R^2$  of 0.82, a SEC of 3.22 and a SECV of 3.61. These levels of analytical precision are considered as satisfactory for the purpose of using the results as nutritional indices.

#### **C.5. Coprological investigation for parasites**

Samples were analyzed at the *Laboratoire de Santé Animale Tropicale of Bobo-Dioulasso* (Burkina Faso). Four groups of gastro-intestinal parasites were investigated: nematodes, trematodes, cestodes and coccidia. For trematode eggs, a qualitative, sedimentation method was used (Hansen & Perry 1994). Five grams of faeces were mixed

with 50 ml water and filtered to remove debris. This operation was repeated three times. The content of the bottom layer then was transferred to microscope slides for observation with a light microscope (x 100 and x 400). For the detection and counting of nematode or cestodes eggs and coccidian oocysts, a quantitative method (the Mc Master counting technique) was applied. Five grams of faeces were deposited in 45 ml of NaCl solution, homogenized and filtered. The content then was deposited on a McMaster slide. Observation was done using a light microscope. Parasites were identified to the genus or family level from the egg morphology (Hansen & Perry 1994).

## **C.6. Statistical analysis**

Each of the 450 faeces samples analyzed in the study was considered as a distinct statistical unit in all of the analyses described below.

### **Indices of diet quality**

Diet quality was investigated first using TN and ADL separately. Their ratio TN/ADL then was used as a synthetic diet quality index (DQI).

### **Indices of parasitism**

Integrative indices of parasitic load were derived using a Multiple Component Analysis (MCA) from data on the presence/absence of six taxa of GI parasites in each sampled faeces. This approach allowed us to describe their pattern of co-occurrence, and to build distinct indices for those showing strong associations. The coordinates of the samples on the MCA components were retained as parasite structure indices (PSI). These indices reflect the number of parasite species detected in the faeces. For the sake of tractability in statistical investigations, PSIs were converted into discrete variables which could be modelled with a Poisson error structure. This conversion was easily undertaken since the distribution of PSI variables were highly clustered, and each cluster clearly represented a number of parasite species in the group of co-occurring species reflected by the PSI. This converted index is referred to hereafter as PSI.

### **Description of variation between herds and seasons**

Linear models (for indices of diet quality and for FC levels) assuming normally distributed residuals or generalized linear models (for PSI) assuming a Poisson distribution of

the residuals were used to describe the variation in these variables between herds and seasons. Estimations from models including the effects of herd (2 levels), seasons (6 levels) and their interaction were used to describe variation between herds and seasons.

	Cramer-von Mises normality test		Box-Cox transformation	Cramer-von Mises normality test	
	W	p value		W	p value
TN	0.3291	1.54e-04	$f(\text{TN}) = (0.89 * \text{TN}) - 1 / 0.89$	0.3087	2.623e-04
ADL	0.3036	3e-04	$f(\text{ADL}) = (1.05 * \text{ADL}) - 1 / 1.05$	0.3052	2.87e-04
DQI	1.269	3.840e-10	$f(\text{DQI}) = (-1.7 * \text{DQI}) - 1 / (-1.7)$	0.2853	4.9e-4
FC	0.6109	2.96e-07	$f(\text{FC}) = (0.4 * \text{FC}) - 1 / 0.4$	0.07	2785

**Table 30. Multiple regression models: normality test of the residuals and transformations applied. N = Nitrogen; ADL = Acid Detergent lignin; DQI = Diet Quality Index; FC = faecal cortisol level**

The fit of the linear models was assessed using a Cramer-von Mises normality test and a graphical examination of residuals distribution, that of the generalized linear models was assessed using a Pearson chi squared goodness of fit test. For indices of diet quality and FC levels, Box-Cox transformations were applied whenever the residuals of the model were not normally distributed (Table 30). Although residuals for Box-Cox transformed TN and ADL were, according to the Cramer-von Mises normality test, still not normally distributed, graphical examination of the residuals distribution suggested that the deviation from normality had become quite small and that heteroscedasticity was absent.

### **Quantification of the variation between herds and seasons**

Linear mixed models (for indices of diet quality and for FC levels) and generalized linear mixed models (for PSI) were used to quantify the variance components associated with variation between herds (i.e. accounted for by a herd random effect), the variation between seasons (i.e. accounted for by a season random effect), and the variation in the seasonal pattern between herds (i.e. accounted for by a herd\*season random effect).

### **Relationship between FC levels, parasitism and diet quality indices**

The influence of parasitism and diet quality on FC levels finally was assessed in a linear model using the Box-Cox transformed FC levels ( $f(\text{FC})$ ) as the dependent variable and either PSI or diet quality indices as independent variables. The estimates of the effects of these independent variables and their associated p-values were used to assess their

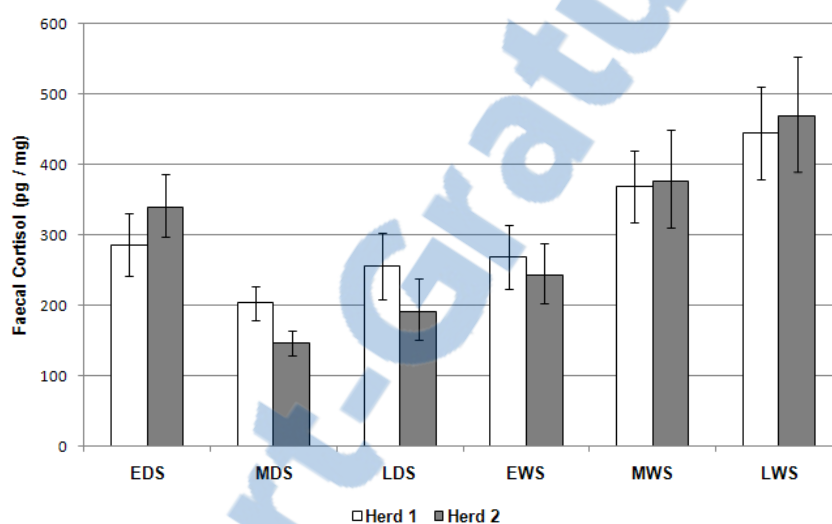
influence on FC levels. Furthermore, the variance associated with the herd, the season and the herd\*season random effects were estimated in linear mixed models that also included PSI or diet quality indices as fixed effects. This allowed the components of the residual variation in FC levels to be quantified after the effects of PSI or diet quality indices had been taken into account. The comparison of the variance components estimates for FC level with the variance components estimates for residual FC levels rendered it possible to assess the fraction of each component of FC levels variation (i.e. variation between herds, variation between seasons, variation in the seasonal pattern between herds) accounted for by the effects of PSI or diet quality indices.

Analyses were performed with the software R. The MCA was performed with the *dudiacm* function of *ade4* package. Variance components analyses were performed using the *lmer* function of *lme4* package. Cramer-von Mises tests were carried out using *Nortest* package and graphical tools (*plot.lm2* function of *gplots* package). The optimal Box-Cox transformation was determined using the *MASS* package.

## D. Results

### D.1. Faecal cortisol levels

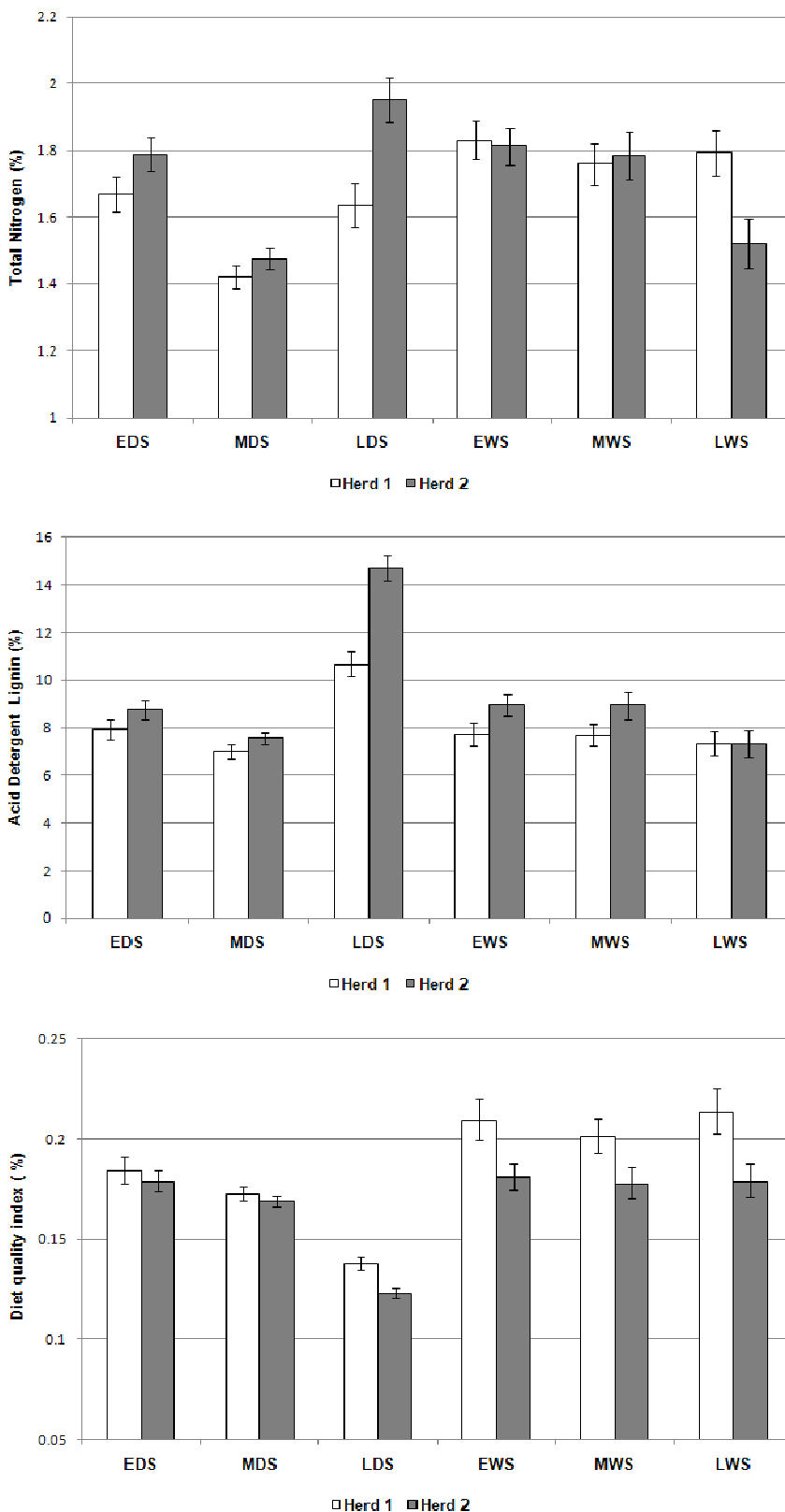
For both herds, FC levels reached the lowest values in the mid dry season (95% CI in pg/mg: [179.0, 229.8] for H1; [128.2, 164.5] for H2; Figure 97) and then built up to reach their maximum values in the late wet season (95% CI in pg/mg [223.6, 320.0] for H1; [151.0, 237.8] for H2). Herds did not differ in their FC levels except in the mid dry season (H1 exhibiting higher FC levels than H2).



**Figure 97. Patterns of variation of faecal cortisol level as predicted from a linear model including seasons and herds as explanatory variables. (EDS = Early dry season; MDS = Mid dry season; LDS = Late dry season; EWS = Early wet season; MWS = Mid wet season; LWS = Late wet season).**

The variance component analysis emphasized the contributions of the seasonal component, whereas neither the average FC levels nor its seasonal variation varied between the two herds. The residual component was large, suggesting large variation between individual faeces within a herd and season (Table 31).





**Figure 98. Patterns of variation of (a) Total Nitrogen (TN); (b) Acid Detergent Lignin (ADL); (c) Diet Quality Index (DQI), as predicted from linear models including seasons and herds as explanatory variables.**

## D.2. Diet quality

Analysis of diet quality shows that the diet quality of both herds varied significantly between seasons (Figure 98; Table 31). For both herds, TN concentrations reached their lowest values in the mid dry season (95% CI: [1.38, 1.46] for H1; [1.44, 1.51] for H2). For H1, TN then increased from the late dry season and reached its maximum in the early wet season (95% CI: [1.77, 1.89]), while for H2 the maximum TN was reached as early as the late dry season (95% CI: [1.89, 2.02]).

	FC	TN	ADL	DQI	PSI1	PSI2
Season	10.7	3.8e-02	4.48	12.5	0.66	0.08
Herd	0	3.1e-18	0.86	1.75	0	0
Season*Herd	1.1	1.7e-02	1.19	0.69	0.01	0.04
Residual	20.51	4.2e-02	2.09	1.85	/	/

**Table 31. Variance components of the two parasite structure indices (PSI1 and PSI2), diet quality (DQI) and faecal cortisol level (FC)**

ADL concentrations also reached their lowest value in the mid dry season for both herds (95% CI: [6.42, 7.03] for H1; [7.11, 7.64] for H2) and strongly peaked in the late dry season 95% CI: [11.10, 12.29] for H1; [15.37, 16.66] for H2). Minimum values of the integrative diet quality index (DQI) were observed in the late dry season for both herds. The seasonal pattern of DQI suggests that H2 had a lower diet quality than H1 during the late dry season and the entire wet season. For all variables, the variation between herds was small relative to that between seasons (i.e. the season component was much larger than the herd component) and the pattern of seasonal variation did not differ between herds (i.e. the herd\*season component was very small).

## D.3. Parasitological investigations

The GI parasites we observed were strongylid nematodes, trematodes (*Fasciola* spp., *Paramphistomum* spp. and other undetermined trematodes), cestodes (*Moniezia* spp.) and coccidia (*Eimeria* spp.) (Table 32). Trematodes were the most often detected parasite category (in 24 to 30% of the faeces according to the category), followed by coccidia (10%), strongylids (9%) and cestodes (1%). Given the low representation of cestodes in the dataset, this category was not taken into consideration in the MCA analysis.

Season	Samples (n)	Nematodes	Trematodes			Cestodes	Coccidia
		Strongylid eggs	Fasciola spp. eggs	Paramphistomum spp. eggs	undeterm. eggs	Moniezia spp. eggs	Eimeria spp. Oocysts
EDS	76	1%	17%	13%	12%	0%	4%
MDS	169	3%	20%	7%	14%	0%	4%
LDS	47	6%	9%	55%	85%	0%	19%
EWS	61	33%	16%	87%	79%	0%	34%
MWS	53	11%	45%	15%	17%	6%	6%
LWS	44	9%	57%	18%	14%	0%	9%
Total	450	9%	24%	26%	30%	1%	10%

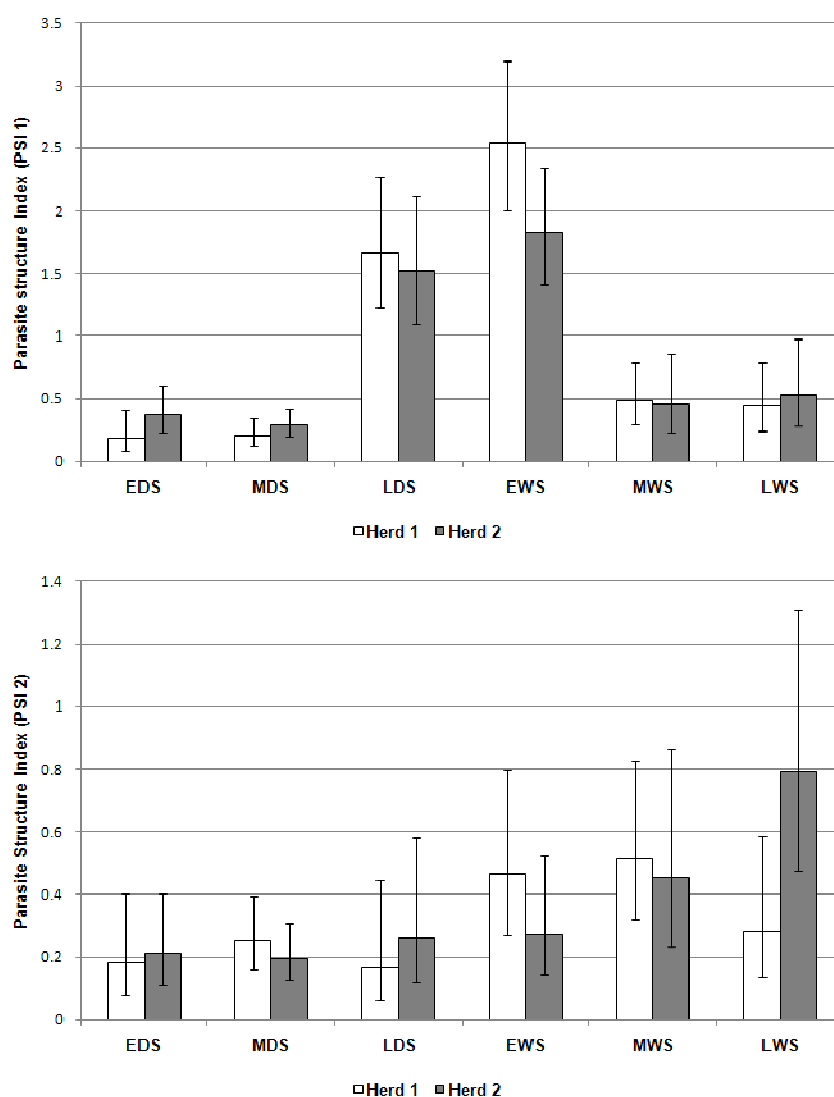
**Table 32. Prevalence of helminth eggs and protozoan in buffalo faeces. EDS = Early dry season; MDS = Mid-dry season; LDS = Late dry season; EWS = Early wet season; MWS = Mid-wet season; LWS = Late wet season.**

The first two MCA components accounted for 55% of the variance in the dataset (respectively 34 and 21%). The first MCA component reflected the presence/absence of 4 out of the 5 parasite categories (Table 33), suggesting a positive association between the presence of most parasite types within faeces (excepting *Fasciola* spp.). The second MCA component indicated the presence/absence of *Fasciola* spp. and Coccidia. The coordinate of each of the 450 faeces on the first and the second MCA components thus were used as integrative indices of parasite load (hereafter referred to as PSI1 and PSI2). High values of PSI1 indicate high global parasitic load, while high values of PSI2 indicate high *Fasciola* spp. and coccidia loads.

		Nb of faeces	Component 1	Component 2
Strongylid eggs	Absent	414	-0.17	0.03
	Present	36	1.99	-0.38
Fasciola spp. eggs	Absent	348	0.05	-0.47
	Present	102	-0.17	1.62
Paramphistomum spp eggs	Absent	334	-0.44	0.05
	Present	116	1.26	-0.16
undetermined trematode eggs	Absent	315	-0.49	0.04
	Present	135	1.14	-0.09
Eimeria spp. oocysts	Absent	420	-0.13	-0.14
	Present	30	1.81	1.97

**Table 33. MCA analysis. Coordinates of the variables on the two first components**

The pattern of variation in PSI1 obtained from the generalized linear model (Figure 99) showed that loads of strongylids and trematodes (excepting *Fasciola* spp.) were significantly higher in the late dry and early wet seasons. Component analysis on PSI1 (Table 31) emphasized a clear dominance of the seasonal component, while neither the average parasite load nor its pattern of seasonal variation varied between the two herds. *Fasciola* spp. and coccidia (PSI2) displayed much less marked patterns of variation. The variance component analysis however confirmed a dominance of the seasonal component (with higher figures occurring in the mid wet and the late wet season), but much less than for PSI1.



**Figure 99. Patterns of variation of parasite structure indices (PSI1 and PS2) as predicted from a linear model including seasons and herd as explanatory variables**

The seasonal pattern of PSI2 differed slightly between the two herds, the interaction component being half as large as the seasonal one. In particular, the PSI2 decreased for H1 during the period from the mid wet season to the late wet season while it increased over the

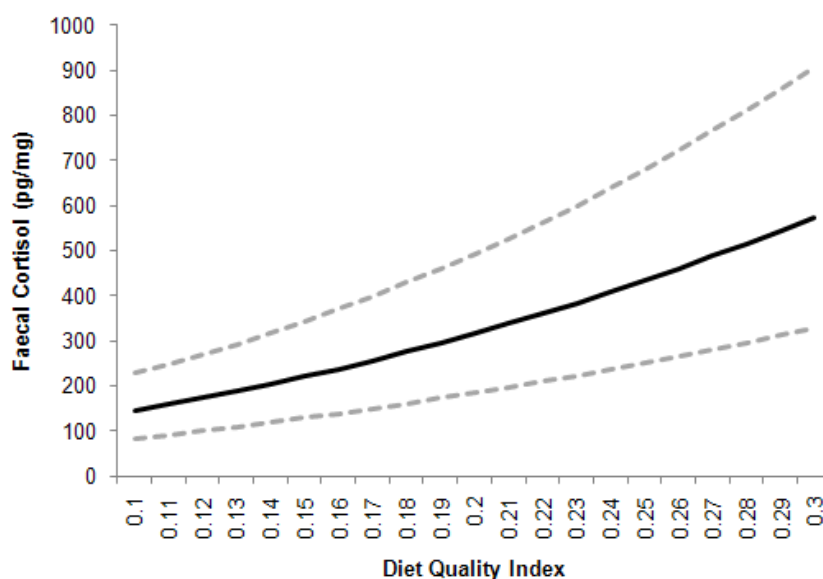
same period for H2. The herd component is extremely low, indicating that the average load in coccidia and *Fasciola* did not vary between the two herds.

#### **D.4. Influence of diet quality on faecal cortisol levels.**

The linear model using (f(FC)) as the dependent variable and DQI as the predictor showed that diet quality strongly explained buffaloes' FC levels ( $p < 0.001$ ) (Table 34; Figure 100). Contrary to our expectations, FC levels were positively correlated with increasing diet quality. Variance component analysis showed that diet quality mainly exerts influence on the seasonal component (43% of the seasonal variance component of FC explained by DQI; Table 35).

	Estimate	SE	t	Pvalue
(Intercept)	14.028	1.605	8.738	< 2e-16
DQI	67.366	9.395	7.170	3.14e-12

**Table 34. Influence of diet quality (DQI) on faecal cortisol level: linear model adjusted using  $f(FC)$  as the dependent variable and DQI as predictor.**



**Figure 100. Influence of diet quality (DQI) on faecal cortisol level**

	Variance estimate $f(FC)$	Variance estimate residuals $f(FC)= DQI$	Fraction of the component explained by DQI
Season	10.7	6.05	43%
Herd	0	0	0%
Season*Herd	1.1	0.97	12%
Residual	20.51	21.3	0%

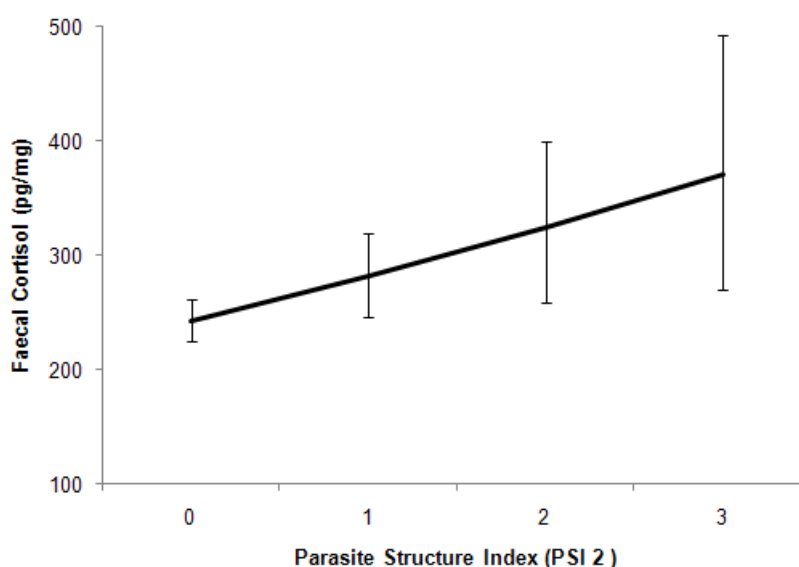
**Table 35. Contribution of the effect of diet quality (DQI) to the variance components of faecal cortisol level  $f(FC)$ .**

## D.5. Influence of parasite infection on faecal cortisol levels

The linear model using  $f(FC)$  as the dependent variable and PSI1 and PSI2 as predictors showed that PSI1 had no effect on FC levels, while a significant relationship was noted between PSI2 and FC levels ( $p = 0.009$ ) (Table 36; Figure 101).

	Estimate	SE	t	Pvalue
(Intercept)	24.97068	0.34857	71.638	<0.0000001
PSI1	0.02157	0.28303	0.076	0.93928
PSI2	1.39438	0.53096	2.626	0.00893

**Table 36. Influence of parasite infection on faecal cortisol level: linear model adjusted using  $f(FC)$  as the dependent variable and PSI1 and PSI2 as predictors.**



**Figure 101. Influence of the parasitism (PSI2) on faecal cortisol level**

In order to evaluate the fraction of each  $f(FC)$  variance components explained by PSI2, we estimated these components for the residuals of a linear model where  $f(FC)$  is explained by the effects of PSI2 (the same model as above without the effect of PSI1). It turns out that PSI2 explained around 10% of the variance in FC levels between seasons but 0% of all the other components (Table 37). The effect of PSI2 on FC levels thus resulted from the similarity in their inter-seasonal variation pattern: during the wet season both FC levels and PSI2 have high values, while during the dry season, both FC levels and PSI2 have low values. Finally, because PSI2 explains 0% of the residual variance (among individual faeces



within a herd and season) in FC levels, it is difficult to rule out the possibility that the relationship between FC and PSI2 is not causal.

	Variance estimate f(FC)	Variance estimate residuals f(FC)= PSI2	Fraction of the component explained by PSI2
Season	10.7	9.7	9.3%
Herd	0	0	0%
Season*Herd	1.1	1.05	0%
Residual	20.51	20.81	0%

**Table 37. Contribution of the effect of PSI2 to the variance components of faecal cortisol level (f(FC)).**

## **E. Discussion**

Both buffalo herds displayed similar seasonal patterns of variation in parasite infection, diet quality and glucocorticoids. Unexpectedly, herds displayed the lowest FC levels during the late dry season, and the highest during the mid wet and late wet seasons. Variation in the diet quality indices suggests that diet quality reached its minimum values during the dry season and its maximum values during the wet season. The higher figures of the parasite structure index were observed in the late dry and early wet seasons, with no significant differences between herds. These results therefore do not support our hypothesis that elevated FC levels are induced by poor food conditions or by parasite infections.

### **E.1. Glucocorticoid patterns**

The longitudinal monitoring of FC highlighted clear seasonal patterns in both herds. This result calls for at least three comments. The first is that the trend we observed should be considered and interpreted in terms of relative values, not absolute ones. Indeed, in this study (as in most studies involving free ranging animals), we cannot refer to “basal” seasonal FC values, meaning values expressed in the total absence of any potential stressor. Second, this study assumes that faecal FC concentrations reflect corresponding changes in circulating (plasma) hormones. This direct relation has been established for numerous other mammals, including dairy cattle (Morrow et al. 2002). We recognize that the ability of FC excretion profiles to accurately reflect a physiological stress in African buffalo ideally should be experimented under controlled conditions (i.e. on tame individuals, although other stressors would then be likely to intervene).

The third comment is that elevated FC concentrations do not necessarily signal a state of stress, but also may indicate that the animal is successfully coping with the stressor(s) (Busch & Hayward 2009; Cyr & Romero 2007). This therefore means that neither very low nor very high FC concentration levels necessarily indicate the absence or occurrence of physiological stress. In other words, elevated FC concentrations in this study should rather be interpreted as responses (effective or not) to physiological challenges.

## **E.2. Faecal cortisol levels and parasitism**

The GI parasite community of buffaloes that we monitored included taxa commonly observed in African buffaloes and cattle, but was comparatively less species rich (Belem & Bakoné 2009; Sinclair 1977). The MCA analysis identified two groups of GI parasites displaying contrasting seasonal patterns. The first group (including strongylid nematodes, *Paramphistomum* spp. and undetermined trematode eggs) presented a higher prevalence in the late dry and early wet seasons, while the prevalence of the second group (including *Fasciola* eggs and *Eimeria* oocysts) peaked in the mid and late wet season. The seasonal pattern of strongylid nematodes and trematodes (excepted *Fasciola* spp.) was similar to those observed in several studies of free-ranging ungulates and livestock (Belem et al. 2001; Jacquiet et al. 1995). The timing of peak prevalence for *Fasciola* eggs and *Eimeria* oocysts also was compatible with the results of Apio et al. (2006) who found that the overall prevalence of *Eimeria* sp. was significantly higher during the wet season in bushbucks (*Tragelaphus scriptus*) in the Queen Elizabeth National Park, Uganda.

The prevalence patterns of GI parasites that we observed also may partially explain the dietary regime switch that buffaloes displayed in the late dry season. Indeed, tannin-rich plants have been shown to have an antihelmintic effect in ruminants, and their consumption thus may help buffaloes modulate parasitic pressure (Hoste et al. 2006; Kahiya et al. 2003).

Our results seem to support that parasitism to a certain extent is linked to FC levels, with high FC levels observed at a time of year when the prevalence of *Fasciola* spp. and *Eimeria* spp. peaks. Compared to other studies that have investigated only one parasite species, our results suggest that the parasite community structure (abundance and diversity of parasites) should be taken into account. According to the multivariate analyses, parasite structure varies according to the season. Several studies have emphasized the cumulative effects of polyparasitism (Bordes & Morand 2009; Jolles et al. 2008). Recently, Jolles et al. (2008) have demonstrated that African buffaloes coinfecting with *Mycobacterium bovis* and

GI nematodes have a reduced lifespan and a worse body condition compared to African buffaloes infected only by bovine tuberculosis or by digestive worms. Clearly, multiple-infection can worsen host condition due to synergic pathogenic impacts and spoliation (Pullan & Brooker 2008).

However, our results cannot infer a direct causality between parasitism and FC levels, and there is no support for the hypothesis that an increase of cortisol is a response to an increase of parasitism pressure. An alternative hypothesis is that corticoids may alter the ability of a host to mount an effective immune response against infection with multiple parasitic species (Haondt et al. 2003; Keller et al. 1991; Riley 1981). Hence, if demonstrated, an increase in cortisol level during the wet season due to some behavioural or physiological reasons may lead (through the immunosuppressive effects of corticoids) to an increase in parasite infection. This increase in parasite infection also might be due to the favourable climatic conditions for parasite cycles at that time of the year.

### **E.3. Faecal cortisol and diet quality**

Dietary regime analysis showed strong seasonal effects on the indices we used. The lowest values of TN were observed during the mid-dry season (H1: 1.42%±0.04; H2: 1.48%±0.03). According to several authors, such figures are close to the threshold of dietary deficiency (Grant et al. 1995; Wrench et al. 1997). Indeed, it is difficult for grazers to maintain rumen fermentation when TN concentrations fall to around 1.2 to 1.4% of the dry matter by mass.

By the end of the dry season, forage quality generally is assumed to be lower as grasses dry out and their nutrient content drops. Counter-intuitively, however, our data show a strong increase in TN in the late dry season. This increase occurs at the same time as a major peak in ADL excretion. This strongly suggests that the lack of protein in grasses forced buffaloes (and particularly H2) to partially switch to browsing to cover their dietary needs. Indeed, shrub and tree leaves have been shown to contain higher protein (and thus TN concentrations) than dry grasses during the dry season (Kone et al. 1990; Prins 1996). However, there are at least two reasons why this interpretation of diet quality in this species using only TN may be incorrect. The first is that the presence of tannins in the leaves of many ligneous species is known to lead (through a protein binding effect) to a higher excretion rate of nitrogen (Robbins et al. 1987; Wrench et al. 1997). This may explain the unexpected higher TN values exhibited by H2 in the late dry season (concomitantly with a

peak in ADL excretion). The second reason is that interpretation of TN levels also may be altered by interactions with GI parasite loads. It has been shown that GI parasitism could result in a depression of nitrogen absorption (Sinclair; 1977). The dietary quality evaluated through TN thus could be overestimated in the late dry season due to the influence of tannins in tree leaves, the observed high loads of GI parasites, or both.

To resolve these potential problems, we developed an integrated measure of dietary quality (DQI) using the ratio of TN to ADL. This index is intended to reflect more accurately the seasonal patterns of dietary quality in African buffalo, and more generally in typical grazers for which a switch to browsing is a temporary response to dietary deficiency. The seasonal patterns of DQI show a drop in dietary quality during the late dry season and an increase starting in the early wet season.

Although a straightforward causal relationship between the dietary quality of the herds that we tracked and their migratory behavior cannot be established, a comparative analysis of seasonal patterns in the DQI suggests that H2 (i.e., the migrating herd) experienced a diet of lower quality than H1 in the late dry season. This interpretation is supported by evidence that H2 had a more pressing need than H1 to switch to a browsing regime to bridge the dry season-wet season transition.

The correlation between FC levels and the DQI suggests that buffalo herds globally would be more physiologically challenged in the wet season, when feeding conditions are optimum. This result differs with those of most other studies carried out on the relationships between diet quality and GC levels in mammals : Pyrenean Chamois (*Rupicapra pyrenaica p.*) (Dalmau et al. 2007), African Elephant (*Loxodonta africana*) (Foley et al. 2001), red deer (*Cervus elaphus*) (Huber et al. 2003), fallow deer (*Dama dama*) (Konjević et al. 2010) and mule deer (*Odocoileus hemionus*) (Saltz & White 1991). In contrast, in an experiment on fawns of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*), Taillon & Côté (2008) found that GC concentrations in winter were positively correlated to diet quality.

Under the assumption that FC concentrations would be highest during energetically costly circumstances, our results suggest that buffaloes struggled to balance energy intake and requirements late in the wet season. This hypothesis deserves further development on African buffalo biology. In buffalo, parturition occurs during the rainy season when grasslands are the most productive. In Eastern and Southern Africa, it was shown that parturition takes place when forage has its highest protein content, and that peaks of parturition occur during the second half of the rains (Grimsdell 1969; Ryan et al. 2007;

Sinclair 1977; Skinner et al. 2010). The last two months of foetal development and the first months of lactation cause energy demand to increase tremendously (Prins 1996). Moreover, this species is characterized by a gestation lasting slightly more than 11 months (Bertschinger 1996), implying that the parturition period is closely followed by a peak of conceptions. In the mid and wet seasons, the FC response that we observed may thus result from alterations in social and reproductive statutes, and the energy costs associated (Keay et al. 2006; Millspaugh & Washburn 2004).

Other covariates beyond the scope of this paper are also likely to influence the observed faecal cortisol patterns. For example, predation pressure has been shown to trigger stress levels in mammals (Creel et al. 2009). In the wet season, a reduced visibility due to the dense vegetation cover is also likely to expose individuals to higher predation risks (Hopcraft et al. 2005).

So far, causation remains often unclear in the observed correlations as it remains difficult to disentangle in GC profiles the contribution of endogenous rhythms (resulting from evolutionary processes) and of expositions to exogenous stressors (Romero 2002). Recently, Hau & al. (2010) showed, using a comparative approach, that the level in steroid hormones (including corticosterone) among male birds is the result of an evolutionary adaptation linked to variation in bird life-history strategies. They also advocated future studies on hormones and life-history traits to integrate physiological systems such as immunity, reproduction function, and metabolism.

## **F. Conclusions and future directions**

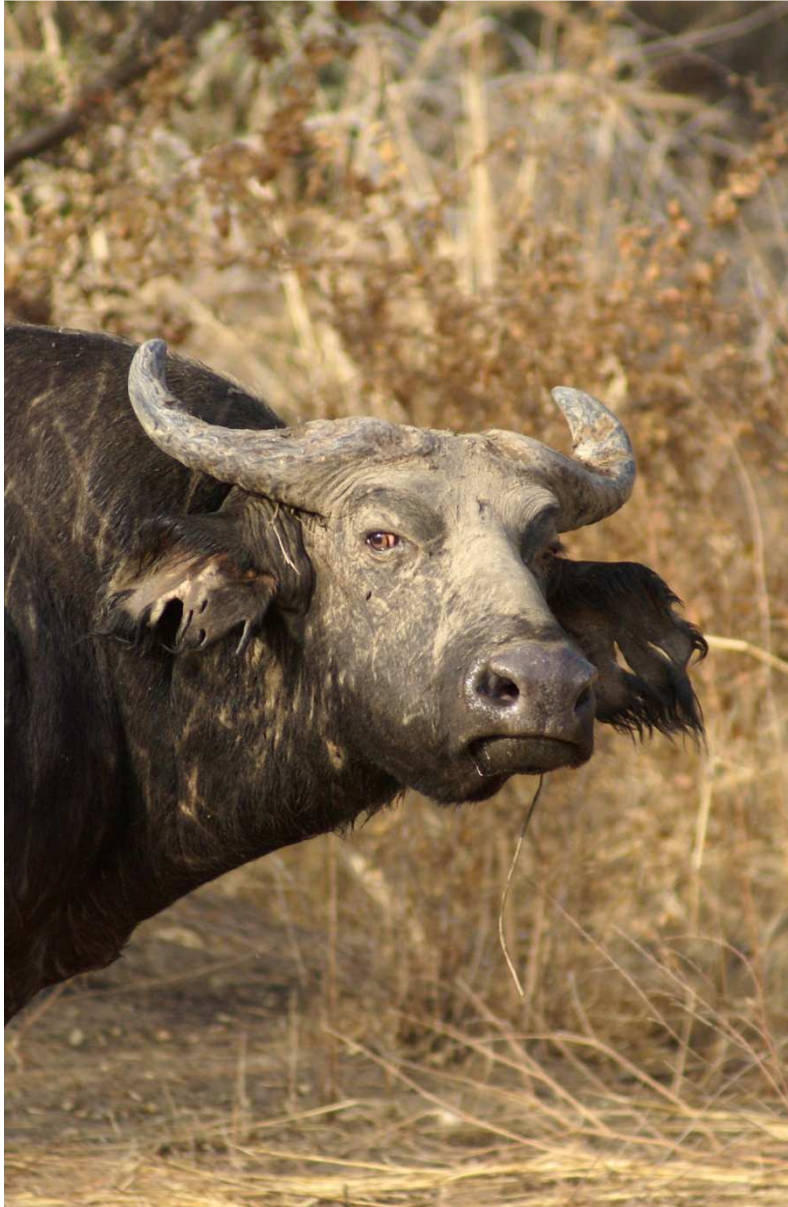
This study investigates the seasonal variations of faecal cortisol levels in the African savannah buffalo, and tests the contribution of both the diet quality and the level of GI parasite infection in generating a physiological response. Results showed that diet quality of both herds dropped starting from the mid dry season to levels approaching the threshold of dietary deficiency. Both herds then partially switched to a browsing regime in the late dry season, with the migrating herd doing so to greater extent. The higher figures of parasite infection were observed in the late dry and the early wet seasons, with no significant differences between herds. However, the monitoring of FC levels emphasized a lower physiological challenge in the dry season.

These results suggest that the abovementioned behavioural responses (switch to browse and partial migration) allow the buffalo to cope effectively with the challenges of the dry season. In the wet season, it is likely that the co-occurrence of factors associated with the reproductive cycle (parturition, mating, social status ...) and the ensuing energy requirements generated on this occasion underlie the observed FC response. Further investigations into, among other elements, the relations between GC and sexual hormones may help to disentangle these complex patterns of interactions.

## **G. Acknowledgments**

This study was funded by the French National Research Agency (ANR Mobility program). Buffalo captures were carried out with the financial support of the European Union (ECOPAS Program) and the International Foundation for the Conservation of Wildlife (IGF-France). We sincerely thank the WRP board for allowing us to conduct this study within the park, as well as Laura Adam, Abdoukarim Samna, Moumouni Ouedraogo, Charline Parenteau and Laurent Bonnal for their help in collecting and processing samples.







## Chapitre 8. Synthèse générale

Le Parc Régional du W et les aires protégées attenantes qui forment le complexe WAP constituent l'un des derniers écosystèmes naturels de savane en Afrique de l'Ouest. Ce vaste complexe (30.000 km<sup>2</sup>) abrite une population d'ongulés sauvages encore bien représentée, laquelle dispose d'une liberté de déplacement à grande échelle. Le statut de protection dont bénéficie le Parc Régional W et sa localisation le long d'un gradient latitudinal important (une centaine de km) confèrent à notre zone d'étude des atouts de choix pour investiguer les déterminants écologiques de la distribution spatiale et des déplacements des grands ongulés, dont le buffle. De fait, bien que localisé en marge de son aire de distribution géographique, le buffle au Parc Régional W compte parmi les ongulés les mieux représentés en termes d'effectif (environ 3000 têtes) et de biomasse (Hibert et al. 2004). Cette espèce figure en outre parmi les plus emblématiques de la zone et son attrait touristique (vision et chasse) constitue une source importante de devises pour le Parc du W et les aires protégées périphériques.

### A. Résumé des principaux résultats

#### Développements méthodologiques

En amont des questions relatives à l'écologie du déplacement du buffle, notre démarche a tout d'abord consisté à tirer le meilleur parti de la technologie de suivi que nous avons déployée (récepteurs GPS et capteurs d'activité). La première partie de ce document, plus conceptuelle, est une contribution à la mise au point d'un nouvel estimateur du domaine vital, sur base duquel nos analyses de sélection de l'habitat ont par la suite été effectuées (Benhamou & Cornélis 2010). Cet estimateur (kernel de déplacement ou movement based kernel) consiste en une amélioration de la méthode classique du kernel (i.e. location based kernel). De fait, alors que l'estimateur impliqué dans la méthode classique considère les localisations d'un individu comme indépendantes (processus ponctuel), la méthode du kernel de déplacement exploite explicitement (par interpolation) l'information disponible entre paires de localisations successives, notamment par la prise en compte de la proportion du temps durant lequel l'animal a été actif. Par ailleurs, notre méthode permet d'estimer avec plus de justesse la distribution d'utilisation de l'espace des

animaux dont les déplacements sont contraints par des obstacles physiques (e.g. une rivière ou une clôture) ou comportementaux (e.g. exclusion compétitive).

Notre démarche a ensuite consisté à comparer la performance statistique du kernel de déplacement avec celle de trois estimateurs classiques du domaine vital (Cumming & Cornélis submitted). Pour ce faire, nous avons développé une approche quantitative originale basée sur les courbes ROC et la statistique AUC, et l'avons appliquée à deux jeux de données GPS (9 buffles et 44 canards). Nos résultats suggèrent que les estimateurs basés sur un calcul de distance au plus proche voisin (LoCoH, ClustHR ) ne sont pas statistiquement performants et devraient être évités. Les estimateurs dérivés de la méthode du kernel présentent des performances supérieures, et notamment le kernel de déplacement, s'agissant du jeu de données « buffles ».

### **Ecologie du buffle de savane Ouest-africain**

La question centrale de cette thèse porte sur les déterminants écologiques de l'utilisation de l'espace et du déplacement du buffle de savane ouest-africain. Pour ce faire, nous avons suivi les déplacements de 7 troupeaux reproducteurs (H1-H7) au moyen de colliers GPS et de capteurs d'activité. Nous avons tout d'abord focalisé nos investigations sur les déterminants écologiques opérant en fin de saison sèche et en début de saison des pluies, période durant laquelle la dynamique spatiotemporelle des ressources est la plus forte, et durant laquelle nous disposons d'une puissance statistique suffisante pour la mise en œuvre de tests d'hypothèses (Cornélis et al. 2011). La sélection de l'habitat par le buffle a été abordée à deux échelles (inter-saisonnière et intra-saisonnière) en considérant à la fois des facteurs biotiques (types de végétation et production primaire (indice NDVI)) et abiotiques (calendrier des pluies et disponibilité en eau de surface). Nous avons en outre cherché à évaluer dans quelle mesure l'utilisation de l'espace par des troupeaux adjacents était contrainte par des facteurs sociaux. Nos analyses ont permis d'établir une relation entre la dynamique d'utilisation de l'espace par le buffle et celle des ressources en eau et en fourrage. En fin de saison sèche, la distribution d'utilisation de l'espace par les troupeaux suivis confirme une forte dépendance à l'eau. Ces troupeaux ont passé en moyenne 95% du temps dans un rayon de 5 km autour des points d'eau, et environ la moitié du temps dans un rayon de 1.5 km. Nos résultats montrent que l'arrivée de la mousson par le Sud-ouest génère un gradient de production primaire à large échelle. Aux premières pluies, les troupeaux suivis (à l'exception d'un seul – H1) ont entrepris un déplacement migratoire rectiligne de 35 km en moyenne, orienté en direction opposée du gradient de production

primaire. A cette échelle (inter-saisonnière), la production primaire semble donc avoir une forte valeur prédictive sur le patron de déplacement observé. Il apparaît en outre que l'établissement de domaines vitaux de saison des pluies est conditionné par un seuil de disponibilité des herbacées pérennes (environ 10%), cette contrainte affectant plus particulièrement les troupeaux suivis dans la section Nord du PRW (H2, H3). Les analyses de sélection d'habitat menées à l'échelle intra-saisonnière ont également permis de mettre en évidence l'importance des pérennes pour le buffle au PRW, particulièrement en début de saison des pluies. En revanche, à cette échelle, l'indice de production primaire employé semble n'avoir aucune valeur prédictive sur la distribution d'utilisation des troupeaux suivis. Enfin, le faible recouvrement spatial observé entre les domaines vitaux de troupeaux adjacents suggère que l'utilisation des ressources est fortement contrainte par un comportement d'évitement.

Nous avons ensuite exploré les patrons de sélection de l'habitat et les patrons d'activité de 5 troupeaux (H1, H2, H3, H5, H7) dont les déplacements ont été suivis au moins 10 mois (incluant ainsi la période des feux de brousse en saison sèche). Notre analyse des patrons de sélection à l'échelle infra-annuelle repose sur une approche dynamique conceptualisée sur la base des caractéristiques du déplacement (stationnarité). Au travers de cette approche, nous avons examiné l'incidence de la dynamique de crue du fleuve Niger et des feux de brousse sur les patrons d'utilisation de l'espace du buffle au PRW. Notre analyse suggère que les feux de brousse ont essentiellement donné lieu à une modification de l'utilisation de l'espace chez les troupeaux occupant la section Nord du PRW (H1, H2, H3). Il ressort également que l'utilisation de l'espace par le troupeau occupant la plaine alluviale du fleuve Niger (H1) est conditionnée par son régime d'inondation. Notre approche a ensuite consisté à évaluer les patrons d'activité et l'état interne des 5 troupeaux au travers d'indices biorythmiques dérivés des données de localisation GPS (vitesse moyenne journalière de déplacement) et des capteurs d'activité embarqués (degré de couplage fonctionnel ou DFC, indice de diurnalité). Contrairement à ce que nous attendions, les troupeaux n'ont pas exprimé une vitesse moyenne de déplacement supérieure en saison sèche. L'analyse des patrons de déplacement à l'échelle infra-annuelle a révélé une structure plus complexe. Les troupeaux situés dans la partie Nord du WRP (H2, H3, sauf H1) ont présenté les plus fortes valeurs de la vitesse de déplacement durant les phases stationnaires de fin de saison sèche. En revanche, les troupeaux situés dans la partie Sud (H5, H7) ou dans des habitats favorables (H1) ont présenté les plus fortes valeurs après le déplacement migratoire saisonnier, au sein des domaines vitaux du début de la saison des pluies. Ces derniers troupeaux sont donc

manifestement parvenus à traverser la période de soudure alimentaire en puisant dans leurs réserves plutôt qu'en recherche alimentaire. L'analyse des rythmes d'activité a mis en évidence le maintien d'une forte synchronisation rythmique avec les cycles circadiens tout au long de l'année. La diminution de synchronisation à laquelle nous nous attendions durant la saison sèche (en raison d'une augmentation des contraintes alimentaires) est apparue marginalement significative. A l'échelle journalière, en l'absence avérée de dérangement, les buffles suivis se sont montrés actifs en proportion équivalente le jour et la nuit, exprimant principalement un comportement crépusculaire (deux pics d'activité, de 05h00 à 09h00 et de 15h00 à 20h00). En revanche, le troupeau (H1) localement confronté à un facteur de risque (dérangement diurne d'origine anthropique) a basculé son rythme d'activité journalier en mode nocturne.

Enfin, sur la base d'analyses fécales, nous avons étudié durant un cycle annuel les variations du niveau de stress (cortisol) de deux troupeaux de la section Nord du PRW (H1 et H2) présentant des stratégies de déplacement contrastées (respectivement « résident » et « migrateur »). Nous avons analysé dans quelle mesure les variations du stress étaient imputables aux variations de la qualité du régime alimentaire et de la charge parasitaire gastro-intestinale. Nos résultats suggèrent que la qualité du régime alimentaire des deux troupeaux a avoisiné un seuil de carence alimentaire à la mi-saison sèche. En fin de saison sèche, un basculement partiel du régime alimentaire sur du matériel ligneux a été observé, ce en proportion plus élevée pour le troupeau migrateur. A cette période de l'année la décrue progressive du fleuve Niger permet manifestement au troupeau non migrateur d'accéder à un pâturage de meilleure qualité que le troupeau migrateur. Chez les deux troupeaux, le niveau d'infection parasitaire s'est avéré le plus élevé en fin de saison sèche et en début de saison des pluies. En revanche, contrairement à notre hypothèse, les deux troupeaux ont présenté les niveaux de stress les plus faibles en milieu de saison sèche, et les niveaux les plus élevés en milieu et en fin de saison des pluies. Les deux troupeaux ont présenté des variations de stress similaires, à l'exception de la mi-saison sèche (le troupeau migrateur présentant à ce moment les valeurs les plus faibles). Nos résultats suggèrent que les réponses comportementales exprimées par le buffle dans notre zone d'étude (basculement partiel sur du brout et/ou migration saisonnière) lui permettent de faire face efficacement aux défis posés par la saison sèche sans accroître leur niveau de stress tel que mesuré ici. En saison des pluies, il est probable que la cooccurrence de facteurs liés au cycle de reproduction (mise bas, accouplement, statut social ...) et les besoins énergétiques générés à cette occasion stimulent les patrons des stress observés.

## B. Limites de l'étude

### Echantillonnage

Comme évoqué en introduction du document, une contrainte majeure et récurrente inhérente aux études de sélection de l'habitat impliquant le suivi longitudinal des déplacements est la taille minimale de l'échantillon. En effet, dans ce type d'étude, l'unité expérimentale est l'animal, et non la relocalisation (Aebischer et al. 1993; Thomas & Taylor 2006b). Même les tests statistiques particulièrement adaptés aux petits échantillons (e.g. tests de permutations) requièrent à minima le suivi de 6 individus (il n'est pas possible de rejeter  $H_0$  avec  $p < 0.05$  dans un test bilatéral de préférence binaire sinon). Dans notre étude, la taille de l'échantillon est passée sous la barre de ce seuil critique au bout de quelques mois, en raison de la défaillance de certains récepteurs GPS. En conséquence, la sélection de l'habitat n'a donc pu être réellement testée de manière statistique qu'en fin de saison sèche et en début de saison des pluies.

Une seconde limite du protocole que nous avons déployé est liée à l'organisation sociale du buffle. Bien que cette espèce manifeste un comportement grégaire, la question se pose de savoir si le suivi d'un seul individu est bien représentatif des déplacements et de la distribution spatiale de l'ensemble du troupeau. De fait, il a été montré chez le buffle du Cap (dont les individus évoluent en troupes pouvant atteindre un millier d'individus) que la cohésion des troupes reproducteurs n'est pas constante mais que ces derniers s'aggrègent et se fractionnent au cours du temps, selon des mécanismes et pour des raisons qui demeurent globalement méconnus. Dans notre étude, nous ne pouvons exclure l'existence d'une variabilité inter-individuelle de l'utilisation de l'espace par les individus d'un même troupeau. Cette question fait l'objet de protocoles de tracking en cours sur le buffle du Cap (Parc Régional du Grand Limpopo - Zimbabwe, Afrique du Sud, Mozambique). Les premières analyses que nous avons menées sur 11 femelles adultes évoluant dans deux troupes distincts ont révélé des taux d'association moyens intra-troupeau de 25%. Pour autant, l'analyse du partage de l'espace entre individus d'un même troupeau a mis en évidence des taux moyens de recouvrement de l'ordre de 70%. En conséquence, en dépit d'un degré de cohésion assez faible au sein d'un même troupeau, il est probable que les femelles présentent des patrons de sélection de l'habitat similaires.

Dans cette étude, nous n'avons pas pu caractériser les déplacements et l'utilisation de l'espace par les mâles adultes, la plupart d'entre eux ayant brisé leurs colliers durant les

premiers mois d'enregistrement. En l'état, il nous est impossible de savoir si la forte ségrégation spatiale observée entre troupeaux reproducteurs adjacents prévaut également pour les mâles, ou si ces derniers évoluent au sein de plusieurs troupeaux lorsqu'ils forment des groupes de bacheliers. Notons que le test récent (juillet 2011, Parc Régional du Grand Limpopo) de colliers GPS de dernière génération sur 2 mâles adultes ne s'est pas avéré concluant, ceux-ci ayant cessé d'émettre après seulement un mois. Les outils télémétriques actuels ne semblent donc pas encore adaptés au suivi de cette catégorie sociale. Signalons enfin que les contraintes d'échantillonnage inhérentes à la technologie GPS (i.e. à son coût) la rendent peu propice à la détection d'évènements peu fréquents, tels que le comportement de dispersion manifestement exprimé par certaines catégories sociales (e.g. les femelles subadultes). Pour ces deux catégories sociales (mâles et femelles subadultes), le recours à d'autres techniques d'investigation s'avère nécessaire.

### **Sélection de l'habitat : les limites d'une approche dynamique**

La sélection de l'habitat résulte d'un processus dynamique, au cours duquel un animal en déplacement choisit les parcelles qu'il visite et le temps qu'il passe au sein de chacune d'elles. Partant de ce constat, nous avons introduit (chapitre 6) un cadre d'analyse des relations faune-habitat basé sur le concept de stationnarité. Nous pensons que ce concept ouvre la voie à une approche plus dynamique de la sélection de l'habitat et à l'identification d'échelles biologiquement pertinentes. Dans les lignes qui suivent, nous développons quelque peu les bases conceptuelles de notre approche, et ses limites actuelles.

Au sens large, un processus est dit stationnaire lorsque ses propriétés statistiques (moyenne, variance et auto-corrélation) sont invariables dans l'espace et/ou dans le temps (Fortin & Dale 2005; Haining 1993; Hamilton 1994). Dans le cadre d'analyse proposé, le domaine vital est défini comme la réalisation d'un processus stationnaire de déplacement à une échelle temporelle relativement longue (saisonnière ou annuelle). En effet, lorsqu'un animal concentre ses activités sur une surface réduite, les propriétés statistiques du déplacement se stabilisent : on obtient un signal de localisation (en latitude et en longitude) stationnaire. Un animal est susceptible de concentrer ses déplacements à plusieurs échelles spatiotemporelles. Ainsi, une stationnarité à grande échelle émerge le plus souvent sous la forme d'un domaine vital annuel. Dans les environnements caractérisés par une saisonnalité prononcée, cette stationnarité à l'échelle annuelle peut résulter de l'expression de facteurs critiques présentant une dynamique spatiotemporelle importante et récurrente, perceptible

et prévisible par l'animal. Dans ce type d'environnement, une échelle intermédiaire est susceptible d'apparaître sous la forme de domaines vitaux saisonniers (ou sous-saisonniers) spatialement ségrégués.

Dans notre approche, le comportement de déplacement assure donc un lien fonctionnel entre un patron spatial et les processus sous-jacents. Durant une phase stationnaire, ces processus sous-jacents sont supposés demeurer stables ou s'exprimer de manière uniforme. A l'inverse, une rupture de stationnarité (e.g. un déplacement migratoire) résulte d'une modification de l'expression de ces processus. Ce cadre d'analyse vise à aborder de manière dynamique les réponses des animaux confrontés à un environnement spatialement et temporellement hétérogène.

En pratique, bien que le concept de stationnarité soit admis dans de nombreux modèles théoriques et facile à réaliser dans des simulations numériques, son application à la segmentation de signaux réels est bien plus ardue. Dans le cas d'un déplacement s'opérant en deux dimensions (e.g. espèces terrestres de plaine), isoler des segments stationnaires d'un jeu de données de localisations requiert l'examen simultané de deux séries temporelles (déplacement en longitude et en altitude), ce qui pose des problèmes pratiques souvent délicats de segmentation en phases stationnaires et non-stationnaires.

Enfin, un problème auquel nous nous sommes heurtés résulte de limites (e.g. résolution spatiale et répétitivité temporelle) imposées par les instruments d'observation spatiale employés pour caractériser la dynamique spatiotemporelle des variables environnementales. Ces instruments permettent en outre la spatialisation d'une gamme relativement étroite de processus environnementaux parmi ceux régissant le déplacement animal. Ces contraintes limitent aujourd'hui les analyses aux grands domaines d'échelle et à un nombre restreint de variables explicatives, ce en dépit d'un échantillonnage de plus en plus intensif du déplacement.

### **Suivis fécaux**

En l'état, nous identifions deux limites principales aux protocoles déployés pour explorer les patrons saisonniers du stress chez le buffle.

La première tient au fait que les dosages hormonaux basés sur du matériel fécal requièrent en principe une validation préalable, permettant d'établir une relation directe avec les taux sériques. De fait, bien que cette relation ait été établie sur d'autres espèces de bovidés que le buffle africain et qu'il soit peu probable que les mécanismes physiologiques

différent entre bovidés, nous ne pouvons exclure chez le buffle l'inexistence d'une corrélation entre les taux de cortisol sérique et fécal. Ce type de test requiert la mise en œuvre d'un protocole expérimental en conditions contrôlées (i.e. animaux captifs). Plusieurs types de tests de sollicitation physiologique peuvent être appliqués pour accomplir cette validation. Le plus courant consiste à injecter dans l'animal une hormone adrénocorticotrope (ACTH), laquelle déclenche la libération de glucocorticoïdes par les glandes corticosurrénales. Le test consiste à établir si l'augmentation artificielle du taux de glucocorticoïdes sérique peut être mesurée de manière fiable dans les fèces (Touma & Palme 2005; Wasser et al. 2000). Notons qu'un test de validation de ce type semble avoir été expérimenté récemment avec succès sur deux buffles africains (un mâle et une femelle) en Afrique du Sud (Ganswindt et al. 2011). Cette contrainte pourrait donc être levée à court terme.

La seconde limite résulte indirectement du fait que le sex-ratio de notre échantillon n'est pas nécessairement constant entre les saisons. Ainsi, chez le buffle du Cap, certains mâles adultes vivent en dehors du troupeau la plupart de l'année, et ne le rejoignent qu'en période de reproduction. Selon plusieurs auteurs (Prins 1996; Turner et al. 2005), cette ségrégation sexuelle opérée par les mâles est liée au coût énergétique des activités de reproduction, et au moins pour cette raison, il est probable que les patrons saisonniers de stress soient sensiblement différents entre mâles et femelles. En conséquence, nous ne pouvons exclure que les effets saisonniers observés au PRW résultent en partie de l'occurrence d'une plus forte proportion de mâles dans les troupes en saison des pluies. Au PRW, bien que l'occurrence de petits groupes de bacheliers (2 à 5 individus) ait été notée à plusieurs reprises en saison sèche, le comportement élusif des troupes et la densité du couvert en saison des pluies ne nous ont pas permis de suivre de manière fiable l'évolution de la composition des troupes au cours de l'année. Pour pallier ce problème, nous avons procédé sur nos échantillons de fèces au dosage des hormones sexuelles (testostérone, progestérone et œstrogène). Les analyses sont en cours et devraient en principe permettre le sexage des échantillons.

## **C. Ecologie du déplacement du buffle au PRW**

### **Patrons et processus de déplacement**

Dans notre étude, l'un des traits comportementaux les plus remarquables est l'accomplissement d'un déplacement migratoire directionnel en début de saison des pluies,



par la plupart des troupeaux suivis. A cette échelle, les patrons de déplacement observés peuvent globalement se résumer à trois types de comportements : (i) « *migrateur* », en ce sens où le déplacement inter-saisonnier est orienté et donne lieu à l'installation d'un domaine vital sub-annuel spatialement ségrégué, localisé à grande distance du précédent (H4, H5, H6, H7), (ii) « *migrateur temporaire* », en ce sens où le déplacement inter-saisonnier est orienté et important, mais est immédiatement suivi d'un retour en direction opposée (H2, H3) et (iii) « *non migrateur* » (un déplacement intersaisonnier non orienté et de faible amplitude : H1).

Ces patrons contrastés peuvent néanmoins s'expliquer par la mise en oeuvre d'une stratégie unique, visant à optimiser les gains énergétiques nets, dans un contexte où deux ressources clefs (l'eau et les pérennes) présentent une forte dynamique spatiotemporelle. En début de saison des pluies, la stratégie d'optimisation des troupeaux migrateurs consiste à tirer parti d'un gradient phénologique (orienté Sud-Ouest / Nord-Est) temporaire, généré par l'installation de la mousson. A ce moment là, les herbacées pérennes (dont le développement végétatif est plus précoce que celui des annuelles) disposent de la meilleure valeur nutritive et sont donc activement recherchées par les buffles. Ces herbacées pérennes présentent toutefois un gradient décroissant de couverture du Sud au Nord du PRW, dont pourraient résulter les stratégies contrastées observées entre troupeaux migrateurs. Dans la section Sud du PRW, le degré de couverture des pérennes permet manifestement aux troupeaux « migrateurs » d'y installer des domaines vitaux ségrégués en début de saison des pluies. En revanche, un disponible insuffisant en pérennes semble expliquer les migrations temporaires que nous avons observées chez les troupeaux de la section Nord du PRW (H2, H3). Les zones de plateau prospectées par ces troupeaux offrent manifestement des conditions meilleures que les sites exploités tout au long de la saison sèche, mais très temporairement. Le caractère directionnel du déplacement migratoire temporaire suggère néanmoins une logique sous-jacente d'optimisation. On peut néanmoins se demander si la migration « temporaire » entreprise par les troupeaux du Nord ne résulte pas d'une forme d'inertie comportementale, vestige d'une époque où la pluviométrie était plus abondante, et les herbacées pérennes mieux représentées. De fait, les écosystèmes soudano-sahéliens ont subi des déficits pluviométriques récurrents ces dernières décennies (Morel 1995; Moron 1994). La descente des isohyètes de 100 à 150 km vers le Sud s'est traduite par une réduction durable du recouvrement des herbacées pérennes (Poilecot 1999). Enfin, le troupeau « non migrateur » (H1) exploite en fin de saison sèche les berges du fleuve Niger, localement couvertes d'herbacées pérennes subaquatiques comme le bourgou

(*Echinochloa stagnina*). Aux premières pluies, il se déporte sur une zone voisine inexploitée en saison sèche, en quête de pérennes. Pour ce troupeau, il est probable qu'une stratégie de migration à longue distance présente un avantage comparatif négligeable au regard des gains énergétiques dont il peut bénéficier localement.

Le déploiement de stratégies consistant à migrer sur de longues distances en réponse à des gradients phénologiques est un phénomène connu chez d'autres ongulés, tels que le gnou (*Connochaetes taurinus*) au Serengeti ou encore l'antilope saïga (*Saiga tatarica tatarica*) en Asie Centrale (Boone et al. 2006a; Holdo et al. 2009; Singh et al. 2010). Chez le buffle africain, un comportement migrateur semble en revanche exceptionnel et n'a (à notre connaissance) été mis en évidence qu'au Botswana (Parc National de Chobe), en bordure australe de son aire de distribution (Halley et al. 2002). Une des raisons probables tiendrait au fait que le buffle est plus apte à se satisfaire de fourrages de pauvre qualité (i.e. plus riche en fibres) que les espèces de plus petit gabarit, notamment parce que ses besoins métaboliques par unité de masse corporelle sont plus faibles, et car il est doté d'un système digestif de grande capacité au sein duquel les éléments nutritifs sont assimilés plus efficacement (Bell 1971; du Toit 2011; Jarman 1974). La masse corporelle importante du buffle lui permet en outre de stocker proportionnellement davantage de graisse que les espèces plus petites (Lindstedt & Boyce 1985). Au sein de la guilde des grands paiseurs tropicaux, il figure donc parmi les espèces les plus aptes à exprimer un comportement « résident », et c'est d'ailleurs ainsi qu'il se comporte dans la plupart des sites étudiés, en ce compris au Serengeti (Sinclair 1995). Cette analyse suggère que la migration entreprise par les buffles du PRW est avant tout motivée par des conditions alimentaires très mauvaises en saison sèche et à des capacités cognitives leur permettant de tirer le meilleur parti de la ségrégation spatio-temporelle des ressources.

### **Ressources alimentaires et état interne**

Nos hypothèses sur le statut nutritionnel des troupeaux semblent confortées par le suivi longitudinal de la qualité du régime alimentaire et nos analyses biorythmiques. Les analyses fécales suggèrent ainsi un niveau proche du seuil de maintenance à la mi-saison sèche, et mettent en évidence une tendance nette à un recours aux ressources ligneuses en fin de saison sèche (au moins pour les troupeaux de la section Nord). L'analyse des patrons d'activité suggère que les troupeaux évoluant dans les habitats les plus favorables du PRW (bordure du fleuve Niger et section Sud) parviennent à traverser les derniers mois de saison

sèche en puisant sur leurs réserves corporelles. Ces troupeaux seraient donc capables de tolérer un déficit énergétique sur des pas de temps relativement longs. En revanche, les migrateurs temporaires de la section Nord (H2, H3) seraient contraints d'allouer davantage d'énergie à des activités de recherche alimentaire avant le départ en migration, et donc de d'adopter une stratégie d'optimisation des gains énergétiques sur des pas de temps plus courts.

Dans les milieux soumis à des contrastes saisonniers importants, l'accès à des habitats de qualité en période de croissance végétative est crucial pour les ongulés sauvages. Le succès reproducteur dépend fortement de leur capacité à accumuler des réserves énergétiques durant cette période (Bishop et al. 2009; Cook et al. 2004; Parker et al. 2009). Pour les femelles, les besoins énergétiques sont très élevés en fin de gestation et durant la phase de lactation. Plus de 90% des besoins énergétiques nécessaires pour la gestation sont mobilisés durant le trimestre précédant la naissance, et les besoins des femelles gestantes sont environ 50% plus élevés que ceux des non gestantes (Parker et al. 2009). Il est par ailleurs estimé que les besoins énergétiques d'une femelle allaitante augmentent de 65 à 215% durant le premier mois post-partum (Oftedal 1985; Robbins 1993). Les besoins énergétiques des mâles adultes sont les plus élevés durant le rut, et cette période donne lieu à une perte importante de masse corporelle chez la plupart des ongulés, y compris le buffle africain (Mysterud et al. 2004; Prins & Lason. 1989).

La reproduction du buffle africain est saisonnière dans les milieux caractérisés par une saisonnalité marquée. La plupart des études mentionnent l'occurrence d'un pic de naissance durant la saison des pluies (Grimsdell 1973b; Mloszewski 1983; Prins 1996; Ryan et al. 2007; Sinclair 1977). Il est en outre estimé qu'entre 50 et 80% des femelles adultes d'un groupe mettent bas chaque année du fait d'un taux de mortalité juvénile élevé (de 30 à 70%) (Bertschinger 1996). Enfin, la durée de gestation du buffle étant d'environ 340 jours, la période de rut suit de peu celle des naissances (Estes 1991).

Notre zone d'étude est caractérisée par un régime de pluies monomodal, et la période durant laquelle la végétation est active est étalée sur une période assez courte, particulièrement dans le secteur Nord. Durant cette période, les buffles doivent reconstituer les réserves énergétiques mobilisées en saison sèche et en accumuler suffisamment pour subvenir aux besoins importants associés aux activités de reproduction. Par ailleurs, la qualité du pâturage n'est pas constante tout au long de la saison des pluies, mais varie en fonction du stade végétatif des espèces qui le composent. Bien que la biomasse des

herbacées augmente jusqu'en fin saison des pluies, leur valeur énergétique diminue rapidement après le stade de montaison, c'est-à-dire globalement à compter de la seconde moitié de la saison des pluies (Breman & De Ridder 1991; Mattson 1980; Poilecot 1999). Dans notre étude, les minima de vitesse et d'activité que nous avons observés semblent confirmer l'occurrence de conditions alimentaires peu favorables en fin de saison des pluies. En outre, les patrons de stress élevés observés à cette période suggèrent également que l'énergie ingérée ou mobilisable par les buffles en fin de saison des pluies ne compense pas les dépenses énergétiques associées aux activités de reproduction (mise-bas, puis conception) (Landys et al. 2006; McEwen & Wingfield 2003). Cette analyse apporte un éclairage intéressant sur les enjeux énergétiques auxquels les buffles sont également confrontés durant la transition entre la saison des pluies et la saison sèche. Elle souligne également l'importance que les premiers feux de brousse doivent revêtir pour les buffles (et les autres ongulés) en début de saison sèche. Ces feux dits « précoces » (octobre-novembre) stimulent en effet localement une repousse temporaire (environ 2 mois) des herbacées pérennes qui vient à point nommé, comme semblent en attester les patrons de vitesse et d'activité plus élevés de la plupart des troupeaux à cette période de l'année.

### **Compétition intra-spécifique**

Dans cette étude, le faible recouvrement spatial entre les domaines vitaux des troupeaux adjacents suggère que l'utilisation des ressources est fortement contrainte par un comportement d'évitement, voire un comportement territorial. Le territoire est un concept social pouvant se définir comme la portion de l'espace qui est défendue par l'animal (ou le groupe) y résidant contre les individus de la même espèce, et éventuellement d'autres espèces (Adams 2001; Maher & Lott 1995). Posséder un territoire permet d'en exploiter les ressources de manière plus efficace, mais implique en contrepartie un coût énergétique susceptible de diminuer la valeur sélective des individus (Both & Visser 2003; Gordon 1997). En outre, un comportement territorial peut contraindre la dynamique des populations concernées car un usage exclusif de l'espace génère des effets de densité-dépendance (Both & Visser 2003; Gordon 1997). Ce trait comportemental demeure à ce jour peu documenté chez le buffle africain, car il implique un suivi longitudinal des interactions spatiales à fine échelle, que seul le GPS permet d'aborder. En Afrique australe, un recouvrement spatial assez faible entre troupeaux a toutefois été suggéré par plusieurs auteurs (Halley et al. 2002; Prins 1996; Sinclair 1977). Les protocoles de suivi GPS en cours sur plusieurs sites

(Mozambique, Botswana, Zimbabwe) devraient apporter un éclairage intéressant sur la relation entre le degré de territorialité de cette espèce et les caractéristiques de son habitat.

Dans notre zone d'étude, la quasi-absence de contacts directs entre troupeaux adjacents laisse penser que les domaines vitaux ne sont pas défendus. Ces troupeaux semblent avoir trouvé le moyen d'utiliser un espace de manière exclusive à faible coût, sans interaction directe. Il est probable que les troupeaux se tiennent à distance au travers d'un marquage olfactif, ou encore par communication orale. Les buffles font usage de nombreuses vocalisations utiles au maintien de la cohésion du troupeau, et il est possible que cette forme de communication soit employée entre troupeaux distants. Les infrasons jouent un rôle dans la communication à grande distance chez plusieurs mammifères africains, parmi lesquelles l'éléphant (Langbauer et al. 1991), le rhinocéros (Von Muggenthaler et al. 1992), la girafe ou encore l'okapi (Von Muggenthaler E. & Baes C. 2001). Il est possible, mais pas encore testé à notre connaissance, que les buffles recourent également à ce mode de communication.

## **D. Implications pour la conservation et la gestion du buffle de savane Ouest-Africain**

La plupart des auteurs considèrent que la régulation des ongulés africains relève essentiellement de deux processus différents : un contrôle par les ressources alimentaires disponibles d'une part (régulation "bottom up") et un contrôle par la prédation (régulation "top down") d'autre part (Hunter & Price 1992). La part relative de chaque processus sur la dynamique des ongulés africains fait l'objet de nombreux débats, mais il semble, s'agissant du buffle africain, que les ressources jouent un rôle prédominant sur la régulation des populations (Hopcraft et al. 2010). Chez le buffle du Cap, il a été montré que la capacité de charge des écosystèmes est positivement corrélée à la pluviométrie moyenne annuelle ainsi qu'à la qualité du sol (Grange & Duncan 2006; Sinclair 1977; Winnie et al. 2008). De fait, à régime hydrique équivalent, la teneur en éléments nutritifs de la végétation et la production primaire sont nettement moins élevées sur sols pauvres que sur sols riches (Bremner & De Wit 1983; Le Houérou 2008). Dans les écosystèmes de savane d'Afrique de l'Ouest, la faible capacité de charge en ongulés sauvages résulte pour une part importante de conditions édaphiques globalement mauvaises, en comparaison – par exemple - des zones volcaniques d'Afrique de l'Est (Bell 1982; East 1984; Fritz 1997; Hibert 2007). Au PRW, les faibles densités en ongulés observées résultent donc essentiellement de facteurs sur lesquels les

gestionnaires n'ont que peu de prise. Dans ce type d'écosystème, les seuls leviers opérationnels à disposition des gestionnaires pour élever quelque peu la charge en faune consistent en (i) l'amélioration des pâturages par brûlis, (ii) l'aménagement de points d'eau, et (iii) la mise en œuvre d'une politique de protection (lutte anti-braconnage) appropriée. Dans les lignes qui suivent, nous discutons brièvement les avantages et inconvénients de ces mesures au regard des nouveaux éléments apportés par cette étude.

En zone de savane, les pâturages font généralement l'objet d'une gestion par le feu en début de saison sèche. Dans les aires protégées, l'objectif principal de cette pratique est de créer des conditions propices à la vision de la faune par les touristes, et d'induire une repousse temporaire des ligneux et des herbacées à destination des herbivores. Comme en attestent nos analyses, mais également nos observations personnelles sur le terrain, les repousses herbacées sont activement recherchées par les troupeaux de buffles en début de saison sèche, et tondues au raz du sol. Bien que la pratique des brûlis paraisse d'un intérêt indéniable, nous nous interrogeons sur la nécessité d'appliquer ces brûlis dans des proportions aussi élevées que celles observées au PRW, diminuant de ce fait considérablement le volume de fourrage herbacé sec sur pied à disposition des buffles et des autres pousseurs. De fait, à la mi-saison sèche, soit après le flétrissement du recru de début de saison et avant le débourrement précoce des ligneux en fin de saison, les buffles n'ont pas d'autre choix que de s'alimenter sur de la paille. Il est donc crucial, durant cette période critique du point de vue nutritionnel comme le suggèrent nos analyses, que les animaux puissent accéder à un fourrage en quantité suffisante. Notons que cette remarque prévaut également en début et en fin de saison sèche, périodes durant lesquelles une bonne assimilation d'aliments très riches (respectivement les repousses herbacées et ligneuses) requiert un lestage suffisant par des pailles (Poilecot 1999). Des analyses du comportement alimentaire à fine échelle qu'il reste à réaliser à partir de nos données devraient apporter un éclairage intéressant sur cette question (voir la partie « Perspectives »).

Une seconde option fréquemment retenue pour améliorer la charge en faune en zone de savane consiste en l'installation de points d'eau artificiels. Il peut s'agir par exemple de petites retenues d'eau installées en travers de cours d'eau au régime non permanent, ou encore de forages permettant d'alimenter des mares naturelles temporaires, voire des bassins artificiels. A l'heure actuelle, des aménagements de ce type ont été réalisés au PRW en nombre très limité (e.g. quelques forages), et la question se pose de savoir si l'installation de nouveaux points d'eau est pertinente ou non. De notre point de vue, l'installation de

retenues d'eau en travers de certains segments des cinq cours d'eau principaux (et non-permanents) du PRW est absolument pertinente. Rendre permanents certains segments permettrait une meilleure distribution de l'effort de pâturage par le buffle et les autres herbivores en saison sèche (rivières Tapoa et Mekrou) et la recolonisation de la section Sud-Est du Parc (i.e. rivières Kompa-Gourou, Pako et Alibori). Il nous paraît en revanche hasardeux d'installer des points d'eau artificiels dans les zones de plateaux auxquelles les buffles accèdent uniquement en saison des pluies. Au mieux, ces aménagements auraient pour effet de stabiliser une partie de la population dans des secteurs éloignés des circuits touristiques actuels. Dans le scénario du pire, on peut envisager que la redistribution spatiale des troupeaux, combinée à une forte tendance à la ségrégation spatiale (confer notre étude), contribue à briser la dynamique de migration actuelle et accentuent au final les effets de densité-dépendance. En outre, l'installation de nouveaux points d'eau peut s'avérer néfaste pour certaines espèces (e.g. l'hippotrague rouan, *Hippotragus equinus*) dont la capacité de locomotion est supérieure à celles du buffle, leur permettant ainsi d'exploiter des ressources localisées à plus grande distance des points d'eau permanents. Ainsi, au Parc National du Kruger (Afrique du Sud), il s'avère que la compétition intra-spécifique entre ongulés induite par l'installation de nombreux points d'eau s'est traduite par une chute de 90% des effectifs de l'hippotrague rouan (Harrington et al. 1999). Notons enfin que dans le contexte du Parc W, l'approvisionnement de mares temporaires au moyen de forages ne constitue pas une solution durable, en raison des coûts récurrents (carburant, entretien des moteurs,...) que cette option implique.

Le troisième levier de gestion consiste à agir sur les processus de régulation « top-down », c'est-à-dire la pression de prédation. Nous ne parlons pas ici de la prédation naturelle par le lion, dont l'effectif estimé au PRW est faible (60 à 90 têtes ; Ilaria di Silvestre, comm. pers.), mais de la pression de braconnage. Les déplacements inter-saisonniers transfrontaliers des troupeaux nécessitent la mise en œuvre de mesures de protection coordonnées entre les trois pays. Il importe en particulier que l'effort de protection (i.e. patrouilles) soit distribué sur la base des patrons de concentration saisonniers des animaux.

## **E. Perspectives**

En l'état, notre analyse des patrons de déplacement et d'activité du buffle ouest-africain ne rend que partiellement compte des processus écologiques qui relient cette espèce à son environnement. Nous expliquons dans cette section comment nous comptons

aborder à l'avenir les patrons et stratégies de déplacement et d'activité du buffle africain à plus fine échelle, sur la base de données acquises durant la phase terrain de notre étude.

### **Identification de patrons de déplacement récurrents**

La dynamique spatiotemporelle du déplacement inter-saisonnier des troupeaux de buffles au Parc du W suggère que ces animaux disposent de capacités cognitives (i.e. capacité d'orientation, mémoire spatiale) leur permettant d'optimiser leurs gains alimentaires. Il est probable que des mécanismes d'optimisation similaires interviennent également à plus petite échelle (infra-saisonnaire). Il a par exemple été suggéré que certains ongulés paissiers sont capables d'ajuster la fréquence d'exploitation de certains pâturages dans le but de maintenir ces derniers à un niveau de production végétative optimal du point de vue nutritionnel (« cyclic grazing ») (McNaughton 1985). Plusieurs auteurs suggèrent en outre que ces patrons de déplacement dits « récurrents » contribuent à accélérer le cycle des nutriments et donc à améliorer localement la qualité de certains pâturages (Drent & Van der Wal 1999; McNaughton et al. 1997). Dans ce cas de figure (encore inexploré dans notre jeu de données), d'éventuels patrons récurrents devraient idéalement s'adapter temporellement aux taux locaux de renouvellement des ressources, en particulier celui des herbacées en saison des pluies. L'occurrence de patrons récurrents pose en outre, du point de vue de l'animal, des questions de mémorisation à la fois spatiale (l'emplacement des lieux devant être revisités) et temporelle (échéance à laquelle les revisites doivent avoir lieu). Les outils permettant la mise en évidence de patrons de déplacements récurrents sont encore balbutiants (Bar-David et al. 2009). Ils ouvrent toutefois des perspectives prometteuses de compréhension des stratégies de sélection des sites alimentaires au sein du domaine vital, sur une base fonctionnelle (i.e. dérivée du patron de déplacement). Notons enfin que ce type d'approche s'avère également adapté à l'analyse du risque de transmission indirecte d'agents pathogènes.

### **Du comportement de déplacement au budget d'activité**

Comme nous l'avons vu en introduction, les patrons de déplacement observés à une échelle donnée résultent de l'agrégation de stratégies comportementales aux échelles inférieures. À l'échelle de sélection la plus petite (celle des ressources alimentaires, *sensu* Johnson, 1980) le déplacement d'un individu peut être décomposé en modes comportementaux dits « canoniques », dédiés à une activité spécifique (e.g. alimentation, repos, transit, etc.). Comprendre comment l'animal module la contribution de ces différents modes comportementaux au regard de la dynamique spatiotemporelle de ses ressources est



un défi que peu d'études sont parvenus à surmonter à ce jour par voie indirecte (i.e. tracking). De fait, aborder le comportement animal à ce niveau de résolution nécessite d'une part d'échantillonner le déplacement à des intervalles de temps très courts sur de longues périodes, et d'autre part d'établir une relation univoque entre les principaux modes comportementaux de l'animal et les paramètres du déplacement (e.g. vitesse, sinuosité, heure de la journée, temps de résidence, etc.).

Dans cette optique, nous avons échantillonné le déplacement des buffles du PRW de manière intensive (i.e. une localisation GPS toutes les 10 minutes durant 72 heures) et discontinu (à intervalles de 14 jours). Une partie des trajets acquis (n= 28/150) ont été parcourus par une équipe chargée de relever a posteriori le mode comportemental de l'individu en chaque point, sur base des traces et indices qu'il a y laissés. Cinq modes comportementaux ont été considérés : (i) alimentation, (ii) transit inter-patch, (iii) immobile (potentiellement : repos, rumination ou vigilance), (iv) abreuvement et (v) indéterminable. En outre, le type de végétation (herbacée et ligneuse), sa densité (biovolume), son stade phénologique, ainsi que la nature et l'intensité du prélèvement alimentaire ont également été relevés. Au total, un peu plus de 10.000 relevés ont été effectués, et un mode comportemental a pu être attribué sur le terrain pour 50% d'entre eux.

Au moyen de ces relevés, nous comptons modéliser par régression multinomiale la relation entre les principaux modes comportementaux de l'animal (e.g. alimentation, transit, stationnement) et une série de paramètres dérivés à la fois du déplacement et des capteurs d'activité embarqués. Nous souhaitons ensuite prédire un budget d'activité pour l'ensemble (n=150) des trajets acquis. Sur cette base, nous pourrions évaluer avec plus de précision comment le buffle module son budget d'activité journalier au fil des saisons, et dans quelle mesure les stratégies d'exploitation des ressources à fine échelle contribuent à façonner les patrons de déplacement que nous avons mis en évidence à large échelle.



## Chapitre 9. **Bibliographie**

- Adams ES (2001) Approaches to the study of territory size and shape. *Annual Review of Ecology and Systematics*:277-303
- Adrados C, Verheyden-Tixier H, Curgnelutti B, Pépin D, Janeau G (2003) GPS approach to study fine-scale site use by wild red deer during active and inactive behaviors. *Wildlife Society Bulletin* 31:544-552
- Aebischer NJ, Robertson PA, Kenward RE (1993) Compositional analysis of habitat use from animal radio-tracking data. *Ecology* 74:1313-1325
- Akçakaya H (2000) Viability analyses with habitat-based metapopulation models. *Population Ecology* 42:45-53
- Alipayo D, Valdez R, Holechek JL, Cardenas M (1992) Evaluation of microhistological analysis for determining ruminant diet botanical composition. *Journal of Range Management*:148-152
- Allen T, Starr T (1982) *Hierarchy: perspectives for ecological diversity*. In: University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA
- Anderson D, Forester J, Turner M, Frair J, Merrill E, Fortin D, Mao J, Boyce M (2005) Factors influencing female home range sizes in elk (*Cervus elaphus*) in North American landscapes. *Landscape Ecology* 20:257-271
- Ankerst M, Breunig M, Kriegel H, Sander J (1999) Optics: ordering points to identify the clustering structure. In: *ACM Sigmod international conference on Management of data*. ACM Press, pp 49-60
- Apio A, Paltha M, Wronskia T (2006 ) Patterns of gastrointestinal parasitic infections in the bushbuck *Tragelaphus scriptus* from the Queen Elizabeth National Park, Uganda. *Journal of Helminthology* 80:213-218
- Apio A, Plath M, Wronski T (2006) Foraging height levels and the risk of gastro-intestinal tract parasitic infections of wild ungulates in an African savannah eco-system. *Helminthologia* 43:134-138

- Archibald S, Bond W (2004) Grazer movements: spatial and temporal responses to burning in a tall-grass African savanna. *International Journal of Wildland Fire* 13:377-385
- Arnold W, Ruf T, Reimoser S, Tataruch F, Onderscheka K, Schober F (2004) Nocturnal hypometabolism as an overwintering strategy of red deer (*Cervus elaphus*). *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* 286:R174
- Aschoff J (1969) Desynchronization and resynchronization of human circadian rhythms. *Aerospace medicine* 40:844
- Austin D, Bowen W, McMillan J, Boness D (2006) Stomach temperature telemetry reveals temporal patterns of foraging success in a free ranging marine mammal. *Journal of Animal Ecology* 75:408-420
- Bailey DW, Gross JE, Laca EA, Rittenhouse LR, Coughenour MB, Swift DM, Sims PL (1996) Mechanisms that result in large herbivore grazing distribution patterns. *Journal of Range Management* 49:386-400
- Bar-David S, Bar-David I, Cross PC, Ryan SJ, Knechtel CU, Getz WM (2009) Methods for assessing movement path recursion with application of African buffalo in South Africa. *Ecology Letters* 90:2467-2479
- Barraquand F, Benhamou S (2008) Animal movements in heterogeneous landscapes: identifying profitable places and homogeneous movement bouts. *Ecology* 89:3336-3348
- Beldomenico P, Begon M (2010) Disease spread, susceptibility and infection intensity: vicious circles? *Trends in Ecology & Evolution* 25:21-27
- Belem AMG, Bakoné EU (2009) Parasites gastro-intestinaux d'antilopes et de buffles (*Syncerus caffer brachyceros*) du ranch de gibier de Nazinga au Burkina Faso. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.* 13:493-498
- Belem AMG, Ouédraogo OP, Bessin R (2001) Gastrointestinal nematodes and cestodes of cattle in Burkina Faso. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.* 5:17-21
- Bell RHV (1971) A grazing ecosystem in the Serengeti. *Scientific American* 225:86-93

- Bell RHV (1982) The effect of soil nutrient availability on community structure in African ecosystems. In: HUNTLEY BJ, WALKER BH (eds) *Ecology of tropical savannas*. Springer-Verlag, Berlin, pp 193-216
- Benhamou S (1989) An olfactory orientation model for mammals' movements in their home ranges. *Journal of Theoretical Biology* 139:379-388
- Benhamou S (1990) An analysis of movements of the wood mouse *Apodemus sylvaticus* in its home range. *Behavioural Processes* 22:235-250
- Benhamou S (1992) Efficiency of area-concentrated searching behaviour in a continuous patchy environment. *Journal of Theoretical Biology* 159:67-81
- Benhamou S (1996) Space use and foraging movements in the American red squirrel (*Tamiasciurus hudsonicus*). *Behavioural Processes* 37:89-102
- Benhamou S (1998) Le domaine vital des mammifères terrestres. *Revue d'Ecologie* 53:309-335
- Benhamou S (2004) How to reliably estimate the tortuosity of an animal's path: straightness, sinuosity, or fractal dimension? *Journal of Theoretical Biology* 229:209-220
- Benhamou S (2006) Detecting an orientation component in animal paths when the preferred direction is individual-dependent. *Ecology* 87:518-528
- Benhamou S (2011) Dynamic approach to space and habitat use based on biased random bridges. *PLoS ONE* 6(1): e14592. doi:10.1371/journal.pone.0014592
- Benhamou S, Cornélis D (2010) Incorporating movement behavior and barriers to improve biological relevance of Kernel home range space use estimates. *Journal of Wildlife Management* 74:1353–1360
- Berger A, Scheibe K, Michaelis S, Streich W (2003) Evaluation of living conditions of free-ranging animals by automated chronobiological analysis of behavior. *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers* 35:458
- Bertschinger H (1996) Reproduction in the African buffalo: a review. In: Penzhorn B (ed) *Symposium on the African buffalo as a game ranch animal*. South African Veterinary Association, Ondestepoort (South Africa), pp 62-74

- Bijlsma R, Loeschcke V (2005) Environmental stress, adaptation and evolution: an overview. *J Evol Biol* 18:744-749
- Bishop CJ, White GC, Freddy DJ, Watkins BE, Stephenson TR (2009) Effect of enhanced nutrition on mule deer population rate of change. *Wildlife Monographs* 172:1-28
- Bolker B (2008) *Ecological models and data in R*. Princeton Univ Pr
- Bolliger J, Lischke H, Green D (2005) Simulating the spatial and temporal dynamics of landscapes using generic and complex models. *Ecological Complexity* 2:107-116
- Boone RB, Thirgood SJ, Hopcraft JGC (2006a) Serengeti wildebeest migratory patterns modeled from rainfall and new vegetation growth. *Ecology* 87:1987-1994
- Boone RB, Thirgood SJ, Hopcraft JGC (2006b) Serengeti wildebeest migratory patterns modeled from rainfall and new vegetation growth. *Ecology* 87:1987-1994
- Bordes F, Morand S (2009) Parasite diversity: an overlooked metric of parasite pressures? *Oikos* 118:801-806
- Börger L, Dalziel B, Fryxell J (2008) Are there general mechanisms of animal home range behaviour? A review and prospects for future research. *Ecology Letters* 11:637-650
- Both C, Visser ME (2003) Density dependence, territoriality, and divisibility of resources: from optimality models to population processes. *American Naturalist*:326-336
- Bouché P, Lungren C, Hien B, Omondi P (2003) Aerial Total Count of the "W"-Arli-Pendjari-Oti-Mandouri-Keran (WAPOK) Ecosystem in West Africa. In. Mike - Paucof project, p 109 pp.
- Bovet P, Benhamou S (1988) Spatial analysis of animals' movements using a correlated random walk model\*. *Journal of Theoretical Biology* 131:419-433
- Boy A (1958) Les buffles du pays Gourma. *Rev. Bois et Forêts des Tropiques* 58:3-15
- Boyce M (2006) Scale for resource selection functions. *Diversity and Distributions* 12:269-276
- Boyce MS, Mao JS, Merrill EH, Fortin D, Turner MG, Fryxell J, Turchin P (2003) Scale and heterogeneity in habitat selection by elk in Yellowstone National Park. *EcoScience* 10:421-443

- Boyce MS, McDonald LL (1999) Relating populations to habitats using resource selection functions. *Trends in Ecology & Evolution* 14:268-272
- Brashares JS, Arcese P, Sam MK (2001) Human demography and reserve size predict wildlife extinction in West Africa. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 268:2473
- Breman H, De Ridder N (1991) Manuel sur les pâturages des pays sahéliens. Karthala et ACCT Paris, CTA, Wageningen
- Breman H, De Wit C (1983) Rangeland productivity and exploitation in the Sahel. *Science* 221:1341
- Bridger C, Booth R (2003) The effects of biotelemetry transmitter presence and attachment procedures on fish physiology and behavior. *Reviews in Fisheries Science* 11:13-34
- Buchanan KL (2000) Stress and the evolution of condition-dependent signals. *Trends in Ecology & Evolution* 15:156-160
- Burgman M, Fox J (2003) Bias in species range estimates from minimum convex polygons: implications for conservation and options for improved planning. *Animal Conservation* 6:19-28
- Burkhardt G, Schmadel L, Marx S (1994) Kleines astronomisches Jahrbuch. In. Leipzig-Berlin-Heidelberg
- Burroughs R, Morkel P, Kock MD, Meltzer D, Hofmeyer M (2006) Chemical immobilization - individual species requirements. In: Kock MD, Meltzer, D., Burroughs, R. (ed) *Chemical and physical restraint of wild animals - a training field manual for African species*. IWVS, Greyton, South Africa, pp 116-211
- Burt W (1943) Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of mammalogy* 24:346-352
- Busch D, Hayward L (2009) Stress in a conservation context: a discussion of glucocorticoid actions and how levels change with conservation-relevant variables. *Biological Conservation* 142:2844-2853
- Buskirk S, Millspaugh J (2006) Metrics for studies of resource selection. *Journal Information*

- Butler P, Green J, Boyd I, Speakman J (2004) Measuring metabolic rate in the field: the pros and cons of the doubly labelled water and heart rate methods. *Functional ecology* 18:168-183
- Cagnacci F, Boitani L, Powell RA, Boyce MS (2010) Animal ecology meets GPS-based radiotelemetry: a perfect storm of opportunities and challenges. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365:2157-2162
- Calenge C (2006) The package “adehabitat” for the R software: A tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling* 197:516-519
- Calenge C, Basille M (2008) A general framework for the statistical exploration of the ecological niche. *Journal of Theoretical Biology* 252:674-685
- Carss D (1995) Foraging behaviour and feeding ecology of the otter *Lutra lutra*: a selective review. *Hystrix-the Italian Journal of Mammalogy* 7
- Caughley G, Gunn A (1996) *Conservation biology in theory and practice*. Blackwell Science Inc, Cambridge
- Chapman CA, Saj TL, Snaith TV (2007) Temporal dynamics of nutrition, parasitism, and stress in colobus monkeys: Implications for population regulation and conservation. *American Journal of Physical Anthropology* 134:240-250
- Charbonnel N, Chaval Y, Berthier K, Deter J, Morand S, Palme R, Cosson J-F (2007) Stress and demographic decline: a potential effect mediated by impairment of reproduction and immune function in cyclic vole populations. *Physiological and Biochemical Zoology* 81:63-73
- Cochran WW, Lord Jr RD (1963) A radio-tracking system for wild animals. *The Journal of Wildlife Management*:9-24
- Cook JG, Johnson BK, Cook RC, Riggs RA, Delcurto T, Bryant LD, Irwin LL (2004) Effects of summer autumn nutrition and parturition date on reproduction and survival of elk. *Wildlife Monographs* 155:1-61
- Cooke S, Hinch S, Wikelski M, Andrews R, Kuchel L, Wolcott T, Butler P (2004) Biotelemetry: a mechanistic approach to ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 19:334-343



- Cornélis D, Benhamou S, Janeau G, Morellet N, Ouedraogo M, de Vissher M-N (2011) Spatiotemporal dynamics of forage and water resources shape space use of West African savanna buffaloes. *Journal of Mammalogy* 92:1287-1297
- Cornélis D, Grosbois V, Belem A, Milocco C, Lapeyre S, Bastianelli D, Chastel O, de Visscher MN, Morand S (submitted) Seasonal stress patterns in African buffalo (*Syncerus caffer*): effects of diet quality and parasite infection on faecal cortisol levels. *Biological Journal of the Linnean Society*
- Coulombe ML, Massé A, Côté SD (2006) Quantification and accuracy of activity data measured with VHF and GPS telemetry. *Wildlife Society Bulletin* 34:81-92
- Craigie ID, Baillie JEM, Balmford A, Carbone C, Collen B, Green RE, Hutton JM (2010) Large mammal population declines in Africa's protected areas. *Biological Conservation* 143:2221-2228
- Creel S, Winnie JA, Christianson D (2009) Glucocorticoid stress hormones and the effect of predation risk on elk reproduction. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106:12388-12393
- Creel S, Winnie Jr J, Maxwell B, Hamlin K, Creel M (2005) Elk alter habitat selection as an antipredator response to wolves. *Ecology* 86:3387-3397
- Cumming GS (2000) Using between-model comparisons to fine-tune linear models of species ranges. *Journal of Biogeography* 27:441-455
- Cumming GS (2009) Current themes and recent advances in modelling species occurrences. *f1000 Biology Reports* 1:94 (see <http://f1000biology.com/reports/>)
- Cumming GS, Cornélis D (submitted) Quantitative comparison and selection of home range metrics for telemetry data. *Diversity and Distributions*
- Cyr N, Romero M (2007) Chronic stress in free-living European starlings reduces corticosterone concentrations and reproductive success. *General and Comparative Endocrinology* 151:82-89
- Dalmau A, Ferret A, Chacon G, Manteca X (2007) Seasonal Changes in Faecal Cortisol Metabolites in Pyrenean Chamois. *J. Wildl. Manage.* 71:190-194

- Davis R, Fuiman L, Williams T, Collier S, Hagey W, Kanatous S, Kohin S, Horning M (1999) Hunting behavior of a marine mammal beneath the Antarctic fast ice. *Science* 283:993
- de Solla S, Bonduriansky R, Brooks R (1999) Eliminating autocorrelation reduces biological relevance of home range estimates. *Journal of Animal Ecology* 68:221-234
- De Wispelaere G (2004) Etude et cartographie de la végétation du Parc du «W » et de ses zones périphériques. In. CIRAD, ECOPAS, Montpellier
- Deagle B, Tollit D, Jarman S, Hindell M, Trites A, Gales N (2005) Molecular scatology as a tool to study diet: analysis of prey DNA in scats from captive Steller sea lions. *Molecular Ecology* 14:1831-1842
- Dettki H, Ericsson G (2008) Screening Radiolocation Datasets for Movement Strategies With Time Series Segmentation. *Journal of Wildlife Management* 72:535-542
- Diggle P (1983) Statistical analysis of spatial point patterns. New York
- Dixon R, Coates D (2009) Review: Near infrared spectroscopy of faeces to evaluate the nutrition and physiology of herbivores. *Journal of Near Infrared Spectroscopy* 17:1
- Doerr E, Doerr V (2005) Dispersal range analysis: quantifying individual variation in dispersal behaviour. *Oecologia* 142:1-10
- Don B, Rennolls K (1983) A home range model incorporating biological attraction points. *Journal of Animal Ecology* 52:69-81
- Dong J, Olano JP, McBride JW, Walker DH (2008) Emerging pathogens: challenges and successes of molecular diagnostics. *Journal of Molecular Diagnostics* 10:185
- Drent R, Van der Wal R (1999) Cyclic grazing in vertebrates and the manipulation of the food resources. In: Olff H, Brown VK, Drent RH (eds) *Herbivores: Between Plants and Predators*. 38th symposium of the British Ecological Society. Blackwell Science, Oxford, London, UK., pp 271-299
- du Toit JT (2011) Coexisting with Cattle. *Science* 333:1710-1711

- Dungan J, Perry J, Dale M, Legendre P, Citron-Pousty S, Fortin M, Jakomulska A, Miriti M, Rosenberg M (2002) A balanced view of scale in spatial statistical analysis. *Ecography* 25:626-640
- East R (1984) Rainfall, soil nutrient status and biomass of large African savanna mammals. *African Journal of Ecology* 22:245-270
- East R (1998) African Antelope Database. Switzerland and Cambridge, UK: IUCN, Gland
- Eggert L, Eggert J, Woodruff D (2003) Estimating population sizes for elusive animals: the forest elephants of Kakum National Park, Ghana. *Molecular Ecology* 12:1389-1402
- Erickson W, McDonald T, Gerow K, Howlin S, Kern J (2001) Statistical issues in resource selection studies with radio-marked animals. *Radio tracking and animal populations*. Academic Press, San Diego, California, USA:209–242
- Ester M, Kriegel H, Sander J, Xu X (1996) A density-based algorithm for discovering clusters in large spatial databases with noise. In: E. S, Han J, Fayyad U (eds) *Second International Conference on Knowledge Discovery and Data Mining (KDD-96)*. AAAI Press, pp 226-231
- Estes RD (1991) *The Behavior Guide to African Mammals* University of California Press, Berkeley.
- Ezenwa V (2004) Interactions among host diet, nutritional status and gastrointestinal parasite infection in wild bovids. *International Journal for Parasitology* 34:535-542
- Fagan W, Lutscher F, Schneider K (2007) Population and Community Consequences of Spatial Subsidies Derived from Central Place Foraging. *Am Nat* 170:902-915
- Farrell LE, Roman J, Sunquist ME (2000) Dietary separation of sympatric carnivores identified by molecular analysis of scats. *Molecular Ecology* 9:1583-1590
- Fieberg J (2007) Kernel density estimators of home range: smoothing and the autocorrelation red herring. *Ecology* 88:1059-1066
- Fielding AH, Bell JF (1997) A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation* 24:38-49

- Foley CAH, S. P, Wasser SK (2001) Noninvasive Stress and Reproductive Measures of Social and Ecological Pressures in Free-Ranging African Elephants. *Conservation Biology* 15:11-34
- Fortin D, Fryxell JM, O’Brodovich L, Frandsen D (2003) Foraging ecology of bison at the landscape and plant community levels: the applicability of energy maximization principles. *Oecologia* 134:219-227
- Fortin MJ, Dale MR (2005) *Spatial analysis: A guide for ecologists*. Cambridge University Press, Cambridge
- Franke A, Caelli T, Hudson RJ (2004) Analysis of movements and behavior of caribou (*Rangifer tarandus*) using hidden Markov models. *Ecological Modelling* 173:259-270
- Fritz H (1997) Low ungulate biomass in west African savannas: primary production or missing megaherbivores or large predator species? *Ecography* 20:417-421
- Fryxell JM, Wilmshurst JF, Sinclair ARE (2004) Predictive models of movement by serengeti grazers. *Ecology* 85:2429-2435
- Funston P, Skinner J, Dott H (1994) Seasonal variation in movement patterns, home range and habitat selection of buffaloes in a semi arid habitat. *African Journal of Ecology* 32:100-114
- Gaillard JM, Hebblewhite M, Loison A, Fuller M, Powell R, Basille M, Van Moorter B (2010) Habitat-performance relationships: finding the right metric at a given spatial scale. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 365:2255-2265
- Ganswindt A, Tordiffe ASW, Stam E, Howitt M, Jori F (2011) Non-invasive assessment of adrenocortical endocrine function in African buffalo (*Syncerus caffer*) by measurement of glucocorticoid metabolites in faeces. In: 8th Conference on Behaviour, Physiology and Genetics of Wildlife, Berlin
- Gautestad A, Mysterud I (2005) Intrinsic scaling complexity in animal dispersion and abundance. *Am Nat* 165:44-55
- Gautestad A, Mysterud I (2006) Complex animal distribution and abundance from memory-dependent kinetics. *Ecological Complexity* 3:44-55

- Germain E, Benhamou S, Poulle ML (2008) Spatio-temporal sharing between the European wildcat, the domestic cat and their hybrids. *Journal of Zoology* 276:195-203
- Getz W, Wilmers C (2004) A local nearest-neighbor convex-hull construction of home ranges and utilization distributions. *Ecography* 27:489-505
- Getz WM, Fortmann-Roe S, Cross PC, Lyons AJ, Ryan SJ, Wilmers CC, Coulson T (2007) LoCoH: Nonparameteric Kernel Methods for Constructing Home Ranges and Utilization Distributions. *PLoS ONE* 2:e207
- Gillet H (1969) La végétation du parc national de Zakouma (Tchad) et ses rapports avec les grands mammifères. *La Terre et la Vie* 4:373-485
- Godvik IM, Loe LE, Vik JO, Veiberg V, Langvatn R, Mysterud A (2009) Temporal scales, trade-offs, and functional responses in red deer habitat selection. *Ecology Letters* 90:699-710
- Goering HK, Van Soest PJ (1970) Forage fibre analysis. United States Department Agricultural Handbook
- Gordon DM (1997) The population consequences of territorial behaviour. *Trends in Ecology & Evolution* 12:63-66
- Grange S, Duncan P (2006) Bottom up and top down processes in African ungulate communities: resources and predation acting on the relative abundance of zebra and grazing bovids. *Ecography* 29:899-907
- Grant CC, Meissner HH, Schultheiss WA (1995) The nutritive value of veld as indicated by faecal phosphorus and nitrogen and its relation to the condition and movement of prominent ruminants during the 1992-1993 drought in the Kruger National Park. *Koedoe* 38:17-31
- Grant CC, Peel MJS, Zambatis N, van Ryssen JBJ (2000) Nitrogen and phosphorus concentration in faeces: an indicator of range quality as a practical adjunct to existing range evaluation methods. *African Journal of Range & Forage Science* 12:81-92
- Grégoire J, Simonetti D (2008) Dynamique des Brûlis dans les Aires Protégées du Réseau SUN [Bénin, Burkina Faso, Niger et Sénégal] - Saison Sèche 2007-2008: Octobre 2007 - Mars 2008. In: JRC Scientific and Technical Reports (EUR collection)

- Grenfell BT (1992) Parasitism and the dynamics of ungulate grazing systems. *The American Naturalist* 139:907-929
- Grimm V, Frank K, Jeltsch F, Brandl R, Uchmaski J, Wissel C (1996) Pattern-oriented modelling in population ecology. *Science of the Total Environment* 183:151-166
- Grimsdell J (1969) Ecology of the buffalo, *Syncerus caffer*, in Western Uganda. In, vol. PhD Cambridge University
- Grimsdell JJR (1973a) Age determination of the African buffalo, *Syncerus caffer* Sparrman *East African Wildlife Journal* 11:31-53
- Grimsdell JJR (1973b) Reproduction in the African buffalo, *Syncerus caffer*, in western Uganda. *Journal of Reproduction and Fertility Supplement* 19:303-318
- Guillemette M, Woakes AJ, Flagstad A, Butler PJ (2002) Effects of data-loggers implanted for a full year in female common eiders. *The condor* 104:448-452
- Gurarie E, Andrews R, Laidre K (2009) A novel method for identifying behavioural changes in animal movement data. *Ecology Letters* 12:395-408
- Haining R (1993) Spatial data analysis in the social and environmental sciences. Cambridge Univ Pr
- Halley DJ, Vandewalle MEJ, Mari M, Taolo C (2002) Herd-switching and long-distance dispersal in female African buffalo *Syncerus caffer*. *African Journal of Ecology* 40:97-99
- Hamilton J (1994) Time series analysis. Princeton Univ Pr
- Hansen J, Perry B (1994) The epidemiology, diagnosis and control of helminth parasites of ruminants.
- Haondt C, Nolan DT, Ruane NM, Rotllant J, Bonga SE (2003) Cortisol influences the host-parasite interaction between the rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) and the crustacean ectoparasite *Argulus japonicas*. *Parasitology* 127:551-559
- Harrington R, Owen-Smith N, Viljoen PC, Biggs HC, Mason DR, Funston P (1999) Establishing the causes of the roan antelope decline in the Kruger National Park, South Africa. *Biological Conservation* 90:69-78

- Hau M, Ricklefs R, Wikelski M, Lee K, Brawn J (2010) Corticosterone, testosterone and life-history strategies of birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277:3203
- Hebblewhite M, Merrill EH (2009) Trade-offs between predation risk and forage differ between migrant strategies in a migratory ungulate. *Ecology* 90:3445-3454
- Hemson G, Johnson P, South A, Kenward R, Ripley R, McDonald D (2005) Are kernels the mustard? Data from global positioning system (GPS) collars suggests problems for kernel home-range analyses with least-squares cross-validation. *Journal of Animal Ecology* 74:455-463
- Hibert F (2007) Déterminants écologiques et anthropiques de la structuration des peuplements d'ongulés sauvages en Afrique de l'Ouest :cas du Parc Régional du W du fleuve Niger. Phd thesis. Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie, Rennes, France.
- Hibert F, de Visscher MN, Alleaume S (2004 ) The wild ungulate community in the Niger W Regional Park. In: Chardonnet B, Chardonnet P (eds) Antelope Survey Update 9. IUCN/SSC Antelope Specialist Group Report, pp 31-35
- Hirzel A, Hausser J, Chessel D, Perrin N (2002) Ecological-niche factor analysis: how to compute habitat-suitability maps without absence data? *Ecology* 83:2027-2036
- Holdo R, Holt R, Fryxell J (2009) Opposing Rainfall and Plant Nutritional Gradients Best Explain the Wildebeest Migration in the Serengeti. *The American Naturalist* 173:431-445
- Holmes JC (1995) Population regulation: A dynamic complex of interactions. *Wildlife Research* 22:11-20
- Holyoak M, Casagrandi R, Nathan R, Revilla E, Spiegel O (2008) Trends and missing parts in the study of movement ecology. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105:19060
- Homyack J (2010) Evaluating habitat quality of vertebrates using conservation physiology tools. *Wildlife Research* 37:332-342
- Hoogenboom I, Daan S, Dallinga J, Schoenmakers M (1984) Seasonal change in the daily timing of behaviour of the common vole, *Microtus arvalis*. *Oecologia* 61:18-31

- Hopcraft J, Sinclair A, Packer C (2005) Planning for success: Serengeti lions seek prey accessibility rather than abundance. *Journal of Animal Ecology* 74:559-566
- Hopcraft JGC, Olff H, Sinclair A (2010) Herbivores, resources and risks: alternating regulation along primary environmental gradients in savannas. *Trends in Ecology & Evolution* 25:119-128
- Horne J, Garton E (2006) Likelihood cross-validation versus least squares cross-validation for choosing the smoothing parameter in kernel home-range analysis. *Journal of Information* 70
- Horne J, Garton E, Krone S, Lewis J (2007) Analyzing animal movements using Brownian bridges. *Ecology* 88:2354-2363
- Hoste H, Jackson F, Athanasiadou S, Thamsborg SM, Hoskin SO (2006) The effects of tannin-rich plants on parasitic nematodes in ruminants. *Trends in Parasitology* 22:253-261
- Huber S, Palme R, W. A (2003) Effects of season, sex, and sample collection on concentrations of faecal cortisol metabolites in red deer (*Cervus elaphus*) *General and Comparative Endocrinology* 130:48-54
- Hundertmark KJ, Schwartz CC (2002) Evaluation of bioelectrical impedance analysis as an estimator of moose body composition. *Wildlife Society Bulletin* 30:915-921
- Hunter MD, Price PW (1992) Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology* 73:723-732
- Hutchinson G (1953) The concept of pattern in ecology. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 105:1-12
- Hutchinson GE (1957) Population studies-animal ecology and demography-concluding remarks. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol* 22:415-427
- Illius A, Gordon I (1987) The allometry of food intake in grazing ruminants. *The Journal of Animal Ecology*:989-999
- Illius AW, Gordon IJ (1993) Diet selection in mammalian herbivores: constraints and tactics. In: Hughes RN (ed) *Diet selection: an interdisciplinary approach to foraging behaviour*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp 157-181



- Irwin M (2008) Diademed sifaka (*Propithecus diadema*) ranging and habitat use in continuous and fragmented forest: higher density but lower viability in fragments? *Biotropica* 40:231-240
- Ito T, Miura N, Lhagvasuren B, Enkhbileg D, Takatsuki S, Tsunekawa A, Jiang Z (2006) Satellite tracking of Mongolian gazelles (*Procapra gutturosa*) and habitat shifts in their seasonal ranges. *Journal of Zoology* 269:291-298
- Jacquet P, Cabaret J, Cheikh D, Thiam A (1995) Experimental study of survival strategy of *Haemonchus contortus* in sheep during the dry season in desert areas of the Mauritania. *Journal of Parasitology* 81
- Jarman PJ (1974) The social organisation of antelope in relation to their ecology. *Behaviour*:215-267
- Johnson C, Parker K, Heard D, Gillingham M (2002) Movement parameters of ungulates and scale specific responses to the environment. *Journal of Animal Ecology* 71:225-235
- Johnson D (1980) The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* 61:65-71
- Jolles AE, Ezenwa VO, Etienne RS, Turner WC, Olf H (2008) Interactions between macroparasites and microparasites drive infection patterns in free-ranging African buffalo. *Ecology* 89:2239-2250
- Jonsen ID, Myers RA, Flemming JM (2003) Meta-analysis of animal movement using state-space models. *Ecology* 84:3055-3063
- Joppa LN, Loarie SR, Pimm SL (2008) On the protection of "protected areas". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105:6673
- Kahiya C, Mukaratirwa S, Thamsborg S (2003) Effects of *Acacia nilotica* and *Acacia karoo* diets on *Haemonchus contortus* infection in goats. *Veterinary Parasitology* 115:265-274
- Kamler JF, Jedrzejewska B, Jedrzejewski W (2007) Activity patterns of red deer in Bialowieza National Park, Poland. *Journal of mammalogy* 88:508-514

- Keay JM, Singh J, Gaunt MC, Kaur T (2006) Fecal glucocorticoids and their metabolites as indicators of stress in various mammalian species: a literature review. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine* 37:234-244
- Keller SE, Schleifer SJ, Demetrikopoulos MK (1991) Stress-induced changes in immune function in animals: hypothalamo-pituitary-adrenal influences. In: Ader RF CN, Felten DL (eds) (ed) *Psychoneuroimmunology*. Academic Press, San Diego California, p 771
- Kelt D, Van Vuren D (1999) Energetic constraints and the relationship between body size and home range area in mammals. *Ecology* 80:337-340
- Kenkre V, Giuggioli L, Abramson G, Camelo-Neto G (2007) Theory of hantavirus infection spread incorporating localized adult and itinerant juvenile mice. *The European Physical Journal B* 55:461-470
- Kenward R, Clarke R, Hodder K, Walls S (2001) Density and linkage estimators of home range: nearest-neighbor clustering defines multinuclear cores. *Ecology* 82:1905-1920
- Kie JG, Matthiopoulos J, Fieberg J, Powell RA, Cagnacci F, Mitchell MS, Gaillard JM, Moorcroft PR (2010) The home-range concept: are traditional estimators still relevant with modern telemetry technology? *Phil. Trans. R. Soc. B.* 365:2221-2231
- Kilgo JC, Labisky RF, Fritzen DE (1998) Influences of Hunting on the Behavior of White Tailed Deer: Implications for Conservation of the Florida Panther. *Conservation Biology* 12:1359-1364
- Kingdon J (1982) *East African Mammals : an Atlas of Evolution in Africa, Volume III Part C (Bovids)*. University of Chicago Press, Chicago
- Kitchen AM, Gese EM, Schauster ER (2000) Changes in coyote activity patterns due to reduced exposure to human persecution. *Canadian Journal of Zoology* 78:853-857
- Kohn M, Wayne R (1997) Facts from feces revisited. *Trends in Ecology & Evolution* 12:223-227
- Kone A, Richard D, Guerin H (1990) Teneurs en constituants pariétaux et en matières azotées des ligneux fourragers d'Afrique occidentale. In: INRA (ed) *Seizième congrès international des herbages*, Versailles pp 947-948

- Konjević D, Janicki Z, Slavica A, Severin K, Krapinec K, Božić F, Palme R (2010) Non-invasive monitoring of adrenocortical activity in free-ranging fallow deer (*Dama dama* L.). *European Journal of Wildlife Research*
- Korte LM (2008a) Habitat selection at two spatial scales and diurnal activity patterns of adult female forest buffalo. *Journal of Mammalogy* 89:115-125
- Korte LM (2008b) Variation of group size among African buffalo herds in a forest-savanna mosaic landscape. *Journal of Zoology* 275:229-236
- Krebs JR, McCleery RH (1984) Optimization in behavioural ecology. *Behavioural ecology: an evolutionary approach*:91-121
- Krop-Benesch A, Berger A, Streich J, Scheibe K (2010) Activity Pattern user's Manual. VECTRONIC Aerospace GmbH, Berlin
- Lamarque F (2004) Les grands mammifères du complexe "WAP" (W, Arly, Pendjari). Cirad-Ecopas, Montpellier
- Landys M, Ramenofsky M, Wingfield J (2006) Actions of glucocorticoids at a seasonal baseline as compared to stress-related levels in the regulation of periodic life processes. *General and Comparative Endocrinology* 148:132-149
- Langbauer WR, Payne KB, Charif RA, Rapaport L, Osborn F (1991) African elephants respond to distant playbacks of low-frequency conspecific calls. *Journal of Experimental Biology* 157:35
- Laver P, Kelly M (2008) A critical review of home range studies. *Journal of Wildlife Management* 72:290-298
- Le Houérou HN (2008) Bioclimatology and biogeography of Africa. Springer Verlag
- Lejeune P, Rondeux J (2007) Les performances de quelques GPS portables en milieu forestier. Forêt Wallonne
- Levin S (1992) The problem of pattern and scale in ecology: the Robert H. MacArthur award lecture. *Ecology* 73:1943-1967
- Lindstedt SL, Boyce MS (1985) Seasonality, fasting endurance, and body size in mammals. *American Naturalist* 125:873-878

- Löttker P, Rummel A, Traube M, Stache A, Šustr P, Müller J, Heurich M (2009) New possibilities of observing animal behaviour from a distance using activity sensors in GPS-collars: an attempt to calibrate remotely collected activity data with direct behavioural observations in red deer *Cervus elaphus*. *Wildlife Biology* 15:425-434
- Loveridge A, Valeix M, Davidson Z, Murindagomo F, Fritz H, Macdonald D (2009) Changes in home range size of African lions in relation to pride size and prey biomass in a semi-arid savanna. *Ecography* 32:953-962
- Maher CR, Lott DF (1995) Definitions of territoriality used in the study of variation in vertebrate spacing systems. *Animal Behaviour* 49:1581-1597
- Manly BFJ, McDonald LL, Thomas DL, McDonald TL, Erickson WP (2002) Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies (2nd edn). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands
- Martin J (2009) Habitat selection and movement by brown bears in multiple-use landscapes In, vol. Phd. Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive Université Claude Bernard Lyon 1 & Dept. of Ecology and Natural Resource Management, Norwegian University of Life Sciences, p 188
- Marzluff J, Millsbaugh J, Hurvitz P, Handcock M (2004) Relating resources to a probabilistic measure of space use: forest fragments and Steller's jays. *Ecology* 85:1411-1427
- Massé A, Côté SD (2009) Habitat selection of a large herbivore at high density and without predation: trade-off between forage and cover? *Journal of Mammalogy* 90:961-970
- Mattson JWW (1980) Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:119-161
- Mayor SJ, Schaefer JA, Schneider DC, Mahoney SP (2007) Spectrum of selection: new approaches to detecting the scale-dependent response to habitat. *Ecology Letters* 88:1634-1640
- Mayor SJ, Schneider DC, Schaefer JA, Mahoney SP (2009) Habitat selection at multiple scales. *Ecoscience* 16:238-247
- McEwen B, Wingfield J (2003) The concept of allostasis in biology and biomedicine. *Hormones and behavior* 43:2-15

- McNaughton S (1985) Ecology of a grazing ecosystem: the Serengeti. *Ecological Monographs* 55:259-294
- McNaughton S, Banyikwa F, McNaughton M (1997) Promotion of the cycling of diet-enhancing nutrients by African grazers. *Science* 278:1798
- Melletti M, Delgado M, Penteriani V, Mirabile M, Boitani L (2010) Spatial properties of a forest buffalo herd and individual positioning as a response to environmental cues and social behaviour. *Journal of ethology*:1-8
- Melletti M, Penteriani V, Boitani L (2006) Habitat preferences of the secretive forest buffalo (*Syncerus caffer nanus*) in Central Africa. *Journal of Zoology* 271:178-186
- Melletti M, Penteriani V, Mirabile M, Boitani L (2007) Some behavioral aspects of forest buffalo (*Syncerus caffer nanus*): From herd to individual. *Journal of Mammalogy* 88:1312-1318
- Metzger K, Sinclair ARE, Hilborn R, Hopcraft JGC, Mduma SAR (2010) Evaluating the protection of wildlife in parks: the case of African buffalo in Serengeti. *Biodiversity and Conservation*:1-14
- Millspaugh J, Washburn B (2004) Use of fecal glucocorticoid metabolite measures in conservation biology research: considerations for application and interpretation. *General and Comparative Endocrinology* 138:189-199
- Millspaugh JJ, Nielson RM, McDonald L, Marzluff JM, Gitzen RA, Rittenhouse CD, Hubbard MW, Sheriff SL (2006) Analysis of resource selection using utilization distributions. *J. Wildl. Manage.* 70:384-395
- Mitchell M, Powell R (2007) Optimal use of resources structures home ranges and spatial distribution of black bears. *Animal Behaviour* 74:219-230
- Mitchell MS, Powell RA (2004) A mechanistic home range model for optimal use of spatially distributed resources. *Ecological Modelling* 177:209-232
- Mloszewski MJ (1983) *The Behavior and Ecology of the African Buffalo*. Cambridge University Press, Cambridge
- Mohr C (1947) Table of equivalent populations of North American small mammals. *American Midland Naturalist* 37:223-249

- Moorcroft P, Lewis M (2006) Mechanistic home range analysis. Princeton Univ Pr, Princeton
- Moorcroft P, Lewis M, Crabtree R (1999) Home range analysis using a mechanistic home range model. *Ecology* 80:1656-1665
- Morales JM, Moorcroft PR, Matthiopoulos J, Frair JL, Kie JG, Powell RA, Merrill EH, Haydon DT (2010) Building the bridge between animal movement and population dynamics. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 365:2289-2301
- Morel R (1995) La sécheresse en Afrique de l'Ouest/The drought in West Africa. *Revue de géographie de Lyon* 70:215-222
- Moron V (1994) Guinean and Sahelian rainfall anomaly indices at annual and monthly scales (1933–1990). *International journal of climatology* 14:325-341
- Morrison ML, Marcot BG, Mannan RW (2006) *Wildlife-habitat relationships: concepts and applications.*, 3 edn. Islandpress, Washington
- Morrow C, Kolver E, Verkerk G, Matthews L (2002) Fecal glucocorticoid metabolites as a measure of adrenal activity in dairy cattle. *General and Comparative Endocrinology* 126:229-241
- Möstl E, Palme R (2002) Hormones as indicators of stress. *Domestic Animal Endocrinology* 23 67-74
- Muehlenbein MP (2006) Intestinal parasite infections and faecal steroid levels in wild chimpanzees. *American Journal of Physical Anthropology* 130:546-550
- Mueller T, Selva N, Pugacewicz E, Prins E (2009) Scale-sensitive landscape complementation determines habitat suitability for a territorial generalist. *Ecography* 32:345-353
- Murray DL, Keith LB, Cary JR (1998) Do parasitism and nutritional status interact to affect production in snowshoe hares? *Ecology Letters* 79:1209-1222
- Murray MG, Brown D (1993) Niche separation of grazing ungulates in the Serengeti: an experimental test. *Journal of Animal Ecology*:380-389
- Mysterud A, Langvatn R, Stenseth NC (2004) Patterns of reproductive effort in male ungulates. *Journal of Zoology* 264:209-215

- Nams V (2005) Using animal movement paths to measure response to spatial scale. *Oecologia* 143:179-188
- Nathan R (2008) An emerging movement ecology paradigm. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105:19050
- Nathan R, Getz W, Revilla E, Holyoak M, Kadmon R, Saltz D, Smouse P (2008) A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105:19050-19051
- Novellie P (1978) Comparison of the foraging strategies of blesbok and springbok on the Transvaal highveld. *S. Afr. J. Wildl. Res* 8:137-144
- O'Neill R (1986) A hierarchical concept of ecosystems. Princeton Univ Pr
- O'Neill R, Johnson A, King A (1989) A hierarchical framework for the analysis of scale. *Landscape Ecology* 3:193-205
- Oftedal O (1985) Pregnancy and lactation. In: Hudson RJ, White RG (eds) *Bioenergetics of wild herbivores*. CRC Press, Inc., Boca Raton, pp 215-238
- Ostro L, Young T, Silver S, Koontz F (1999) A geographic information system method for estimating home range size. *Journal of Wildlife Management*:748-755
- Otis D, White G (1999) Autocorrelation of location estimates and the analysis of radiotracking data. *Journal of Wildlife Management* 63:1039-1044
- Ovaskainen O, Smith A, Osborne J, Reynolds D, Carreck N, Martin A, Niitepõld K, Hanski I (2008) Tracking butterfly movements with harmonic radar reveals an effect of population age on movement distance. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105:19090
- Owen-Smith N (1979) Assessing the forage efficiency of a large herbivore, the kudu. *S. Afr. J. Wildl. Res.* 9:102-110
- Owen-Smith N, Cain JW (2007) Indicators of adaptive responses in home range utilization and movement patterns by a large mammalian herbivore. *Israel Journal of Ecology and Evolution* 53:423-438

- Owen-Smith N, Fryxell JM, Merrill EH (2010) Foraging theory upscaled: the behavioural ecology of herbivore movement. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365:2267-2278
- Owen-Smith N, Novellie P (1982) What should a clever ungulate eat? *Am Nat.* 119:151-178
- Parker KL, Barboza PS, Gillingham MP (2009) Nutrition integrates environmental responses of ungulates. *Functional ecology* 23:57-69
- Patterson T, Thomas L, Wilcox C, Ovaskainen O, Matthiopoulos J (2008) State–space models of individual animal movement. *Trends in Ecology & Evolution* 23:87-94
- Penzhorn BL (1996) The African Buffalo as a Game Ranch Animal. South African Veterinary Association Wildlife Group, Onderstepoort
- Peterson AT, Papes M, Soberon J (2008) Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological Modelling* 213:63-72
- Peterson D, Parker V (1998) Ecological scale: theory and applications. Columbia Univ Pr
- Pettorelli N, Ryan S, Mueller T, Bunnefeld N, Jedrzejewska B, Lima M, Kausrud K (2011) The Normalized Difference Vegetation Index (NDVI): unforeseen successes in animal ecology. *Clim Res* 46:15-27
- Pettorelli N, Vik J, Mysterud A, Gaillard J, Tucker C, Stenseth N (2005) Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. *Trends in Ecology & Evolution* 20:503-510
- Pitt JA, Lariviere S, Messier F (2006) Condition indices and bioelectrical impedance analysis to predict body condition of small carnivores. *Journal of Mammalogy* 87:717-722
- Plötz J, Bornemann H, Knust R, SchroÈder A, Bester M (2001) Foraging behaviour of Weddell seals, and its ecological implications. *Polar Biology* 24:901-909
- Plumptre A, Harris S (1995) Estimating the biomass of large mammalian herbivores in a tropical montane forest: a method of faecal counting that avoids assuming a 'steady state' system. *Journal of Applied Ecology* 32:111-120



- Poilecot P (1999) Les Poacées du Niger. Description, Illustration, Ecologie, Utilisation. Boissiera 56. Mémoires de Botanique Systématique, UICN, CIRAD EMVT. Conservatoire et Jardin botanique de la Ville de Genève, Suisse
- Powell RA (2000) Home ranges, territories, and home range estimators. In: Fuller LBT (ed) Techniques in Animal Ecology: Uses and Misuses. Columbia University Press, NewYork, pp 65-110
- Prince SD (1991) Satellite remote sensing of primary production: comparison of results from Sahelian grasslands 1981-1988. International Journal of Remote Sensing 12:1313-1330
- Prins HHT (1996) Ecology and Behaviour of the African Buffalo. Chapman & Hall, London
- Prins HHT, Lason. GR (1989) Dangerous lions and nonchalant buffalo. Behaviour 108:262-296
- Pullan R, Brooker S (2008) The health impact of polyparasitism in humans: are we underestimating the burden of parasitic diseases? Parasitology 135:783-794
- Rabus B, Eineder M, Roth A, Bamler R (2003) The shuttle radar topography mission--a new class of digital elevation models acquired by spaceborne radar. ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing 57:241-262
- Rangel-Negrín A, Alfaro JL, Valdez RA, Romano MC, Serio-Silva JC (2009) Stress in Yucatan spider monkeys: effects of environmental conditions on fecal cortisol levels in wild and captive populations. Animal Conservation 12:496-502
- Revesz RN, Aker N (1977) Automated determination of protein-nitrogen in cereals and grain. Journal of AOAC 60:1238-1242
- Rietkerk M, van de Koppel J, Kumar L, van Langevelde F, Prins H (2002) The ecology of scale. Ecological Modelling 149:1-4
- Riley V (1981) Psychoneuroendocrine influences on immunocompetence and neoplasia. Science 212:1100-1109
- Ripple WJ, Beschta RL (2004) Wolves and the ecology of fear: can predation risk structure ecosystems? BioScience 54:755-766

- Rivière Dobigny T, Doan LP, Quang NL, Maillard JC, Michaux J (2009) Species identification, molecular sexing and genotyping using non invasive approaches in two wild bovids species: *Bos gaurus* and *Bos javanicus*. *Zoo biology* 28:127-136
- Robbins C, Hanley T, Hagerman A, Hjeljord O, Baker D, Schwartz C, Mautz W (1987) Role of tannins in defending plants against ruminants: reduction in protein availability. *Ecology* 68:98-107
- Robbins CT (1993) *Wildlife Feeding and Nutrition*, 2 edn. Academic Press, San Diego
- Rodgers AR, Anson P (1994) Animalborne GPS : tracking the habitat. *GPS World* 5:20-32
- Romero L (2004) Physiological stress in ecology: lessons from biomedical research. *Trends in Ecology & Evolution* 19:249-255
- Romero LM (2002) Seasonal changes in plasma glucocorticoid concentrations in free-living vertebrates. *General and Comparative Endocrinology* 128:1-24
- Rouamba P, Hien B (2004) Aerial census of wildlife in Pendjari Biosphere Reserve, Benin. In: Chardonnet B, Chardonnet P (eds) *Antelope Survey Update*. IUCN/SSC Antelope Specialist Group Report., Paris, France, pp 26-30
- Ryan S, Knechtel C, Getz W (2007) Ecological cues, gestation length, and birth timing in African buffalo (*Syncerus caffer*). *Behavioral Ecology* 18:635-644
- Ryan SJ (2006) Spatial ecology of African buffalo (*Syncerus caffer*) and their resources in a savanna landscape. In. University of California, Berkeley
- Ryan SJ, Jordaan W (2005) Activity patterns of African Buffalo (*Syncerus caffer*) in the Lower Sabie region, Kruger National Park, South Africa. *Koedoe* 48
- Ryan SJ, Knechtel CU, Getz WM (2006) Range and habitat selection of African buffalo in South Africa. *Journal of Wildlife Management* 70:764-776
- Saltz D, White GC (1991) Urinary cortisol and urea nitrogen responses to winter stress in mule deer. *J Wildl. Manage.* 55:1-16
- Scharlemann J, Benz D, Hay SI, Purse BV, Tatem AJ, Wint G, Rogers DJ (2008) Global data for ecology and epidemiology: a novel algorithm for temporal Fourier processing MODIS data. *PLoS ONE* 3:e1408

- Scheibe K, Berger A, Langbein J, Streich W, Eichhorn K (1999a) Comparative analysis of ultradian and circadian behavioural rhythms for diagnosis of biorhythmic state of animals. *Biological Rhythm Research* 30:216-233
- Scheibe K, Berger A, Langbein J, Streich W, Eichhorn K (1999b) Methods and Results of Non-Invasive Status Diagnosis of Various Free-Ranging Herbivorous Species. *Jede Methode ist Rhythmus.*:58
- Schick RS, Loarie SR, Colchero F, Best BD, Boustany A, Conde DA, Halpin PN, Joppa LN, McClellan CM, Clark JS (2008) Understanding movement data and movement processes: current and emerging directions. *Ecology Letters* 11:1338-1350
- Schoener T (1981) An empirically based estimate of home range. *Theoretical Population Biology* 20:281-325
- Schradin C, Schmohl G, Rödel H, Schoepf I, Treffler S, Brenner J, Bleeker M, Schubert M, König B, Pillay N (2010) Female home range size is regulated by resource distribution and intraspecific competition: a long-term field study. *Animal Behaviour* 79:195-203
- Schröder B, Seppelt R (2006) Analysis of pattern-process interactions based on landscape models--Overview, general concepts, and methodological issues. *Ecological Modelling* 199:505-516
- Seaman D, Millspaugh J, Kernohan B, Brundige G, Raedeke K, Gitzen R (1999) Effects of sample size on kernel home range estimates. *Journal of Wildlife Management*:739-747
- Seaman D, Powell R (1996) An evaluation of the accuracy of kernel density estimators for home range analysis. *Ecology* 77:2075-2085
- Senft RL, Coughenour MB, Bailey DW, Rittenhouse LR, Sala OE, Swift DM (1987) Large herbivore foraging and ecological hierarchies. *BioScience* 37:789-799
- Shenk JS, Westerhaus MO (1993) Monograph: analysis of agriculture and food products by near-infrared reflectance spectroscopy, Port Matilda
- Silverman B (1986) Density Estimation for Statistics and Data Analysis. In: *Monographs on statistics and applied probability*, vol. 26. Chapman & Hall, London, New York

- Sinclair ARE (1974) The natural regulation of buffalo populations in East Africa. III : Population trends and mortality. *African Journal of Ecology* 12:185-200
- Sinclair ARE (1977) The African buffalo. A study of resource limitation of populations. University of Chicago Press, Chicago
- Sinclair ARE (1995) Serengeti II: dynamics, management, and conservation of an ecosystem. University of Chicago Press
- Singh N, Grachev IA, Bekenov A, Milner Gulland E (2010) Tracking greenery across a latitudinal gradient in central Asia—the migration of the saiga antelope. *Diversity and Distributions* 16:663-675
- Skinner J, Dott H, Matthee A, Hunt L (2010) Captive breeding of the white rhinoceros, *Ceratotherium simum*, and the Cape buffalo, *Syncerus caffer*: research communication. *Onderstepoort Journal of Veterinary Research* 73:237
- Smouse PE, Focardi S, Moorcroft PR, Kie JG, Forester JD, Morales JM (2010) Stochastic modelling of animal movement. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 365:2201-2211
- Stark MA (1986) Daily movement, grazing activity and diet of savanna buffalo, *Syncerus caffer brachyceros* in Benoue National Park, Cameroon. *African Journal of Ecology* 24:255-262
- Stone C (1984) An asymptotically optimal window selection rule for kernel density estimates. *The Annals of Statistics* 12:1285-1297
- Swihart R, Slade N (1985a) Influence of sampling interval on estimates of home-range size. *Journal of Wildlife Management* 49:1019-1025
- Swihart R, Slade N (1997) On testing for independence of animal movements. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics* 2:48-63
- Swihart RK, Slade NA (1985b) Testing for independence of observations in animal movements. *Ecology* 66:1176-1184
- Symondson W (2002) Molecular identification of prey in predator diets. *Molecular Ecology* 11:627-641

- Taberlet P, Camarra JJ, Griffin S, Uhres E, Hanotte O, Waits L, Dubois Paganon C, Burke T, Bouvet J (1997) Noninvasive genetic tracking of the endangered Pyrenean brown bear population. *Molecular Ecology* 6:869-876
- Taberlet P, Luikart G (1999) Non invasive genetic sampling and individual identification. *Biological Journal of the Linnean Society* 68:41-55
- Taillon J, Côté SD (2008) Are faecal hormone levels linked to winter progression, diet quality and social rank in young ungulates ? An experiment with white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) fawns. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62:1591-1600
- Ten Hwang Y, Lariviere S, Messier F (2005) Evaluating body condition of striped skunks using non-invasive morphometric indices and bioelectrical impedance analysis. *Wildlife Society Bulletin* 33:195-203
- Thomas D, Taylor E (2006a) Study designs and tests for comparing resource use and availability II. *Journal Information* 70
- Thomas DL, Taylor EJ (1990) Study designs and tests for comparing resource use and availability. *The Journal of Wildlife Management* 54:322-330
- Thomas DL, Taylor EJ (2006b) Study designs and tests for comparing resource use and availability II. *Journal of Wildlife Management* 70:324-336
- Tieszen LL, Boutton TW, Tesdahl K, Slade NA (1983) Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: implications for <sup>13</sup>C analysis of diet. *Oecologia* 57:32-37
- Tomkiewicz SM, Fuller MR, Kie JG, Bates KK (2010) Global positioning system and associated technologies in animal behaviour and ecological research. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 365:2163-2176
- Touma C, Palme R (2005) Measuring Fecal Glucocorticoid Metabolites in Mammals and Birds: The Importance of Validation. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1046:54-74
- Turchin P (1998) Quantitative analysis of movement: measuring and modeling population redistribution in animals and plants. Sinauer Associates, Sunderland

- Turner M, Dale V, Gardner R (1989) Predicting across scales: theory development and testing. *Landscape Ecology* 3:245-252
- Turner WC, Jolles AE, Owen-Smith N (2005) Alternating sexual segregation during the mating season by male African buffalo (*Syncerus caffer*). *Journal of Zoology* 267:291
- Ungar E, Schoenbaum I, Henkin Z, Dolev A, Yehuda Y, Brosh A (2011) Inference of the Activity Timeline of Cattle Foraging on a Mediterranean Woodland Using GPS and Pedometry. *Sensors* 11:362-383
- Van der Waal C, Smit GN, Grant CC (2003) Faecal nitrogen as an indicator of the nutritional status of kudu in a semi-arid savanna. *South African Journal of Wildlife Research* 33:33-41
- Van Horne B (1983) Density as a misleading indicator of habitat quality. *The Journal of Wildlife Management* 47:893-901
- Van Marken Lichtenbelt W (2001) The use of bioelectrical impedance analysis (BIA) for estimation of body composition. In: Speakman JR (ed) *Body composition analysis of animals*. Cambridge University Press, New York, pp 161-187
- Van Moorter B, Visscher D, Benhamou S, Börger L, Boyce MS, Gaillard JM (2009) Memory keeps you at home: a mechanistic model for home range emergence. *Oikos* 118:641-652
- Van Soest PJ (1982) *Nutritional Ecology of the Ruminant*, Corvallis, Oregon, USA
- Van Winkle W (1975) Comparison of several probabilistic home-range models. *Journal of Wildlife Management*:118-123
- Vander Wal E, Rodgers AR (2009) Designating seasonality using rate of movement. *J. Wildl. Manage.* 73:1189-1196
- Vogel J, Talma A, Hall-Martin A, Viljoen P (1990) Carbon and nitrogen isotopes in elephants. *S. AFR. J. SCI./S.-AFR. TYDSKR. WET.* 86:147-150
- Von Holst D (1998) The concept of stress and its relevance for animal behavior. *Advances in the study of Behavior* 27:1-131

- Von Muggenthaler E., Baes C. (2001) Infrasound and low frequency vocalizations from the giraffe. Helmholtz resonance in biology. In: Proceedings of Riverbanks Consortium. Regional Acoustical Society of America Conference.
- Von Muggenthaler EK, Stoughton JW, Daniel Jr JC (1992) Infrasound from the Rhinocerotidae. In: Proceedings from the International Conference of Rhinoceros Biology and Conservation
- Wang M, Grimm V (2007) Home range dynamics and population regulation: An individual-based model of the common shrew *Sorex araneus*. *Ecological Modelling* 205:397-409
- Wasser SK, Hunt KE, Brown JL, Cooper K, Crockett CM, Bechert U, Millspaugh JJ, Larson S, Monfort SL (2000) A generalized faecal glucocorticoid assay for use in a diverse array of nondomestic mammalian and avian species. *General and Comparative Endocrinology* 120 260-275
- Weimerskirch H, Gault A, Chereil Y (2005) Prey distribution and patchiness: factors in foraging success and efficiency of wandering albatrosses. *Ecology* 86:2611-2622
- Westoby M (1974) An analysis of diet selection by large generalist herbivores. *American Naturalist*:290-304
- White GC, Garrot RA (1990) Analysis of wildlife radio-tracking data. Academic Press, San Diego, California, USA
- Wiens J (1989) Spatial scaling in ecology. *Functional ecology* 3:385-397
- Wingfield JC, Sapolsky RM (2003) Reproduction and resistance to stress: when and how. *Journal of Neuroendocrinology* 15:711-724
- Winnie JA, Cross P, Getz W (2008) Habitat quality and heterogeneity influence distribution and behavior in African buffalo (*Syncerus caffer*). *Ecology* 89:1457-1468
- Wirsing AJ, Steury TD, Murray DL (2002) Noninvasive estimation of body composition in small mammals: a comparison of conductive and morphometric techniques. *Physiological and Biochemical Zoology*:489-497
- Wolf M, Frair J, Merrill E, Turchin P (2009) The attraction of the known: the importance of spatial familiarity in habitat selection in wapiti *Cervus elaphus*. *Ecography* 32:401-410

- Woodroffe R, Ginsberg J (2000) Ranging behaviour and vulnerability to extinction in carnivores. In: Sutherland LMGWJ (ed) Behaviour and Conservation. Cambridge University Press, Cambridge, pp 125-140
- Worton B (1989) Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology* 70:164-168
- Worton B (1995) Using Monte Carlo simulation to evaluate kernel-based home range estimators. *Journal of Wildlife Management* 59:794-800
- Wrench JM, Meissner HH, Grant CC (1997) Assessing diet quality of African ungulates from faecal analyses: the effect of forage quality, intake and herbivore species. *Koedoe* 40:125-136