



HAL
open science

Le domaine vital des mammifères terrestres

Simon Benhamou

► **To cite this version:**

Simon Benhamou. Le domaine vital des mammifères terrestres. Revue d'Écologie, 1998, 53 (4), pp.309-335. hal-03529063

HAL Id: hal-03529063

<https://hal.science/hal-03529063v1>

Submitted on 17 Jan 2022

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

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

LE DOMAINE VITAL DES MAMMIFÈRES TERRESTRES

Simon BENHAMOU*

INTRODUCTION

On sait depuis longtemps que les mammifères, comme la plupart des vertébrés supérieurs, sont sédentaires : ils ne se déplacent pas de manière erratique dans l'environnement mais concentrent au moins temporairement leur activité sur une surface restreinte, correspondant à leur domaine vital (Burt, 1943 ; Saint-Girons & Saint-Girons, 1959 ; Jewell, 1966 ; Cooper, 1978). Par sédentarité il faut entendre ici la capacité qu'ont certaines espèces à restreindre leur déplacements sur des aires réduites par rapport au milieu potentiellement favorable. Contrairement aux individus d'une espèce erratique, qui limitent de fait leurs déplacements quotidiens au milieu auquel ils sont inféodés par la seule contrainte de pas sortir du milieu en question (par exemple en utilisant les écotones comme « barrières réfléchissantes »), les individus d'une espèce sédentaire restreignent d'eux-mêmes leurs déplacements quotidiens sur des sites particuliers qui ne représentent souvent chacun qu'une infime portion du milieu potentiellement favorable.

La plupart des mammifères témoignent ainsi d'une grande fidélité à un site particulier. Cette fidélité est peut être la plus spectaculaire chez les espèces migratrices qui possèdent des domaines vitaux saisonniers : d'une saison à l'autre, on retrouve les mêmes individus sur les mêmes sites, parfois à des distances considérables les uns des autres (voir Bovet, 1992). L'émergence de la sédentarité au cours de l'évolution, c'est-à-dire de l'attachement (au moins temporaire ou saisonnier) à une région particulière conduisant au partage de l'espace sous forme de domaines vitaux, a constitué une innovation extrêmement importante sur le plan énergétique et social (Brown & Orians, 1970 ; Waser & Wiley 1979). La sédentarité constitue en particulier une bonne solution adaptative lorsque la répartition spatio-temporelle des ressources n'est pas trop imprédictible (Wiens, 1976). Dans ce cadre, un animal sédentaire peut s'approvisionner de manière plus efficace qu'un animal erratique car il a l'opportunité d'acquérir et de traiter des informations sur la distribution et la localisation des ressources alimentaires dans l'espace qu'il exploite. Pour assurer sa sédentarité, un animal doit cependant faire preuve de capacités d'orientation plus ou moins élaborées, lui permettant, par un traitement des informations liées à sa position dans l'espace, de restreindre son activité sur la portion limitée de l'espace correspondant à son domaine vital. Cette contrainte apparaît suffisamment importante pour que la sédentarité soit un

* CNRS-CRNC, 31 chemin Joseph Aiguier, F-13402 Marseille Cedex 20.

phénomène qui concerne essentiellement les groupes les plus évolués comme les hyménoptères, les mammifères et les oiseaux, et dans une certaine mesure les reptiles. Cependant des formes plus rudimentaires de sédentarité sont probablement apparues très tôt au cours de l'évolution et se retrouvent actuellement chez des groupes plus primitifs (notamment chez de nombreuses espèces d'insectes).

Le concept — spatial — de domaine vital doit être bien distingué de celui — social — de territoire, défini comme toute 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 (voir Maher & Lott, 1995 pour une définition plus précise). Le territoire correspond à une partie plus ou moins grande du domaine vital, voire à sa totalité lorsque l'ensemble de l'espace exploité est défendu. La possession d'un territoire permet d'en exploiter les ressources disponibles de manière exclusive, et donc plus efficace. Cet avantage implique en contrepartie un coût énergétique et temporel pour la défense du territoire (Davies, 1978 ; Schoener, 1983 ; Davies & Houston, 1984). Un animal n'a donc intérêt à manifester un comportement territorial que si les gains qu'il en retire sont supérieurs aux coûts que ce comportement implique. Le territoire reflète ainsi essentiellement des contraintes sociales. Au contraire, la définition du concept de domaine vital ne nécessite aucune référence aux aspects sociaux du comportement. Néanmoins, l'organisation spatiale des domaines vitaux des mammifères présente des implications sociales importantes, et a de ce fait un rôle majeur dans la dynamique des populations. Cet aspect social est cependant hors du propos de cette revue de question centrée sur les aspects spatio-temporels du concept de domaine vital.

En définitive, le domaine vital peut être considéré comme la sommation des déplacements de l'animal y résidant pour une période de temps donné. Cela revient à définir le domaine vital comme une structure émergente, c'est-à-dire un épiphénomène, générée par le comportement de déplacement. L'étude du domaine vital pourrait donc en principe se réduire à celle des mécanismes de contrôle des déplacements. En réalité, les déplacements des mammifères sont extrêmement difficiles à étudier, ne serait-ce qu'en raison de la difficulté technique d'obtenir des données précises en nombre suffisant. C'est pourquoi le domaine vital a le plus souvent été considéré comme un objet d'étude en soi. En première approximation, le domaine vital peut être simplement appréhendé comme la portion de l'espace où un animal exprime ses activités habituelles durant un certain temps. Bien qu'elle soit beaucoup trop vague pour permettre une étude approfondie du concept de domaine vital, cette définition permet au moins de mener certaines études comparatives. Ainsi peut-on montrer que la taille du domaine vital (correspondant *grosso modo* à l'aire de la surface convexe où l'animal restreint ses déplacements) varie en fonction du poids corporel et du régime alimentaire ainsi qu'en fonction de la qualité de l'environnement. Dans cet article, j'aborderai d'abord le domaine vital des mammifères dans ce cadre comparatif, qui permet d'indiquer que, même seulement grossièrement défini, le domaine vital est un concept éco-éthologique intéressant dans la mesure où il est largement corrélé avec les besoins énergétiques de l'individu y résidant. Par la suite, je montrerai que le domaine vital ne peut pas être réduit à une simple surface (car tous les lieux inclus dans le domaine vital ne sont pas fonctionnellement équivalents), et j'indiquerai dans quelle mesure on peut formaliser sa structure spatio-temporelle comme une structure émergente, voire même auto-organisée sur la base du comportement de marquage olfactif. Enfin, j'aborderai les deux problèmes éco-éthologiques clés des mécanismes comporte-

mentaux qui conditionnent l'existence même d'un domaine vital, à savoir, ceux qui permettent son exploitation énergétique efficace et ceux qui permettent l'orientation dans le domaine vital et le maintien de la sédentarité.

TAILLE DU DOMAINE VITAL ET BESOINS ÉNERGÉTIQUES

La taille des domaines vitaux reflète plus ou moins l'amplitude des déplacements que réalisent les mammifères lors de leurs activités quotidiennes (Brown, 1966 ; Sanderson, 1966). La recherche de nourriture constituant une motivation majeure des comportements de déplacement, de nombreux travaux ont tenté de quantifier la relation existant entre la taille du domaine vital et les besoins énergétiques de différentes espèces de mammifères. Cette relation dépend de caractéristiques spécifiques comme le poids corporel, le régime alimentaire et le coût de la locomotion, ainsi que de la structure énergétique de l'environnement, c'est-à-dire de la densité moyenne, de la dispersion, et du taux de renouvellement des ressources alimentaires (Clutton-Brock & Harvey, 1978).

Kleiber (1961) avait initialement montré que le taux métabolique de base (dépense d'énergie au repos par unité de temps) des mammifères est approximativement proportionnel à la puissance 0,75 de la masse corporelle. McMahon (1973) a proposé une justification théorique de cette valeur de 3/4. Cependant, Bartels (1982) et Prothero (1984) ont indiqué que cette valeur serait plutôt égale à 2/3. McNab (1963) a par la suite établi que la taille du domaine vital des mammifères serait approximativement proportionnelle à la puissance 0,75 de la masse corporelle. Il en a donc déduit que la taille du domaine vital était directement proportionnelle au taux métabolique de base. Il a également montré que le coefficient de proportionnalité dépendait beaucoup du régime alimentaire : à masse corporelle égale, les carnivores possèdent des domaines vitaux bien plus grands que les granivores ou les herbivores, car la densité de nourriture disponible est bien plus faible pour les premiers que pour les seconds. Cependand, Harestad & Bunnel (1979), sur la base d'un échantillon d'espèces plus large et plus représentatif de l'ensemble des mammifères terrestres, ont montré qu'en réalité la taille du domaine vital serait proportionnelle à une puissance de la masse corporelle bien supérieure à 0,75 : 0,92 pour les omnivores, 1,02 pour les herbivores et 1,36 pour les carnivores. Cela indique que la taille du domaine vital augmente en fait plus vite que le métabolisme basal. Ces auteurs ont expliqué les fortes valeurs d'exposant obtenues par une diminution de la densité des ressources alimentaires avec l'augmentation de la taille des espèces considérées, en fonction de leur régime alimentaire.

Wunder (1975) a souligné par ailleurs que le taux métabolique de base reflétait mal les besoins énergétiques réels en conditions naturelles. En particulier, le coût de la locomotion représente un pourcentage important des dépenses énergétiques pour les espèces qui se déplacent beaucoup (voir Schmidt-Nielsen, 1972). La distance journalière moyenne parcourue par un mammifère terrestre est approximativement proportionnelle à la puissance 0,22 de sa masse corporelle, avec un coefficient de proportionnalité plus de 4 fois plus élevé pour les carnivores que pour les autres espèces (Garland, 1983). Cela signifie que la taille du domaine vital devrait donc bien augmenter avec l'amplitude des déplacements, mais de manière beaucoup plus importante pour certains groupes que pour d'autres. Des études plus spécifiques ont concerné les primates (Milton & May, 1976 ;

Clutton-Brock & Harvey, 1977 ; Harvey & Clutton-Brock, 1981 ; Mace *et al.*, 1983), les carnivores (Gittleman & Harvey, 1982) et les rongeurs (Mace & Harvey, 1983 ; Mace *et al.*, 1983). Ces auteurs (voir également Clutton-Brock & Harvey, 1978, et Jenkins, 1981) ont souligné l'influence du régime alimentaire et de la qualité de l'environnement. L'existence d'une relation empirique entre la taille du domaine vital et les besoins énergétiques témoigne de l'importance du concept de domaine vital dans l'étude des stratégies d'approvisionnement (Greenwood & Swingland, 1983 ; Harvey & Mace, 1983).

STRUCTURE SPATIO-TEMPORELLE

ÉVIDENCE EMPIRIQUE

De très nombreuses études de terrain portant sur le domaine vital de différentes espèces de mammifères habitant des milieux variés se sont intéressées exclusivement à la taille des domaines vitaux, en relation notamment avec le régime alimentaire, le sexe, le milieu, etc. Une telle focalisation a souvent conduit à une réduction du concept de domaine vital à la surface (pour une espèce terrestre, ou au volume pour une espèce arboricole ou aquatique) sur laquelle un animal restreint son activité. En réalité, le domaine vital présente une dimension supplémentaire, d'une importance majeure mais encore trop souvent négligée, qui correspond à la distribution spatiale de l'activité de l'animal (temps d'activité passé par unité de surface ou de volume). Le domaine vital présente ainsi une structure dynamique émergente qui reflète les stratégies d'utilisation de l'espace que développe l'animal y résidant. On peut alors définir le domaine vital de manière fonctionnelle en associant à tout point de l'espace le pourcentage du temps d'activité et éventuellement le type de comportement manifesté. De nombreux travaux ont cartographié la distribution de l'utilisation de l'espace que les mammifères engendrent au cours de leurs déplacements dans leur domaine vital, en recourant généralement à la méthode des cadrats (voir par exemple Clutton-Brock, 1975, sur le Colobe *Colobus badius*, Laundré & Keller, 1981, sur le Coyote *Canis latrans*, ou Benhamou, 1996a, sur l'Écureuil roux américain *Tamiasciurus hudsonicus*). Différentes méthodes de caractérisation de la structure spatio-temporelle du domaine vital basées sur ce type de représentation ont été proposées (Voigt & Tinline, 1980 ; MacDonald *et al.*, 1980 ; Rasmussen, 1980).

L'étude de la structure spatio-temporelle du domaine vital a permis d'identifier des zones d'activité plus intense entourées par d'autres zones moins visitées. Les zones d'intense activité ont été circonscrites de diverses manières. Samuel *et al.* (1985 ; voir aussi Samuel & Green, 1988) considèrent par exemple que ces zones correspondent simplement à l'ensemble des cadrats où la proportion de temps d'activité est statistiquement supérieure à celle qu'on observerait dans le cas d'une utilisation homogène du domaine vital. Ce type de distinction conduit à une simple partition du domaine vital en deux types de cadrats, selon que leur taux d'utilisation est supérieur ou inférieur au taux moyen. Une plus grande précision est obtenue en considérant les zones d'activité correspondant aux cadrats où le temps d'activité dépasse un seuil donné, fixé empiriquement de manière à ce que la proportion de temps passé dans l'ensemble des cadrats concernés atteigne une certaine valeur. Ainsi, on peut arbitrairement définir un domaine vital « usuel »

comme l'aire minimale sur laquelle l'animal résident passe 95 % de son temps d'activité. Cela permet d'éliminer les zones visitées occasionnellement qui peuvent parfois être très vastes. Des zones d'activité intense peuvent alors être définies en prenant un seuil supérieur, de manière à ne conserver que les cadrats les plus utilisés, correspondant par exemple à 50 % du temps d'activité si l'on veut obtenir une cartographie des aires où l'animal passe globalement la moitié de son temps. Par exemple, dans l'étude que j'ai réalisée sur l'Écureuil roux américain (Benhamou, 1996a), la taille totale (100 % du temps d'activité) des domaines vitaux, mesurée empiriquement à partir du nombre de cadrats de 5×5 m visités au moins une fois, était de l'ordre de 1 à 2 hectares, alors que leur taille usuelle (définie comme l'aire minimale comprenant 95 % du temps d'activité) était de l'ordre de 0,5 à 0,8 hectares. Le rapport entre la taille totale et la taille usuelle était toujours supérieur à 2, ce qui signifie que plus de la moitié de la surface du domaine vital total correspondait à des zones où l'animal passait globalement à peine 5 % de son temps d'activité. Les aires concentrant 50 % du temps d'activité couvraient quant à elles de 500 à 1 300 m² seulement. Il faut noter qu'une telle méthode ne permet d'estimer correctement le domaine vital d'un animal que si l'échantillon des points de localisation est suffisamment important pour que (presque) tous les cadrats potentiellement utilisables aient été visités au moins une fois lors de l'étude.

Il faut également noter que certaines espèces se déplacent préférentiellement sur un réseau de pistes plus ou moins bien défini, comme le montrent notamment les travaux de O'Farrel (1965) sur le Lièvre à raquette (*Lepus americanus*), Adams & Davis (1967) sur le Chien de prairie (*Spermophilus* sp.), Frame (1975) sur la Souris d'Abyssinie (*Arvicanthus abyssinica*), Pearson (1959) sur le Campagnol de Californie (*Microtus californicus*) et le Rat des moissons (*Reithrodontomys megalotis*), Thomson (1982) sur le Rat des bois (*Neotoma lepida*), Rathbun (1979) sur la Musaraigne-éléphant (*Rhynchocyon chrysopygus*), Peters & Mech (1975) et Peters (1979) sur le Loup (*Canis lupus*), Pulliainen (1982) sur la Martre (*Martes martes*) et Jamon (1994) sur le Mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus*). Cela implique que l'utilisation de l'espace est dans ce cas plus ou moins restreinte à la structure dynamique du réseau des pistes.

MODÈLES CIRCULAIRE ET ELLIPTIQUE

Les méthodes déterministes de calcul de la taille des domaines vitaux (en particulier celle du polygone convexe minimal, consistant à relier les points de localisation les plus extérieurs, qui est encore très largement utilisée actuellement ; voir Harris *et al.*, 1990) sont d'un intérêt très limité car elles ignorent complètement la structure spatio-temporelle du domaine vital. L'ensemble des points de localisation d'un animal durant une période donnée, quelle que soit la technique utilisée (piégeage, radio-tracking, observation directe, etc.), ne représente qu'un échantillon de l'ensemble des points de localisation possibles. Lorsqu'on dispose d'un très grand nombre de localisations, il est toujours possible de reconstruire assez fidèlement la structure spatio-temporelle du domaine vital par la méthode des cadrats, et d'en déduire la taille du domaine vital pour un seuil donné du pourcentage du temps d'activité. Cependant, lorsque les données recueillies ne constituent qu'un échantillon de taille modeste, comme c'est notamment le cas avec les données de piégeage-marquage-recapture, une analyse rigoureuse du domaine vital nécessite de recourir à un modèle probabiliste. Ce type de modèle

cherche à approcher au mieux la structure spatio-temporelle du domaine vital. Il permet d'obtenir une représentation continue de la distribution spatiale de l'activité à partir des points de localisation essentiellement discrets. Une telle représentation est nécessaire si l'on veut déterminer certains paramètres comme la forme ou l'aire du domaine vital.

L'approche statistique du domaine vital a été introduite par Hayne (1949). A partir des données de piégeage de petits rongeurs, il a défini le centre d'activité du domaine vital d'un animal comme la moyenne arithmétique bivariée (barycentre) des coordonnées des points de localisation, et noté que l'intensité de l'utilisation de l'espace diminuait plus ou moins régulièrement en fonction inverse de la distance à ce point. Par la suite, Dice & Clark (1953), Harrison (1958) et Burge & Jorgensen (1973) ont obtenu des résultats semblables. Tous ces auteurs ont donc pu formaliser la distribution spatiale de l'activité en fonction de la seule distance au centre d'activité, en y ajustant la loi de densité de probabilité de présence qui leur paraissait empiriquement la plus appropriée. Avec ce type d'approche, l'espace est supposé isotrope. Le domaine vital est donc représenté sous la forme d'une série de cercles concentriques autour du centre d'activité. La taille du domaine vital est alors mesurée de manière opérationnelle par l'aire du cercle contenant un pourcentage donné (e.g., 95 %) du temps d'activité de l'animal considéré. Il faut cependant noter que la notion de centre d'activité constitue un simple concept mathématique qui ne correspond pas nécessairement à l'emplacement d'un gîte (Hayne, 1949 ; Smith *et al.* 1973).

Une première généralisation de cette approche a été introduite par Calhoun & Casby (1958 ; voir aussi Calhoun, 1963), qui ont suggéré d'utiliser la loi normale plutôt que d'ajuster une loi *ad hoc* au cas par cas. L'espace étant encore considéré comme isotrope, le domaine vital est donc toujours appréhendé sous la forme d'une série de cercles concentriques autour du centre d'activité, contenant chacun un pourcentage donné d'activité. Cependant, il est apparu très tôt qu'imposer une forme circulaire constituait une contrainte trop forte, la plupart des domaines vitaux ayant généralement plus une forme allongée dans une direction donnée qu'une forme circulaire (e.g., voir Stumpf & Mohr, 1962). Au plan formel, cette contrainte de circularité a été levée par Jennrich & Turner (1969) et Mazurkiewicz (1969, 1970) qui ont considéré qu'un animal pouvait privilégier une direction de déplacement (dans les deux sens). L'espace est alors considéré comme anisotrope, et le domaine vital est décrit sous la forme d'une série d'ellipses concentriques autour du centre d'activité, et dont les caractéristiques — aire circonscrite pour un pourcentage donné d'activité, orientation du grand axe, et excentricité — sont déterminées par les variances des coordonnées des points de localisation (mesurées sur deux axes orthonormés choisis arbitrairement) et leur covariance (voir Benhamou & Jamon, 1988 pour un résumé de la formulation mathématique). Ce modèle a par la suite été révisé et complété par Koepl *et al.* (1975, 1977) et Madden & Marcus (1978). Par ailleurs, Smith (1983) a proposé un test pour vérifier l'adéquation des données à une distribution normale bivariée. La taille du domaine vital usuel est alors généralement définie par l'aire de l'ellipse contenant 95 % de l'activité, et la zone d'intense activité est délimitée par une ellipse concentrique plus petite, contenant un pourcentage d'activité plus faible, par exemple 62 % (MacDonald *et al.*, 1980, ont choisi ce seuil pour fixer arbitrairement à 1/3 le rapport de l'aire de la zone d'intense activité sur l'aire du domaine vital usuel définie à 95 %). Le modèle elliptique du domaine vital peut aussi reposer sur d'autres lois de probabilité monomodales, par exemple, la loi

exponentielle négative bivariée (Benhamou, 1989). Les équations qui définissent le domaine vital comme une série d'ellipses concentriques restent les mêmes, seules changent les valeurs des coefficients déterminant la taille des ellipses contenant tel ou tel pourcentage de l'activité.

En principe, l'application du modèle elliptique implique que les localisations soient statistiquement indépendantes. C'est généralement le cas avec des données de piégeage, mais non avec des relevés faits à une fréquence relativement élevée par observation directe ou par radio-tracking. Dans ce cas, il peut exister une corrélation importante entre les localisations successives, et la taille du domaine vital risque d'être sous-estimée dès lors que la période de recueil des données est courte, car les localisations tendent à être regroupées à un endroit particulier. Dunn & Gibson (1977) et Dunn & Brisbin (1983) ont proposé une modification, mathématiquement ardue, du modèle elliptique pour tenir compte de cette corrélation. Néanmoins, si la durée de recueil des données est suffisamment longue pour permettre à l'animal d'explorer l'ensemble de son domaine vital, l'auto-corrélation pouvant exister entre les localisations n'a plus vraiment d'influence, et la structure spatio-temporelle du domaine vital peut être établie comme si les points de localisation étaient indépendants. Par ailleurs, certains auteurs (Schoener, 1981 ; Swihart & Slade, 1985a, b) ont proposé une procédure permettant de tester l'indépendance statistique de ces points, même lorsqu'ils ne sont pas distribués selon une loi normale bivariée. Le temps minimum entre deux localisations successives pour que celles-ci soient statistiquement indépendantes peut même être utilisé comme un indice d'intensité de l'utilisation de l'espace (Swihart *et al.*, 1988).

Par simulation numérique, Metzgar (1972) a cependant établi que le modèle elliptique peut conduire à des représentations elliptiques de domaines vitaux circulaires, et Wierzbowska (1975) a montré que ce modèle tend à surestimer la taille réelle des domaines vitaux, et que leur orientation peut être faussée par des localisations excentrées. Néanmoins, Van Winkle (1975) admet que ce modèle est particulièrement bien approprié lorsque l'environnement est homogène. L'étude de Hough (1982) sur le Renard roux (*Vulpes vulpes*) a aussi montré que, par comparaison avec les modèles déterministes développés précédemment, le modèle elliptique produit les meilleures estimations. Il faut cependant reconnaître que le modèle elliptique, ou tout autre modèle basé sur une approche statistique classique, peut conduire à une formalisation aberrante du domaine vital. Ainsi, si le domaine vital présente une forme non convexe (e.g., en croissant ou en parties disjointes), le centre d'activité défini comme le barycentre des points de localisation de l'animal y résidant pourra se trouver en dehors du domaine vital, en un lieu jamais visité. Par ailleurs, le calcul des variances permettant d'estimer la dispersion des points de localisation prend en compte le carré de la distance entre chacun de ces points et le centre d'activité. Cela donne un poids d'autant plus grand aux points les plus excentrés qui correspondent souvent à des sorties occasionnelles hors du domaine vital. Leur prise en compte tend donc à fausser les estimations d'utilisation de l'espace fournies par le modèle elliptique. C'est pourquoi Samuel & Garton (1985) ont proposé une méthode permettant de minorer le poids de ces points.

Malgré tous ses défauts, le modèle elliptique du domaine vital a constitué un apport considérable dans l'étude de l'utilisation de l'espace chez les mammifères. Il permet, d'un point de vue conceptuel, de formaliser la structure spatio-temporelle de tout domaine vital par une loi de densité de probabilité de présence,

et, d'un point de vue pratique, d'en déterminer facilement la taille. Néanmoins, l'utilisation de la loi normale, ou de tout autre type de loi unimodale, apparaît quelque peu restrictive car elle implique des contraintes très fortes sur la forme de la distribution spatiale de l'activité de l'animal. Les études de Calhoun & Casby (1958) et de Calhoun (1963) sur le Rat des moissons (*Reithrodontomys* sp), et de Metzgar (1973) sur la Souris à pieds blancs (*Peromyscus leucopus*) ont indiqué que cette hypothèse d'une distribution normale était acceptable, mais ce n'est pas toujours le cas. En réalité, peu de mammifères paraissent exploiter leur domaine vital à partir d'un gîte central unique. Au contraire, leurs déplacements se polarisent généralement autour de plusieurs lieux attractifs (gîtes principaux et secondaires, zones riches en ressources, points d'eau, etc.). Le pattern d'utilisation de l'espace est par conséquent souvent assez complexe. Ainsi, la structure spatio-temporelle du domaine vital correspond rarement au modèle idéalement simple d'une distribution spatiale du temps d'activité diminuant progressivement avec la distance au centre du domaine vital. Par exemple, les études minutieuses que j'ai réalisées sur les déplacements du Mulot sylvestre en Camargue (Benhamou, 1990) et de l'Écureuil roux américain au Québec (Benhamou, 1996a) ont montré que la structure spatio-temporelle de leur domaine vital ne présentait pas ce type de régularité, même s'il existe toujours une certaine tendance à ce que les zones les plus périphériques soient les moins utilisées. Même chez des espèces disposant d'un gîte central comme le *Tamias rayé* (*Tamias striatus*) la structure spatio-temporelle du domaine vital reste relativement complexe (Getty, 1981a). L'aire correspondant à une intense activité est souvent éclatée en plusieurs zones disjointes et forme donc rarement une seule grande zone compacte au centre du domaine vital.

MÉTHODES STATISTIQUES NON-PARAMÉTRIQUES

En dépit des améliorations qui ont été apportées au modèle elliptique par différents auteurs, l'hypothèse sous-jacente d'un domaine vital organisé suivant une distribution normale bivariée autour d'un gîte central dans un environnement homogène est rarement vérifiée et apparaît donc extrêmement restrictive. C'est la raison pour laquelle plusieurs méthodes statistiques non-paramétriques, ne faisant aucune hypothèse sur la forme de la distribution spatiale de l'activité, ont par la suite été développées. Il ne s'agit plus ici d'essayer d'ajuster au mieux une loi de probabilité connue, loi normale bivariée ou autre, aux points de localisation mais de lisser ces données discrètes pour obtenir une représentation continue de la distribution spatiale de l'activité aussi réaliste que possible, donc sans poser de contrainte de forme a priori. Il convient cependant de noter que les méthodes non-paramétriques supposent, comme le modèle elliptique, que les points de localisation sont statistiquement indépendants.

Une première approche a été développée par Wierzbowska (1972) et Metzgar & Sheldon (1974) pour traiter des données de piégeage. Ces auteurs ont tenté, chacun à leur manière, de relier le nombre moyen de pièges visités par un animal au nombre de pièges présents sur son domaine vital et au nombre total de captures, afin d'estimer asymptotiquement la taille du domaine vital en déduisant le nombre probable de pièges qui y sont disposés. Cette approche prend en compte la structure spatio-temporelle du domaine vital en admettant que tous les pièges présents sur le domaine vital d'un animal n'ont pas la même probabilité d'être visités. Cependant, elle ne permet que d'estimer la taille du domaine vital, et n'apporte aucune information sur la forme de la distribution spatiale de l'activité.

Schoener (1981) a de son côté développé une méthode assez sophistiquée qui permet notamment d'estimer de manière purement empirique la taille des domaines vitaux d'individus pour lesquels on dispose d'un faible nombre de localisations, à partir de l'estimation de certains paramètres obtenus sur des individus de la même population pour lesquels on dispose d'un plus grand nombre de données. Cependant cette méthode cherche seulement à estimer la taille d'un domaine vital de la manière la plus juste possible. Elle ne produit des informations sur la forme de la distribution de l'activité que de manière indirecte par le biais du rapport entre sa « longueur » et sa « largeur » et du coefficient d'asymétrie de la distribution de la distance en ligne droite entre le centre d'activité et chacun des points de localisation.

Ford & Krumme (1979 ; voir aussi Ford & Myers, 1981) ont proposé quant à eux une méthode permettant de déterminer la structure spatio-temporelle d'un individu-type moyen à partir de données de localisation concernant toute une population (réduite éventuellement à un seul individu). Cette méthode repose sur la distribution des distances entre relocalisations successives. Elle présente l'avantage de ne pas nécessiter beaucoup de données par individu, mais elle gomme alors toute spécificité individuelle en mélangeant les données concernant l'ensemble de la population. Cette méthode fournit ainsi une estimation globale de la taille du domaine vital correspondant à l'aire minimale, sans contrainte de forme, contenant un pourcentage donné (e.g. 95 %) de l'activité de l'individu-type. Il s'agit cependant d'une méthode extrêmement lourde à exécuter. En particulier, elle demande des moyens de calcul croissant exponentiellement avec la précision que l'on veut obtenir.

Une autre méthode consiste à représenter la structure spatio-temporelle du domaine vital à l'aide d'une transformation de Fourier bidimensionnelle. Pour cela, la densité de probabilité de présence de l'animal sur le plan est décomposée sous la forme d'une série d'ondes sinusoïdales de différentes fréquences. Le lissage des données est obtenu en éliminant les fréquences les plus élevées, supérieures à une valeur seuil fixée de manière objective. Cette méthode au demeurant très élégante n'est cependant pas facile à mettre en œuvre en raison de sa complexité mathématique. C'est sans doute pourquoi elle a été très peu utilisée dans les études sur le domaine vital depuis qu'elle a été proposée par Anderson (1982) il y a plus de 15 ans.

La méthode introduite par Dixon & Chapman (1980 ; voir aussi Samuel & Garton, 1987) est particulièrement intéressante. Elle consiste à recourir aux moments statistiques d'ordre -1 plutôt qu'à ceux d'ordre 2 classiquement utilisés par les méthodes statistiques paramétriques. Pour un nuage de points de localisation quelconque, le moment d'ordre n par rapport à un lieu donné est défini comme la moyenne des distances élevées à la puissance n entre ce lieu et chaque point de localisation. La moyenne arithmétique bivariée (barycentre) correspond ainsi au lieu où le moment d'ordre 2 est minimal. Les ensembles de lieux pour lesquels ce moment est égal à une valeur donnée supérieure à ce minimum forment une série de cercles concentriques d'autant plus grands que la valeur choisie est élevée. Les ensembles de lieux pour lesquels le moment d'ordre -1 vaut une valeur donnée dessinent quant à eux une série de contours aux formes variées qui épousent bien la forme du nuage de points. Ces contours contiennent une fraction des points d'autant plus grande que la valeur choisie est faible. Le lieu pour lequel cette valeur est maximale correspond à ce qu'on appelle la moyenne harmonique. Contrairement au calcul de la moyenne arithmétique (qui prend en compte le carré

des distances), celui de la moyenne harmonique (qui prend en compte l'inverse des distances) confère de fait une importance décroissante aux localisations les plus excentrées. De plus, la moyenne harmonique est nécessairement localisée au sein du nuage des points de localisation, même si celui-ci présente une forme concave. Dans le cas où le nuage de points est formé de plusieurs parties disjointes, le moment d'ordre -1 prend sa valeur maximale en autant de lieux, définissant une moyenne harmonique au sein de chaque partie, et les contours correspondant à des moments de valeur légèrement inférieure épousent séparément chacune d'entre elles. Malgré certains problèmes d'utilisation pratique (liés notamment à la valeur infinie que prend le moment d'ordre -1 au niveau même des points de localisation), les avantages de cette méthode ont été soulignés à la fois sur des exemples de terrain (Harris *et al.*, 1990) et sur des exemples fictifs simulés sur ordinateur (Boulanger & White, 1990).

Le calcul de la moyenne harmonique ne constitue en fait qu'un cas particulier d'une méthode générale d'estimation de densité locale de probabilité de présence, appelée méthode de « germe » (*kernel method*), sans néanmoins en posséder toutes les propriétés mathématiques. Worton (1987, 1989, 1995a) a donc proposé d'utiliser une fonction de « germe » usuelle, dont la formulation précise importe d'ailleurs peu, plutôt que le moment d'ordre -1 , pour estimer la densité locale de l'activité de l'animal en tous points. Cette méthode permet ainsi de reconstruire la distribution spatiale de l'activité sur le domaine vital, et donc de tracer les contours (sans aucune contrainte de forme) contenant un pourcentage donné de l'activité. Elle présente de plus l'avantage de fournir directement des estimations en terme de densité de probabilité, et évite le problème posé par le calcul de la moyenne harmonique avec des distances pratiquement nulles (moment d'ordre -1 tendant vers l'infini). Par contre elle est plus délicate à mettre en œuvre car elle nécessite la détermination de la valeur optimale d'un coefficient de lissage (voir Worton, 1995a).

Signalons aussi que Worton (1995b) a récemment reconsidéré par une démarche particulièrement novatrice la méthode du polygone convexe minimal. Il s'agit en fait simplement d'appliquer cette méthode de manière itérative en considérant à chaque fois les points de localisation intérieurs restants, c'est-à-dire ceux qui ne sont pas déjà reliés entre eux par les polygones de taille supérieure. La structure spatio-temporelle du domaine vital apparaît alors sous la forme d'une série de polygones imbriqués les uns dans les autres comme des pelures d'oignons. Cette représentation n'est évidemment valide que si la structure spatio-temporelle n'est ni concave ni formée de parties disjointes. Dans ce cadre, cet auteur a montré par simulation numérique que l'aire du polygone contenant 50 % de l'activité permet d'obtenir simplement, après correction par un facteur dépendant du nombre de localisations effectives, une bonne approximation de l'aire réelle où l'animal a passé la moitié de son temps d'activité.

Il faut également noter que, d'une manière générale, si l'on souhaite seulement comparer les tailles des domaines vitaux (e.g., de différents individus à un même moment, ou d'un même individu à différentes saisons), le choix de l'aire contenant 50 %, plutôt qu'une valeur élevée comme 95 %, du temps d'activité apparaît plus approprié, quelle que soit la méthode d'estimation du domaine vital utilisée. En effet, de faibles variations de la forme de la queue de la distribution spatiale de l'activité peuvent induire de grandes variations de la surface des contours les plus externes. Or les estimations concernant la queue de la distribution sont rarement fiables du fait de la faible densité de données à ce niveau. En

éliminant cette queue, le choix d'une valeur de 50 % paraît ainsi plus judicieux (Anderson, 1982 ; Worton, 1987). Il faut cependant être bien conscient que résumer l'ensemble des données de localisation à un simple indice mesurant l'aire minimale correspondant à un pourcentage donné du temps d'activité (95 %, 50 % ou autre) est une démarche extrêmement réductrice qui néglige énormément d'informations, notamment la forme du domaine vital. Cela n'est donc raisonnablement envisageable qu'à des fins comparatives.

LE DOMAINE VITAL COMME STRUCTURE ÉMERGENTE

Au delà de la représentation la plus juste possible de la distribution spatiale de l'activité que l'on peut obtenir à partir d'un échantillon de localisations, la structure spatio-temporelle du domaine vital doit surtout être conceptualisée comme une structure émergente, résultant du pattern de déplacement de l'animal considéré. D'une certaine manière c'était le cas avec les modèles probabilistes circulaire et elliptique, l'animal étant supposé polariser ses déplacements autour d'un gîte central. Le peu de réalisme de la contrainte d'une distribution normale bivariée de l'activité centrée sur un gîte unique a conduit de nombreux auteurs à proposer des méthodes statistiques non paramétriques pour estimer au mieux la structure spatio-temporelle du domaine vital sans contrainte de forme. Ces méthodes permettent généralement d'obtenir une bonne représentation mathématique de la structure spatio-temporelle du domaine vital, mais elles ignorent néanmoins complètement le comportement de déplacement qui l'a engendrée. L'idéal est bien sûr de disposer d'assez de données sur les déplacements eux-mêmes pour pouvoir déduire directement la distribution spatiale de l'activité (e.g. Siniff & Jessen, 1969 ; Benhamou, 1990, 1996a), mais c'est rarement le cas. Une approche intermédiaire consiste à incorporer des informations sur l'utilisation locale de l'espace dans un modèle général du domaine vital. Ce type d'approche demande donc bien plus d'informations que les seuls points de localisation.

Ainsi Getty (1981b) propose-t-il, pour une espèce qui organise ses déplacements autour d'un gîte central, de partir d'une formalisation basée sur une distribution spatiale normale circulaire de l'activité. Cette distribution régulière est alors déformée localement en n'attribuant pas le même attrait à tout lieu. L'attrait d'un lieu donné est supposé être fonction à la fois de son intérêt propre, lié à sa richesse en ressources, et à la compétition que peut y subir l'animal considéré de la part de concurrents. Bien évidemment, l'application d'un tel modèle nécessite qu'on soit à même de déterminer l'attraction qu'exerce tel ou tel type de lieu pour un individu donné.

Peut-être le modèle le plus intéressant a-t-il été proposé par Don & Rennolls (1983). Ces auteurs sont partis du constat que beaucoup de mammifères distribuent leur activité autour de plusieurs centres d'intérêt (plutôt qu'un gîte central unique) qui exercent chacun une attraction plus ou moins importante. Ils proposent donc de formaliser la distribution spatiale de l'activité sous la forme d'une combinaison linéaire de distributions normales circulaires. Chaque distribution élémentaire est centrée sur un centre d'intérêt particulier. Elle est caractérisée par une variance propre, et sa contribution dans la combinaison linéaire est pondérée par l'attraction relative qu'exerce le centre d'intérêt sur lequel elle est centrée. Les centres d'intérêt doivent être déterminés comme tels sur la base de critères comportementaux, et non pas sur une simple base statistique. Dans le cas le plus simple où il

n'existe qu'un seul centre d'intérêt, on retrouve le modèle circulaire proposé par Calhoun & Casby (1958), à la différence près que le centre d'intérêt doit avoir été déterminé sur une base comportementale préalablement à l'application du modèle, plutôt que postérieurement comme le barycentre de la distribution des points de localisation (correspondant au centre d'activité). Dans le cas où plusieurs centres d'intérêt coexistent, le modèle est alors à même de représenter la structure spatio-temporelle du domaine vital fidèlement, quelle que soit sa forme particulière. La seule difficulté réside dans la détermination des deux paramètres caractérisant chaque distribution élémentaire — à savoir sa variance et son poids relatif — à partir des données de localisation. En effet, cela implique de recourir à une méthode statistique de maximisation de la vraisemblance qui est un peu délicate à utiliser. Néanmoins, le fait que ce modèle relie explicitement la structure spatio-temporelle du domaine vital au pattern de déplacement en facilite grandement l'interprétation biologique.

STRUCTURE OLFACTIVE

Au cours de leurs déplacements, les mammifères terrestres (et semi-aquatiques) marquent olfactivement leur domaine vital par leurs produits d'élimination (fèces, urine) et par des phéromones spécifiques (exsudats glandulaires). Ce comportement de marquage est à l'origine d'une véritable structure olfactive du domaine vital, reflétant plus ou moins sa structure spatio-temporelle. Ce comportement conduit en effet à une répartition du marquage sur l'ensemble du domaine vital, avec généralement une concentration plus importante là où les animaux passent le plus de temps, comme l'attestent les travaux de Mykytowycz (1965, 1968), Mykytowycz & Gambale (1969) et Sneddon (1991) sur le Lapin (*Oryctolagus cuniculus*), Stoddard (1970) sur le Campagnol terrestre (*Arvicola terrestris*), Wolton (1985) sur le Mulot sylvestre, Muller-Schwarze & Heckman (1980) et Svendsen (1980) sur le Castor du Canada (*Castor canadensis*), MacDonald *et al.* (1984) sur le Cabiari (*Hydrochoerus hydrochaeris*), Ouellet & Ferron (1988) sur la Marmotte monax (*Marmota monax*), Charles-Dominique (1977) sur le Galago (*Galago alleni*), Yoneda (1984) et Bartecki & Heymann (1990) sur le Tamarin à tête brune (*Sanguinus fuscicollis*), Goddard (1967) sur le Rhinocéros noir (*Diceros bicornis*), Walther (1978) sur la Gazelle de Thomson (*Gazella thomsoni*), Franklin (1980) sur la Vigogne (*Vicugna vicugna*), Mills *et al.* (1980) et Gorman & Mills (1984) sur la Hyène brune (*Hyaena brunnea*), Bearder & Randall (1978) et Mills & Gorman (1987) sur la Hyène tachetée (*Crocuta crocuta*), Bearder & Randall (1978) sur la Civette africaine (*Civettictis civetta*), Kruuk & Hewson (1978) sur la Loutre commune (*Lutra lutra*), Arden-Clarke (1986) sur la Loutre du Cape (*Aonyx capensis*), Pulliainen (1980, 1982) sur la Martre (*Martes martes*), Lamprecht (1979) sur l'Otocyon (*Otocyon megalotis*), MacDonald (1979a, 1980) sur le Renard roux, et Barette & Messier (1980) sur le Coyote.

Cependant, certaines espèces territoriales apparaissent intensifier leur marquage olfactif à la périphérie de leur territoire, comme en témoigne les études de Peters & Mech (1975) sur le Loup (mais voir Barrette & Messier, 1980 qui ont indiqué qu'il pourrait s'agir d'un artefact d'ordre méthodologique), MacDonald (1979b) sur le Chacal doré (*Canis aureus*), Bowen & McTaggart Cowan (1980) sur le Coyote (*Canis latrans*), Kruuk & Sands (1972) et Richardson (1990, 1991) sur le Protèle (*Proteles cristatus*), Kruuk (1978) et Roper *et al.* (1986, 1993) sur le

Blaireau européen (*Meles meles*), Smith *et al.* (1989) sur le Tigre (*Panthera tigris*), Gosling (1981) sur la Gazelle de Waller (*Litocranius walleri*), et Byers (1985) sur le Pécari à collier (*Tayassu tajacu*). Cette répartition du marquage olfactif est généralement interprétée comme un moyen pour indiquer les limites du territoire aux intrus de la même espèce (voir cependant Eisenberg & Kleiman, 1972). Un tel marquage ne constitue pas pour les intrus une barrière infranchissable, mais seulement une information leur indiquant qu'ils pénètrent sur un territoire étranger (Jonhson, 1973 ; Rothman & Mech, 1979 ; Bowen & McTaggart Cowan, 1980 ; Wells & Bekoff, 1981). Peters & Mech (1975) et Rothman & Mech (1979) ont également suggéré que les loups établissent leur domaine vital en cherchant un espace libre, c'est à dire non marqué, entre les domaines vitaux marqués de leurs congénères. Au delà de sa fonction sociale dans la délimitation territoriale, le marquage olfactif périphérique indique également à l'individu y résidant les limites de son propre territoire, et peut ainsi renforcer son attachement à cette zone particulière de l'espace.

Le comportement de marquage olfactif présente certainement de multiples fonctions. Il pourrait trouver son origine dans la miction et la défécation d'individus effrayés, et aurait ensuite évolué vers un système complexe de communication olfactive (Kleiman, 1966 ; Eisenberg & Kleiman, 1972). L'imprégnation olfactive de leur domaine vital par leur propre odeur aurait ainsi eu chez les mammifères terrestres une première fonction de familiarisation et de sécurisation qui a été soulignée par de nombreux auteurs (Kleiman, 1966 ; Ewer, 1968 ; Mykytowycz & Gambale, 1969 ; Ralls, 1971 ; Mykytowycz, 1972 ; Mykytowycz *et al.*, 1976 ; Svendsen, 1980). En particulier, cette imprégnation olfactive constitue sans aucun doute un moyen important pour stabiliser l'activité sur le domaine vital. Le comportement de marquage pourrait également avoir une fonction d'orientation au sein du domaine vital, comme l'ont suggéré de nombreux auteurs à propos d'espèces de mammifères très variées (Goddard, 1967 ; Epple, 1974 ; Walther, 1978 ; Buchler, 1980 ; Franklin, 1980 ; Muller-Schwarze & Heckman, 1980 ; Wells & Bekoff, 1981 ; Pulliainen, 1982 ; Hurst, 1987). Dans leur revue de question sur les différents aspects du marquage olfactif, Eisenberg & Kleiman (1972), Johnson (1973), Mykytowycz (1974), Henry (1977), Gosling (1982) et Muller-Schwarze (1983) soulignent d'ailleurs ces deux rôles — mise en confiance et orientation — inhérents à l'auto-destination du comportement de marquage. Ce comportement aurait ainsi une fonction fondamentale dans l'organisation spatiale des mammifères terrestres, en leur permettant en particulier de stabiliser et d'orienter leurs déplacements sur leur domaine vital, et d'assurer ainsi leur sédentarité.

EXPLOITATION ÉNERGÉTIQUE

Compte tenu de l'important pourcentage du temps d'activité consacré au comportement d'approvisionnement (recherche de nourriture et alimentation), la structure spatio-temporelle du domaine vital correspond essentiellement à la distribution spatiale de ce comportement. Bien que le concept de domaine vital n'implique en rien l'existence d'un gîte central unique, le problème théorique de l'exploitation optimale des ressources énergétiques du domaine vital a été abordé essentiellement dans ce cadre qui correspond bien à certaines situations comme celle d'un oiseau devant nourrir ses petits restés au nid. Le problème reste

néanmoins complexe et a donc surtout été abordé dans le contexte simplifié d'un environnement homogène. La forme du domaine vital tend alors à être de forme circulaire (ou hexagonale, si le domaine vital forme un territoire défendu ; voir Covich, 1976). Un premier modèle, développé par Andersson (1978), considère un animal exploitant un environnement homogène à partir d'un gîte central où il y rapporte de la nourriture suivant un trajet retour rectiligne. Selon ce modèle, le temps optimal de recherche par unité de surface diminue pratiquement linéairement avec la distance au gîte, avec une pente d'autant plus importante que la densité des ressources est élevée. La distribution spatiale de ce temps, c'est à dire finalement la structure spatio-temporelle du domaine vital, serait donc de type conique. La taille du domaine vital est alors définie par la distance limite au delà de laquelle le temps de recherche devient nul, et cette distance est d'autant plus grande que la densité des ressources est faible (voir cependant Aronson & Givnish, 1983, qui prédisent ce type de distribution en l'absence de critère d'optimisation).

Le modèle développé par Ford (1983) considère l'exploitation, à partir d'un gîte central, d'un environnement hétérogène, formé d'un ensemble de zones d'approvisionnement disjointes bien définies, par un animal omniscient, supposé connaître, grâce à l'expérience qu'il a de son environnement, la densité et le taux de renouvellement des ressources ainsi que l'emplacement de chacune des zones d'approvisionnement, et également se souvenir du moment auquel il les a exploitées pour la dernière fois. Le circuit optimal (c'est-à-dire qui maximise le taux d'acquisition d'énergie) à partir du gîte central est déterminé par un examen exhaustif de tous les circuits possibles. Ce modèle prédit globalement que le temps optimal de recherche par unité de surface est d'autant plus faible que la distance au gîte central est élevée. Il indique que l'animal devrait visiter un plus grand nombre de zones d'approvisionnement au cours d'un même circuit lorsque la densité des ressources est plus faible. Il indique aussi que l'animal devrait effectuer un plus grand nombre de circuits successifs différents lorsque le taux de renouvellement des ressources est faible. La taille du domaine vital devrait donc varier en fonction inverse à la fois de la densité et du taux de renouvellement des ressources, mais pour des raisons différentes.

Il est clair cependant que l'exploitation par les mammifères de leur domaine vital est bien plus complexe que ces modèles peuvent le laisser supposer. En particulier, la présence de nombreux gîtes potentiels, ou de nombreux points d'attraction autour desquels l'animal est susceptible de polariser son activité, rend la formalisation de l'exploitation du domaine vital extrêmement difficile. Il faut donc bien reconnaître que les mécanismes comportementaux sous-jacents restent en grande partie méconnus. Ainsi, même lorsque les déplacements journaliers d'un animal ont pu être minutieusement relevés (e.g. Benhamou, 1996a), il demeure difficile de déterminer dans quelle mesure cet animal optimise la distribution spatiale de son activité d'approvisionnement car les modèles d'optimisation jusqu'alors développés (voir Benhamou, 1993, et Cézilly & Benhamou, 1996, pour des revues récentes en français sur cette question) sont encore incapables d'aborder de manière réaliste ce type de situation complexe rencontrée en milieu naturel.

ORIENTATION ET MAINTIEN DE LA SÉDENTARITÉ

PROBLÈME GÉNÉRAL DE L'ORIENTATION DANS LE DOMAINE VITAL

L'existence même d'un domaine vital témoigne de la capacité de l'animal y résidant de restreindre ses déplacements sur une portion limitée de l'espace. Cette

capacité repose sur des mécanismes d'orientation plus ou moins complexes qui lui permettent ainsi d'assurer sa sédentarité. De fait, les animaux ne possédant pas cette capacité sont irrémédiablement condamnés à une vie erratique. L'attachement d'un animal à un site particulier est d'ailleurs à la base des expériences de retour au gîte, consistant à capturer un animal dans son domaine vital et à le relâcher ensuite en dehors, qui ont été menées chez de nombreux groupes d'animaux (voir le livre édité par Papi, 1992, et notamment le chapitre de Bovet, 1992, sur les mammifères) afin de clarifier les mécanismes d'orientation qui sont utilisés à très grande distance (par rapport à la taille du domaine vital) par un animal lorsqu'il effectue une sortie temporaire hors de son domaine vital, ou lors d'une migration saisonnière entre un domaine vital d'hiver et un domaine vital d'été. Les capacités d'orientation des mammifères dans ce cadre restent encore très mal connues et largement controversées. Les mécanismes d'orientation à très grande distance, s'il en existe, ne sont d'ailleurs pas nécessairement les mêmes que ceux utilisés à l'intérieur du domaine vital (Jamon & Benhamou, 1989 ; Bovet, 1992). En revanche, les capacités d'orientation des mammifères à l'intérieur de leur domaine vital, et par là même, leurs capacités de s'attacher à un site particulier, ne font aucun doute. Cependant, les mécanismes sous-jacents ne sont toujours pas clairement élucidés.

La manière la plus simple (bien que peu réaliste en ce qui concerne les mammifères) d'envisager l'émergence de la structure spatio-temporelle du domaine vital revient à considérer qu'elle est générée par un processus de polarisation des déplacements autour d'un gîte central. Cette approche a été initialement développée au plan théorique par Holgate (1969) et par Siniff & Jessen (1969). Le modèle de Holgate correspond à une marche au hasard centralement biaisée sur un treillis à maille carrée : à chaque itération, la probabilité de faire un pas permettant de se rapprocher d'un point représentant le gîte est plus élevée que celle de faire un pas permettant de s'éloigner de ce point. Cet auteur a montré que la simple application de cette règle conduit bien l'animal à retourner périodiquement à son gîte. Le modèle de Siniff & Jessen est de la même veine. Il est cependant plus réaliste dans la mesure où le déplacement suit un mode continu paramétré par des valeurs qui ont été préalablement estimées à partir de l'étude de déplacements réels de renards et de lièvres. Ces auteurs établissent alors par simulation sur ordinateur que leur modèle peut générer une structure spatio-temporelle du domaine vital assez semblable à celle obtenue à partir des déplacements réels des animaux par le biais d'une distribution de probabilité rendue assymétrique, la probabilité de se rapprocher de zones déjà visitées étant fixée à une valeur plus importante que celle de s'en éloigner. Cependant, dans ces deux modèles, les probabilités des différentes directions de déplacement sont fixées arbitrairement. Les mécanismes comportementaux qui pourraient conduire à une distribution de probabilité adéquate sont donc complètement ignorés.

MÉCANISME CLINOCINÉTIQUE D'ORIENTATION OLFACTIVE

La clinocinèse différentielle constitue un mécanisme comportemental élémentaire qui permet de contrôler la distribution de probabilité des différentes directions de déplacement. Ce mécanisme consiste en une régulation de la sinuosité d'un trajet (voir Bovet & Benhamou, 1988, pour une définition formelle) en fonction des variations de l'intensité du stimulus perçues au cours du

déplacement. Il nécessite pour fonctionner un champ de gradient de stimulation, c'est à dire un stimulus physique ou chimique dont l'intensité varie au moins grossièrement de façon monotone dans l'espace. Il permet alors facilement à un animal d'orienter son déplacement dans la direction du gradient (Benhamou & Bovet, 1989, 1991). Pour rendre compte simplement de l'orientation et de la stabilisation des déplacements sur une zone limitée de l'espace par un mécanisme de ce type, il suffit d'envisager l'existence d'un stimulus dont l'intensité diminue progressivement en fonction de la distance au gîte. Un animal qui se déplace en régulant la sinuosité de son trajet selon un mécanisme clinocinétique différentiel est alors conduit à effectuer des boucles de déplacement le ramenant périodiquement au voisinage de son gîte (Benhamou, 1989).

La structure spatio-temporelle du domaine vital engendrée par ce type de déplacement ressemble à un cône centré sur le gîte, dont la taille dépend directement des paramètres de déplacement choisis (sinuosité de base et facteur clinocinétique). Admettons que l'animal considéré dépose régulièrement des marques olfactives au cours de ses déplacements comme cela semble le cas chez beaucoup d'espèces de mammifères terrestres. Il va alors engendrer un champ de gradient de stimulation olfactif reflétant la structure spatio-temporelle du domaine vital, c'est à dire le type même de champ dont il a besoin pour stabiliser son activité en utilisant un mécanisme clinocinétique différentiel. Les marques olfactives sont volatiles et l'animal va les renouveler régulièrement au cours de ses déplacements. Le système animal-domaine vital ainsi formalisé est donc parfaitement autonome : l'animal marque là où il se déplace et se déplace là où il a marqué. Que les structures spatio-temporelle et olfactive du domaine vital soient le reflet l'une de l'autre confère à ce modèle une grande plasticité. Il peut ainsi rendre compte de l'autostabilisation des déplacements des mammifères terrestres sur leur domaine vital dans des conditions variées. Dans le cas le plus simple jusqu' alors envisagé, l'espace est supposé isotrope et le domaine vital résultant est circulaire, centré sur un gîte unique. La contrainte d'isotropie peut être facilement levée et le domaine vital est alors formalisé par un modèle probabiliste elliptique (voir Benhamou, 1989). De plus, la contrainte d'un gîte central unique peut aussi être abandonnée au profit de la vue plus réaliste d'une polarisation des déplacements autour de plusieurs points attractifs.

Le modèle clinocinétique d'orientation olfactive permet ainsi de donner une certaine consistance à l'hypothèse selon laquelle les mammifères terrestres pourraient utiliser leur propre marquage olfactif pour s'orienter dans leur domaine vital. Il permet également de montrer que le phénomène de l'orientation et la stabilisation des déplacements sur une portion limitée de l'espace ne nécessite pas nécessairement de représentations spatiales.

REPRÉSENTATIONS SPATIALES

D'autres mécanismes d'orientation plus sophistiqués, reposant sur des représentations spatiales, sont cependant clairement impliqués. L'hypothèse la plus communément avancée, souvent implicitement d'ailleurs, est souvent formulée en termes assez vagues, comme « l'animal connaît son environnement » ou « le domaine vital constitue une aire familière ». Certes, les capacités de mémoire spatiale des mammifères ont été mises en évidence depuis longtemps au laboratoire. Ainsi, dans le cadre des stratégies de recherche de nourriture, Olton *et*

al. (1981) ont indiqué que les mammifères utiliseraient leur mémoire spatiale pour revenir aux endroits présentant un important taux de renouvellement des ressources et ne pas revenir là où ce taux est faible ou nul. De plus, la popularisation par O'Keefe & Nadel (1978) et récemment par Gallistel (1990) du concept psychobiologique de carte cognitive introduit par Tolman (1948) a finalement renforcé l'idée que les mammifères pouvaient utiliser leur mémoire spatiale pour construire mentalement une représentation cartographique de leur domaine vital (voir Peters, 1973, 1979 ; Sigg & Stolba, 1981 ; Fabrigoule & Maurel, 1982 ; Boesch & Boesch, 1984). Une telle représentation est assimilable au concept de carte-mosaïque développée par ailleurs par Walraff (1974, 1985, 1990) et Wiltschko & Wiltschko (1978, 1982). Selon ce concept, un animal est supposé construire une représentation cartographique de son domaine vital en rassemblant mentalement les parties restreintes définies par les repères perceptibles de lieux donnés. En effet, un animal ne peut généralement percevoir simultanément qu'une petite partie des objets marquants — troncs d'arbres, rochers, etc. — qui vont lui servir de repères, généralement ceux qui sont les plus proches (les plus lointains étant masqués). En considérant les repères qui sont perçus de différents lieux, et/ou en prenant en compte le déplacement qu'il a effectué pour se rendre d'un lieu à un autre, un animal peut théoriquement assembler mentalement les différents sous-ensembles de repères de manière à former une représentation globale de l'espace exploré (voir Worden, 1992), sous la forme d'une carte cognitive spécifiant les positions relatives des repères les uns par rapport aux autres, indépendamment de sa propre position dans l'espace. Des travaux récents effectués au laboratoire sur des rongeurs ont cependant montré que cette possibilité théorique n'était soutenue par aucune preuve expérimentale (Alyan, 1994 ; Benhamou, 1996b ; Benhamou & Poucet, soumis pour publication). L'hypothèse d'une représentation globale du domaine vital doit donc pour l'instant être écartée.

Il n'en demeure pas moins que les mammifères sont parfaitement capables de se représenter des lieux individuels, selon deux modes différents, égocentrique et exocentrique (voir Benhamou & Poucet, 1995, et Benhamou, 1997a). Dans le mode de représentation égocentrique, un animal mémorise sous forme vectorielle (en direction et distance) l'emplacement de son point de départ par rapport à sa propre position, en intégrant le chemin parcouru depuis ce point. Partant de son gîte, cet animal pourrait donc effectuer des boucles de déplacements autour de l'emplacement ainsi mémorisé du gîte. La capacité des mammifères à intégrer leur trajet sur de courtes distances a été mise en évidence chez différentes espèces comme la Gerbille de Mongolie (*Meriones unguiculatus* ; Mittelstaedt & Mittelstaedt, 1980, 1982), le Hamster doré (*Mesocricetus auratus* ; Etienne *et al.*, 1986, 1988 ; Séguinot *et al.*, 1993), la Souris commune (*Mus musculus* ; Alyan & Jander, 1994 ; Alyan, 1996), le Rat brun (*Rattus norvegicus* ; Potegal, 1982 ; Benhamou, 1997b) et le Chien (*Canis familiaris* ; Séguinot *et al.*, 1998). Elle paraît cependant insuffisante pour expliquer l'orientation à l'échelle du domaine vital et le maintien de la sédentarité pour deux raisons. D'une part, le processus d'intégration du trajet semble incapable de gérer plusieurs lieux simultanément, et ne pourrait donc s'appliquer qu'au cas particulier d'un animal organisant ses déplacements exclusivement autour d'un gîte unique. D'autre part, chez les espèces, incluant la plupart des mammifères, qui ne peuvent utiliser que des informations endogènes (e.g. vestibulaires) pour estimer leurs changements de direction, ce processus présente la tendance intrinsèque à accumuler les erreurs d'estimation au fur et à mesure du déplacement (Barlow, 1964 ; Etienne *et al.*, 1988 ; Benhamou *et al.*,

1990). Ainsi, l'intégration du chemin peut être considéré comme le principal processus d'orientation sur lequel se basent certaines fourmis capables d'utiliser une boussole solaire pour retourner en ligne droite à leur gîte central sur de grandes distances (Wehner & Wehner, 1986, 1990). En revanche, chez les mammifères terrestres, l'intégration du trajet pourrait n'avoir qu'un rôle marginal limité à l'orientation lors de déplacements à petite échelle.

Dans le mode de représentation exocentrique, le système de référence est constitué par des repères proches. Il existe de nombreuses preuves expérimentales de la capacité des mammifères de se représenter ainsi l'emplacement de nombreux lieux ainsi que leur propre position dans l'espace, et les mécanismes neurobiologiques sous-jacents commencent à être élucidés, au moins chez le rat (voir Poucet, 1993, et Poucet & Benhamou, 1997). Ce mode de représentation ne permet cependant à un animal de s'orienter vers un lieu donné que si au moins certains repères qui sont perceptibles de ce lieu le sont également de sa position courante. Comme seuls les repères proches sont à même de fournir un adressage suffisamment précis de l'emplacement d'un lieu, le mode de représentation exocentrique ne peut être opérationnel qu'à petite échelle, à l'intérieur d'un sous-espace local entourant un lieu donné. Pour que ce type de représentation puisse lui être utile à l'échelle de son domaine vital, un animal devrait être capable de construire mentalement une représentation globale, de type carte-mosaïque, à partir des différents sous-espaces locaux ayant des repères en commun. Il serait alors en mesure d'établir la relation spatiale entre l'emplacement d'un but donné et son propre emplacement courant même si les deux emplacements sont suffisamment éloignés pour être adressés dans deux sous-espaces sans aucun repère en commun. Comme nous l'avons vu, il s'agit là d'une possibilité seulement théorique qui n'a encore été établie expérimentalement chez aucune espèce (en dehors de l'espèce humaine).

PROCESSUS ASSOCIATIFS À LONGUE PORTÉE

Les conclusions négatives quant à l'utilisation des modes de représentation égocentrique et exocentrique local dans les déplacements à grande échelle, et l'absence de preuve expérimentale quant à l'utilisation d'une représentation exocentrique globale, ne doivent cependant pas conduire à considérer que le maintien de la sédentarité et l'orientation dans le domaine vital ne reposent que sur un simple mécanisme de clinocinèse différentielle basé sur un champ de gradient olfactif auto-généré. L'orientation olfactive joue certainement un rôle important. Néanmoins, la flexibilité avec laquelle les mammifères peuvent contrôler leurs déplacements dans leur domaine vital, et qui a conduit de nombreux auteurs à promouvoir l'idée d'une carte cognitive globale, indique à l'évidence la mise en œuvre de certains processus d'orientation de nature cognitive mais non nécessairement cartographique. En fait, il existe au moins deux types de processus de mémorisation visuo-spatiale qui peuvent, au moins théoriquement (en attendant une confirmation expérimentale), contrôler les déplacements à l'échelle du domaine vital.

Le premier, de nature essentiellement topologique, implique l'utilisation d'un réseau de routes connectant les lieux importants du domaine vital. Cette approche a été malheureusement très peu développée. On en trouve cependant des éléments dans les travaux de Deuch (1960), de Poucet (1993) et de Jamon (1994). L'idée

qu'un animal puisse apprendre des routes, c'est à dire à effectuer certaines séquences de mouvements en réponse à la perception successive de certains indices, est déjà ancienne (voir O'Keefe & Nadel, 1978). La mémorisation d'une route s'apparente à un chaînage stimulus-réponse-stimulus. Ce processus est en lui-même d'un intérêt limité car il ne permet que de se rendre à un lieu donné à partir d'un autre lieu donné. On peut néanmoins imaginer que les mammifères sont capables de mémoriser un réseau de routes, c'est à dire d'associer à un point de choix (l'endroit où deux ou plusieurs routes se croisent) les différentes destinations possibles selon la direction prise. Il s'agit finalement là d'un simple apprentissage conditionnel qui ajoute toute la plasticité nécessaire à un système de routes individuelles initialement rigide, et qui peut donc donner l'illusion que l'animal a établi une carte cognitive globale de son domaine vital.

Le second type de processus est lui de nature métrique. Il consiste pour l'animal à associer à tout lieu important la direction et la distance des autres lieux importants qui ne sont pas directement perceptibles à partir de chacun d'eux. Au départ, on peut imaginer qu'un animal quittant un lieu important donné mémorise l'emplacement de ce lieu en mode égocentrique par intégration du trajet. Arrivé à un autre lieu important, il associe la direction et la distance du lieu de départ à la configuration du lieu d'arrivée. L'animal peut construire ainsi progressivement un système de « tables d'orientation », chacune indiquant les directions et les distances où se situent les autres (Benhamou *et al.*, 1990 ; Benhamou, 1997a). Un tel système présente les mêmes potentialités qu'une carte cognitive globale du domaine vital, mais repose exclusivement sur des processus (intégration du trajet, mémoire associative) dont l'existence a par ailleurs été démontrée expérimentalement. En particulier, il n'implique en rien l'existence, non démontrée, d'un processus d'adressage global pour tous les lieux du domaine vital. L'utilisation d'un réseau (métrique) de tables d'orientation ou d'un réseau (topologique) de routes repose sur un ensemble de systèmes de référence locaux liés aux lieux importants du domaine vital, chaque système de référence n'étant utilisable que lorsque l'animal a atteint le lieu correspondant. Le système de référence global impliqué par l'hypothèse de la carte cognitive semble donc ne répondre à aucune nécessité biologique.

CONCLUSION

Finalement, malgré le très grand nombre de travaux portant sur le domaine vital des mammifères, force est de constater que l'on sait encore bien peu de choses sur les mécanismes comportementaux impliqués. Certes, la taille des domaines vitaux a pu être corrélée avec divers facteurs tant spécifiques (taille, régime alimentaire) qu'individuels (âge, sexe) ou locaux (richesse du milieu, taux de renouvellement des ressources). Il n'en demeure pas moins que les deux aspects essentiels liés au concept de domaine vital, à savoir l'exploitation des ressources et l'orientation spatiale, restent à bien des égards incompris. Il paraît assez évident que la possibilité d'exploiter les ressources dans un environnement familier offre l'avantage de pouvoir utiliser les informations préalablement acquises sur la distribution des ressources, leur localisation particulière ou leur dynamique de renouvellement. Cependant cet avantage est difficilement appréciable correctement en l'absence de modèle théorique approprié. Quelques tentatives intéressantes ont été faites dans ce sens en considérant le cas particulier d'un animal qui

organise ses déplacements autour d'un gîte central dans le cadre de la théorie de l'approvisionnement optimal. Cette contrainte d'un gîte central est cependant peu réaliste pour la plupart des mammifères, et le problème devient beaucoup plus (trop) complexe à appréhender lorsqu'elle est levée. Le degré d'optimalité des mécanismes comportementaux par lesquels un mammifère exploite les ressources de son domaine vital, et en particulier, la manière dont il utilise les informations qu'il peut y acquérir, restent donc à établir. Par ailleurs, le problème de l'orientation dans le domaine vital a longtemps été sous-estimé. L'idée selon laquelle un animal « connaît » son domaine vital a rarement été creusée plus avant, et les capacités d'orientation à cette échelle ont trop souvent été considérées simplement comme découlant directement de mécanismes d'orientation mis en évidence à l'échelle réduite du laboratoire. Il apparaît pourtant clairement que l'orientation des déplacements à l'échelle du domaine vital pose des problèmes spécifiques, différents à la fois de ceux posés par les déplacements à plus petite échelle comme ceux étudiés habituellement au laboratoire, et de ceux posés par les déplacements à très grande échelle lors des migrations (pour les espèces concernées). Certains éléments de réponse commencent à être apportés, mais il reste encore beaucoup à découvrir si l'on veut comprendre par quels mécanismes comportementaux les mammifères peuvent concentrer leur activité sur une portion limitée de l'espace. Le domaine vital est finalement une belle illustration du concept existentialiste sartrien de liberté librement limitée. La question « comment ça marche » est encore loin d'être pleinement résolue.

REMERCIEMENTS

Je tiens particulièrement à remercier Marc Jamon, qui m'a initié, jadis, à la problématique du domaine vital, et François Spitz pour ses commentaires sur la première version de cet article.

RÉSUMÉ

Cet article propose une revue de question concernant le concept de domaine vital chez les mammifères terrestres. Les aspects sociaux liés à ce concept ne sont cependant pas abordés dans cet article qui se focalise essentiellement sur les aspects spatio-temporels et énergétiques. La relation empirique qu'on a pu établir entre la taille du domaine vital et les besoins énergétiques de l'animal y résidant, en fonction de ses caractéristiques spécifiques (masse corporelle, régime alimentaire) y est d'abord examinée. Une importance particulière est accordée à la distribution spatiale de l'activité sur le domaine vital, tant du point de vue empirique que de celui théorique des modèles qui ont été développés pour formaliser cette distribution. La distribution du marquage olfactif sur le domaine vital, et son rôle dans le maintien de la sédentarité sont également examinés. Le degré d'optimalité avec lequel un mammifère peut exploiter les ressources de son domaine vital est brièvement abordé dans le cadre de la théorie de l'approvisionnement optimal, dans la mesure où il apparaît que ce problème majeur est d'une trop grande complexité pour être formalisé de manière rigoureuse avec les modèles dont on dispose actuellement. Enfin, une dernière partie envisage en détail les mécanismes que les mammifères pourraient utiliser pour s'orienter dans leur

domaine vital. En particulier, l'hypothèse populaire selon laquelle ce type d'orientation reposerait sur une carte cognitive globale du domaine vital est loin d'être prouvée, et une analyse parcimonieuse de la question indique qu'il n'est nullement nécessaire de recourir à une telle hypothèse.

SUMMARY

This paper reviews the home range concept in terrestrial mammals. It focuses mainly on spatio-temporal and energetic aspects of the home range (the social aspects are not tackled). The empirical relation between the home range size and the animal's energetic needs, as a function of its specific characteristics (body mass, diet) is presented. The major importance of the spatial distribution of the activity within the home range is highlighted from both an empirical and theoretical point of view. The spatial distribution of scent marks in the home range, and its possible role in the settlement of the home ranges and spatial orientation is discussed as well. The optimal level reached by a mammal when searching for energetic items spread over its home range is briefly tackled in the framework of optimal foraging theory. This major question however seems to be too complex to be currently modelled with some biological plausibility. The last section details the orientation mechanisms that mammals could use within their home range. In particular, the popular assumption that such mechanisms would primarily rest on a map-like representation of space (cognitive map) is not supported by any evidence. A parsimonious analysis suggests that this assumption is unnecessary.

RÉFÉRENCES

- ADAMS, L. & DAVIS, S.D. (1967). — The internal anatomy of home range. *J. Mamm.*, 48 : 529-536.
- ALYAN, S. (1994). — Evidence against instantaneous transfer of spatial knowledge in the house mouse (*Mus musculus*). *Psychobiol.*, 22 : 328-337.
- ALYAN, S.H. (1996). — Evidence for resetting the directional component of path integration in the house mouse (*Mus musculus*). *Ethology*, 102 : 629-638.
- ALYAN, S. & JANDER, R. (1994). — Short-range homing in the house mouse, *Mus musculus* : stages in the learning of directions. *Anim. Behav.*, 48 : 285-298.
- ANDERSON, D.J. (1982). — The home range : a new non-parametric estimation technique. *Ecology*, 63 : 103-112.
- ANDERSSON, M. (1978). — Optimal foraging area : size and allocation of the search effort. *Theor. Pop. Biol.*, 13 : 397-409.
- ARDEN-CLARKE, C.H. (1986). — Population density, home range size and spatial organization of the Cape clawless otter, *Aonyx capensis*, in a marine habitat. *J. Zool.*, 209 : 201-211.
- ARONSON, R.B. & GIVNISH T.J. (1983). — Optimal central place foragers : a comparison with null hypotheses. *Ecology*, 64 : 395-399.
- BARLOW, J.S. (1964). — Inertial navigation as a basis for animal navigation. *J. Theor. Biol.*, 6 : 76-117.
- BARRETTE, C. & MESSIER, F. (1980). — Scent marking in free ranging coyotes. *Anim. Behav.*, 28 : 814-819.
- BARTECKI, U. & HEYMANN, E.W. (1990). — Field observations on scent-marking behaviour in saddle-back tamarins, *Sanguinus fuscicollis*. *J. Zool.*, 220 : 87-89.
- BARTELS, H. (1982). — Metabolic rate of mammals equals the 0.75 power of their body weight. *Expl. Biol. Med.*, 7 : 1-11.
- BEARDER, S.K. & RANDALL, R.M. (1978). — The use of fecal marking sites by spotted hyaenas and civets. *Carnivore*, 1 : 32-48.

- BENHAMOU, S. (1989). — An olfactory orientation model for mammals' movements in their home ranges. *J. Theor. Biol.*, 139 : 379-388.
- BENHAMOU, S. (1990). — An analysis of movements of the wood mouse *Apodemus sylvaticus* in its home range. *Behav. Proc.*, 22 : 235-250.
- BENHAMOU, S. (1993). — L'optimisation du comportement dans un environnement stochastique. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 48 : 13-36.
- BENHAMOU, S. (1996a). — Space use and foraging movements in the American red squirrel (*Tamiasciurus hudsonicus*). *Behav. Proc.*, 37 : 89-102.
- BENHAMOU, S. (1996b). — No evidence for cognitive mapping in rats. *Anim. Behav.*, 52 : 201-212.
- BENHAMOU, S. (1997a). — On systems of reference involved in spatial memory. *Behav. Proc.*, 40 : 149-163.
- BENHAMOU, S. (1997b). — Path integration by swimming rats. *Anim. Behav.*, 54 : 321-327.
- BENHAMOU, S. & BOVET, P. (1989). — How animals use their environment : a new look at kinesis. *Anim. Behav.*, 38 : 375-383.
- BENHAMOU, S. & BOVET, P. (1991). — Biological functions of sinuosity regulation : a reply to Budenberg. *Anim. Behav.*, 42 : 159-160.
- BENHAMOU, S. & JAMON, M. (1988). — Analysing spatial relationships from trapping data. *J. Mamm.*, 69 : 828-831.
- BENHAMOU, S. & POU CET, B. (1995). — A comparative analysis of spatial memory processes. *Behav. Proc.*, 35 : 113-126.
- BENHAMOU, S., SAUVÉ, J.-P. & BOVET, P. (1990). — Spatial memory in large scale movements : efficiency and limitation of the egocentric coding process. *J. Theor. Biol.*, 145 : 1-12.
- BOESCH, C. & BOESCH, H. (1984). — Mental map in wild chimpanzees : an analysis of hammer transports for nut cracking. *Primates*, 25 : 160-170.
- BOULANGER, J.G. & WHITE, G.C. (1990). — A comparison of home-range estimators using monte-carlo simulation. *J. Wildl. Manage.*, 54 : 310-315.
- BOVET, J. (1992). Mammals. Pp. 321-361, in : F. Papi (Ed.), *Animal homing*. Chapman & Hall, London.
- BOVET, P. & BENHAMOU, S. (1988). — Spatial analysis of animals' movements using a correlated random walk model. *J. Theor. Biol.*, 131 : 419-433.
- BOWEN, W.D. & MCTAGGART COWAN, I. (1980). — Scent-marking in coyotes. *Can. J. Zool.*, 58 : 473-480.
- BROWN, J.L. & ORIAN, G.H. (1970). — Spacing patterns in mobile animals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1 : 239-262.
- BROWN, L.E. (1966). — Home range and movements of small mammals. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 18 : 111-142.
- BUCHLER, E.R. (1980). — Evidence for the use of a scent post by *Myotis lucifugus*. *J. Mamm.*, 61 : 525-528.
- BURGE, J.R. & JORGENSEN, C.D. (1973). — Home range of small mammals : a reliable estimate. *J. Mamm.*, 54 : 483-488.
- BURT, W.H. (1943). — Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *J. Mamm.*, 24 : 346-352.
- BYERS, J.A. (1985). — Olfaction related behaviour in collared pecaries. *Z. Tierpsychol.*, 70 : 201-210.
- CALHOUN, J.B. & CASBY, J.U. (1958). — Calculation of home range and density of small mammals. *U.S. Public Health Monograph*, 55.
- CALHOUN, J.B. (1963). — The social use of space. Pp. 1-188, in : W. Mayer & R. Van Gelder (Eds). *Physiological Mammalogy, vol 1 Mammalian populations*, Academic Press, New-York.
- CÉZILLY, F. & BENHAMOU, S. (1996). — Les stratégies optimales d'approvisionnement. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 51 : 43-86.
- CHARLES-DOMINIQUE, P. (1977). — Urine marking and territoriality in *Galago alleni* — a field study by radiotelemetry. *Z. Tierpsychol.*, 43 : 113-138.
- CLUTTON-BROCK, T.H. & HARVEY, P.H. (1977). — Primate ecology and social organization. *J. Zool.*, 183 : 1-39.
- CLUTTON-BROCK, T.H. & HARVEY, P.H. (1978). — Mammals, resources, and reproductive strategies. *Nature*, 273 : 191-195.
- CLUTTON-BROCK, T.H. (1975). — Ranging behaviour of red colobus (*Colobus badius tephrosceles*) in the Gombe National Park. *Anim. Behav.*, 23 : 706-722.
- COOPER, W.E. (1978). — Home range criteria based on temporal stability of areal occupation. *J. Theor. Biol.*, 73 : 687-695.
- COVICH, A.P. (1976). — Analysing shapes of foraging areas : some ecological and economic theories. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 7 : 235-257.

- DAVIES, N.B. (1978). — Ecological questions about territorial behaviour. Pp. 317-350, in : J.R. Krebs & N.B. Davies (Eds). *Behavioural ecology : an approach*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- DAVIES, N.B. & HOUSTON, A.I. (1984). — Territory economics. Pp. 148-169, in : J.R. Krebs & N.B. Davies (Eds), *Behavioural ecology : an evolutionary approach*, 2nd edition. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- DEUTSCH, J.A. (1960). — *The structural basis of behavior*. University of Chicago Press, Chicago.
- DICE, L.R. & CLARK, P.J. (1953). — The statistical concept of home range as applied to the recapture radius of deer mouse (*Peromyscus*). *Contr. Lab. Verteb. Biol. Univ. Mich.*, 62 : 1-15.
- DIXON, K.R. & CHAPMAN, J.A. (1980). — Harmonic mean measure of animal activity areas. *Ecology*, 61 : 1040-1044.
- DON, B.A. & RENNOLLS, K. (1983). — A home range model incorporating biological attraction points. *J. Anim. Ecol.*, 52 : 69-81.
- DUNN, J.E. & BRISBIN, I.L. (1983). Characterization of the multivariate Ornstein-Uhlenbeck diffusion process in the context of home range analysis. *Technical report*, 16, Stat. lab. Univ. Arkansas.
- DUNN, J.E. & GIPSON, P. (1977). — Analysis of radiotelemetry data in studies of home range. *Biometrics*, 33 : 85-101.
- EISENBERG, J.F. & KLEIMAN, D.G. (1972). — Olfactory communication in mammals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 3 : 1-32.
- EPPLE, G. (1974). — Primate pheromones. Pp. 366-385, in : M.C. Birch (Ed.), *Pheromones*. North-Holland, Amsterdam.
- ETIENNE, A.S., MAURER, R., SAUCY, F. & TERONI, E. (1986). — Short distance homing in the golden hamster after a passive outward journey. *Anim. Behav.*, 34 : 696-715.
- ETIENNE, A.S., MAURER, R. & SAUCY, F. (1988). — Limitations in the assessment of path dependent information. *Behaviour*, 106 : 81-111.
- EWER, R.F. (1968). — *Ethology of mammals*. Logos Press Limited, London.
- FABRIGOULE, C. & MAUREL, D. (1982). — Radio-tracking of foxes' movements related to their home range, a cognitive map hypothesis. *Quat. J. Exp. Psychol. B*, 34 : 195-208.
- FRAME, L.H. (1975). — Mouse runways. *Pacific Discovery*, 28 : 12-15.
- FRANKLIN, W.L. (1980). — Territorial marking behavior by the South American vicuna. Pp. 53-66, in : D. Muller-Schwarze & R. Silverstein (Eds). *Chemical signals in vertebrates and aquatic invertebrates*. Plenum Press, New-York.
- FORD, R.G. (1983). — Home range in a patchy environment : optimal foraging predictions. *Am. Zool.*, 23 : 315-326.
- FORD, R.G. & KRUMME, D.W. (1979). — The analysis of space use patterns. *J. Theor. Biol.*, 76 : 125-155.
- FORD, R.G. & MYERS, J.P. (1981). — An evaluation and comparison of techniques for estimating home range and territory size. *Studies in Avian Biology*, 6 : 461-465.
- GALLISTEL, C.R. (1990). — *The organization of learning*. Bradford books/MIT press, Cambridge, Mass.
- GARLAND, T. (1983). — Scaling the ecological cost of transport to body mass in terrestrial mammals. *Am. Nat.*, 121 : 571-587.
- GETTY, T. (1981a). — Structure and dynamics of chipmunk home range. *J. Mamm.*, 62 : 726-737.
- GETTY, T. (1981b). — Analysis of central-place space-use patterns : the elastic disc revisited. *Ecology*, 62 : 907-914.
- GITTLEMAN, J.L. & HARVEY, P.H. (1982). — Carnivore home-range size, metabolic needs, and ecology. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 10 : 57-63.
- GODDARD, J. (1967). — Home range, behaviour, and recruitment rates of two black rhinoceros populations. *E. Afr. Wildl. J.*, 5 : 133-150.
- GORMAN, M.L. & MILLS, M.G. (1984). — Scent-marking strategies in hyaenas. *J. Zool.*, 202 : 535-547.
- GOSLING, L.M. (1981). — Demarkation in a gerenuk territory : an economic approach. *Z. Tierpsychol.*, 56 : 305-322.
- GOSLING, L.M. (1982). — A reassessment of the function of scent-marking in territories. *Z. Tierpsychol.*, 60 : 89-118.
- GREENWOOD, P.J. & SWINGLAND, I.R. (1983). — Animal movement : approaches, adaptations, and constraints. Pp. 1-6, in : I.R. Swingland & P.J. Greenwood (Eds). *The ecology of animal movement*. Clarendon Press, Oxford.
- HARESTAD, A.S. & BUNNEL, F.L. (1979). — Home range and body weight, a reevaluation. *Ecology*, 60 : 389-402.

- HARRIS, S., CRESSWELL, W.J., FORDE, P.G., TREWHELLA, W.J., WOOLARD, T. & WRAY, S. (1990). — Home-range analysis using radio-tracking data — a review of problems and techniques particularly as applied to the study of mammals. *Mamm. Rev.*, 20 : 97-123.
- HARRISON, J.L. (1958). — Range of movement of some Malayan rats. *J. Mamm.*, 39 : 190-206.
- HARVEY, P.H. & CLUTTON-BROCK, T.H. (1981). — Primate home-range size and metabolic needs. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 8 : 151-155.
- HARVEY, P.H. & MACE, G.M. (1983). — Foraging models and territory size. *Nature*, 305 : 14-15.
- HENRY, J.D. (1977). — The use of urine marking in the scavenging behavior of the red fox (*Vulpes vulpes*). *Behaviour*, 61 : 82-106.
- HOLGATE, P. (1969). — Random walk models for animal behavior. *Int. Symp. Statist. Ecol.*, 2 : 1-12.
- HOUGH, N. (1982). — Determining range area from location data. *Biotel. Patient Monit.*, 9 : 10-17.
- HURST, J.L. (1987). — The functions of urine marking in a free living population of house mice, *Mus domesticus*. *Anim. Behav.*, 35 : 1433-1442.
- JAMON M. (1994). — An analysis of trail-following behaviour in the wood mouse, *Apodemus sylvaticus*. *Anim. Behav.*, 47 : 1127-1134.
- JAMON, M. & BENHAMOU, S. (1989). — Orientation and movement patterns of wood mice (*Apodemus sylvaticus*) released inside and outside a familiar area. *J. Comp. Psychol.*, 103 : 54-61.
- JENKINS, S.H. (1981). — Common patterns in home range - body size relationships of birds and mammals. *Am. Nat.*, 118 : 126-128.
- JENNRICH, R.I. & TURNER, F.B. (1969). — Measurement of non-circular home range. *J. Theor. Biol.*, 22 : 227-237.
- JEWELL, P.A. (1966). — The concept of home range in mammals. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 18 : 85-109.
- JOHNSON, R.P. (1973). — Scent-marking in mammals. *Anim. Behav.*, 21 : 521-535.
- KLEIBER, M. (1961). — *The fire of life - an introduction to animal energetics*. John Wiley & Sons, New-York.
- KLEIMAN, D.G. (1966). — Scent-marking in the Canidae. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 18 : 167-177.
- KOEPPL, J.W., SLADE, N.A. & HOFFMANN, R.S. (1975). — A bivariate home range model with possible application to ethological data analysis. *J. Mamm.*, 56 : 81-90.
- KOEPPL, J.W., SLADE, N.A., HARRIS, K.S. & HOFFMANN, R.S. (1977). — A three-dimensional home range model. *J. Mamm.*, 58 : 213-220.
- KRUUK, H. (1978). — Spatial organization and territorial behaviour of the European badger *Meles meles*. *J. Zool.*, 184 : 1-19.
- KRUUK, H. & HEWSON, R. (1978). — Spacing and foraging of otters (*Lutra lutra*) in a marine habitat. *J. Zool.*, 185 : 205-212.
- KRUUK, H. & SANDS, W.A. (1972). — The aardwolf (*Proteles cristatus*) as predator of termites. *E. Afr. Wildl. J.*, 10 : 211-227.
- LAMPRECHT, J. (1979). — Field observations on the behaviour and social system of the bat-eared fox, *Otocyon megalotis*. *Z. Tierpsychol.*, 49 : 260-284.
- LAUNDRÉ, J.W. & KELLER, B.L. (1981). — Home-range use by coyotes in Idaho. *Anim. Behav.*, 29 : 449-461.
- MACDONALD, D.W. (1979a). — Some observations and field experiments on the urine marking behaviour of the red fox. *Z. Tierpsychol.*, 51 : 1-22.
- MACDONALD, D.W. (1979b). — The flexible social system of the golden jackal *Canis aureus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 5 : 17-38.
- MACDONALD, D.W. (1980). — Patterns of scent marking with urine and faeces amongst carnivore communities. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 45 : 107-139.
- MACDONALD, D.W., BALL, F.G. & HOUGH, N.G. (1980). — The evaluation of home range size and configuration using radiotracking data. Pp. 405-425, in : C.J. Amlaner & D.W. MacDonald (Eds). *A Handbook on biotelemetry and radiotracking*. Pergamon Press, Oxford.
- MACDONALD, D.W., KRANTZ, K. & APLIN, R.T. (1984). — Behavioural, anatomical and chemical aspects of scent marking amongst capybaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*). *J. Zool.*, 202 : 341-360.
- MACE, G.M. & HARVEY, P.H. (1983). — Energetic constraints on home-range size. *Am. Nat.*, 121 : 120-132.
- MACE, G.M., HARVEY, P.H. & CLUTTON-BROCK, T.H. (1983). — Vertebrate home range size and energetic requirements. Pp. 32-53, in : I.R. Swingland & P.J. Greenwood (Eds). *The ecology of animal movement*. Clarendon Press, Oxford.
- MADDEN, R. & MARCUS, L.F. (1978). — Use of the F distribution in calculating bivariate normal home ranges. *J. Mamm.*, 59 : 870-871.
- MAHER, C.R. & LOTT, D.F. (1995). — Definitions of territoriality used in the study of variation in vertebrate spacing systems. *Anim. Behav.*, 49 : 1581-1597.

- MAZURKIEWICZ, M. (1969). — Elliptical modification of home range pattern. *Bull. Acad. Pol. Sci.*, 17 : 427-431.
- MAZURKIEWICZ, M. (1970). — Analysis of home range directions based on the catch-mark-release method. *Bull. Acad. Pol. Sci.*, 18 : 465-468.
- MCMAHON, T. (1973). — Size and shape in biology. *Science*, 179 : 1201-1204.
- MCNAB, B. (1963). — Bioenergetics and determination of home range size. *Am. Nat.*, 97 : 133-140.
- METZGAR, L.H. (1972). — The measurement of home range shape. *J. Wildl. Manage.*, 36 : 643-645.
- METZGAR, L.H. (1973). — Home range shape and activity in *Peromyscus leucopus*. *J. Mamm.*, 54 : 383-390.
- METZGAR, L.H. & SHELDON, A.L. (1974). — An index of home range size. *J. Wildl. Manage.*, 38 : 546-551.
- MILLS, M.G. & GORMAN, M.L. (1987). — The scent marking behaviour of the spotted hyaena *Crocuta crocuta* in southern Kalahari. *J. Zool.*, 212 : 483-497.
- MILLS, M.G., GORMAN M.L. & MILLS, M.E. (1980) — The scent marking behaviour of the brown hyaena, *Hyaena brunnea*. *S. Afr. J. Zool.*, 15 : 240-248.
- MILTON, K. & MAY, M.L. (1976). — Body weight, diet and home range area in primates. *Nature*, 259 : 459-462.
- MITTELSTAEDT, M.L. & MITTELSTAEDT, H. (1980). — Homing by path integration in a mammal. *Naturwiss.*, 67 : 566.
- MITTELSTAEDT, H. & MITTELSTAEDT, M.L. (1982). — Homing by path integration. Pp. 290-297, in : F. Papi H.G. Wallraff (Eds). *Avian Navigation*. Springer-Verlag, Berlin.
- MULLER-SCHWARZE, D. (1983). — Scent glands in mammals and their functions. Pp. 150-197, in : J.F. Eisenberg & D.G. Kleiman (Eds). *Spec. Publ. Amer. Soc. Mamm. Advances in the study of mammalian behavior 7*.
- MULLER-SCHWARTZE D. & HECKMAN, S. (1980). — The social role of scent-marking in beaver (*Castor canadensis*). *J. Chem. Ecol.*, 6 : 81-95.
- MYKYTOWYCZ, R. (1965). — Further observations on the territorial function and histology of submandibular cutaneous (chin) glands in the rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *Anim. Behav.*, 13 : 400-412.
- MYKYTOWYCZ, R. (1968). — Territorial marking by rabbits. *Scientific American*, 218 (5) : 116-126.
- MYKYTOWYCZ, R. (1972). — The behavioral role of mammalian skin glands. *Naturwiss.*, 59 : 133-139.
- MYKYTOWYCZ, R. (1974). — Odor in the spacing behavior of mammals. Pp. 327-343, in : M.C. Birch (ed.). *Pheromones*. North-Holland, Amsterdam.
- MYKYTOWYCZ, R. & GAMBALE, S. (1969). — The distribution of dung-hills and the behaviour of free-living rabbits, *Oryctolagus cuniculus*, on them. *Forma et Functio*, 1 : 333-349.
- MYKYTOWYCZ, R., HESTERMAN, GAMBALE, S. & DUDZINSKI, M.L. (1976). — A comparison of the effectiveness of the odors of rabbits, *Oryctolagus cuniculus*, in enhancing territorial confidence. *J. Chem. Ecol.*, 2 : 13-24.
- O'FARREL, M.J. (1965). — Home range and ecology of snowshoe hares in interior Alaska. *J. Mamm.*, 46 : 408-418.
- O'KEEFE, J. & NADEL, L. (1978). — *The hippocampus as a cognitive map*. Oxford University Press, Oxford.
- OLTON, D.S., HANDELMANN, G.E. & WALKER, J.A. (1981). — Spatial memory and food searching strategies. Pp. 333-354, in : A.C. Kamil & T.D. Sargent (eds). *Foraging behavior : ecological, ethological and psychological approaches*. Garland STPM Press, New-York.
- OUELLET, J.P. & FERRON, J. (1988). — Scent-marking behavior by woodchucks (*Marmota monax*). *J. Mamm.*, 69 : 365-368.
- PAPI, F. (ed.) (1992). — *Animal homing*. London : Chapman & Hall.
- PEARSON, O.P. (1959). — A traffic survey of *Microtus - Reithrodontomys* runways. *J. Mamm.*, 40 : 169-180.
- PETERS, R.P. (1973). — Cognitive maps in wolves and men. Pp. 247-253, in : W.F. Preiser (ed.). *Environmental design research 2*. Dowdon, Hutchinson and Ross, Stroudsburg, Penn.
- PETERS, R.P. (1979). — Mental maps in wolf territoriality. Pp. 119-152, in : E.K. Klinghammer (ed.). *The behavior and ecology of wolves*. Garland STPM Press, New-York.
- PETERS, R.P. & MECH, L.D. (1975). — Scent-marking in wolves. *Am. Scient.*, 63 : 628-637.
- POTEGAL, M. (1982). — Vestibular and neostriatal contributions to spatial orientation. Pp. 361-387, in : M. Potegal (ed.). *Spatial Abilities, Development and and Physiological Foundations*. Academic Press, London.
- POUCET, B. (1993). — Spatial cognitive maps in animals : new hypotheses on their structure and neural mechanisms. *Psychol. Rev.*, 100 : 163-182.

- POUCET, B. & BENHAMOU, S. (1997). — The neuropsychology of spatial cognition in the rat. *Crit. Rev. Neurobiol.*, 11 : 101-120.
- PROTHERO, J. (1984). — Scaling the standard energy metabolism in mammals. I. Neglect of circadian rhythms. *J. Theor. Biol.*, 106 : 1-8.
- PULLIAINEN, E. (1980). — Home ranges and scent marking in the pine marten *Martes martes* in forest lapland in winter. *Memo. Soc. Fauna Flora Fenn.*, 57 : 13-14.
- RALLS, K. (1971). — Mammalian scent marking. *Science*, 171 : 443-449.
- RASMUSSEN, D.R. (1980). — Clumping and consistency in primates' patterns of range use : definitions, sampling, assessment and applications. *Folia Primatol.*, 34 : 111-139.
- RATHBUN, G.B. (1979). — The social structure and ecology of elephant-shrews. *Advances in ethology* 20.
- RICHARDSON, P.R. (1990). — Scent marking and territoriality in the aardwolf. Pp. 378-387, in : D.W. MacDonald, D. Müller-Schwarze & S.E. Natynczuk (eds). *Chemical signals in vertebrates* 5. Oxford University Press, Oxford.
- RICHARDSON, P.R. (1991). — Territorial significance of scent marking during the non-mating season in the aardwolf *Proteles cristatus* (Carnivora : Protelidae). *Ethol.*, 87 : 9-27.
- ROPER, T.J., CONRADT, L., BUTLER, J., CHRISTIAN, S.E., OSTLER, J. & SCHMID, T.K. (1993). — Territorial marking with faeces in badgers (*Meles meles*) : a comparison of boundary and hinterland latrine use. *Behaviour*, 127 : 289-307.
- ROPER, T.J., SHEPHERDSON, D.J. & DAVIES, J.M. (1986). — Scent marking with faeces and anal secretion in the european badger (*Meles meles*) : seasonal and spatial characteristics of latrine use in relation to territoriality. *Behaviour*, 97 : 94-117.
- ROTHMAN, R.J. & MECH, L.D. (1979). — Scent-marking in lone wolves and newly formed pairs. *Anim. Behav.*, 27 : 750-760.
- SAINT-GIRONS, H. & SAINT-GIRONS, M.C. (1959). — Espace vital, domaine et territoire chez les vertébrés terrestres (reptiles et mammifères). *Mammalia*, 23 : 448-476.
- SAMUEL, M.D. & GARTON, E.O. (1985). — Home range : a weighted normal estimate and tests of underlying assumptions. *J. Wildl. Manage.*, 49 : 513-519.
- SAMUEL, M.D. & GARTON, E.O. (1987). — Incorporating activity time in harmonic home range analysis. *J. Wildl. Manage.*, 51 : 254-257.
- SAMUEL, M.D. & GREEN, R.E. (1988). — A revised test procedure for identifying core areas within the home range. *J. Anim. Ecol.*, 57 : 1067-1068.
- SAMUEL, M.D., PIERCE, D.J. & GARTON, E.O. (1985). — Identifying areas of concentrated use within the home range. *J. Anim. Ecol.*, 54 : 711-719.
- SANDERSON, G.C. (1966). — The study of mammal movements - a review. *J. Wildl. Manage.*, 30 : 215-235.
- SCHMIDT-NIELSEN, K. (1972). — Locomotion : energy cost of swimming, flying and running. *Science*, 177 : 222-228.
- SCHOENER, T.W. (1981). — An empirically based estimate of home range. *Theor. Pop. Biol.*, 20 : 281-325.
- SCHOENER, T.W. (1983). — Simple models of optimal feeding-territory size : a reconciliation. *Am. Nat.*, 121 : 608-629.
- SÉGUINOT, V., CATTET, J. & BENHAMOU, S. (1998). — Path integration in dogs. *Anim. Behav.*, 55 : 787-797.
- SIGG, H. & STOLBA, A. (1981). — Home range and daily march in a hamadryas baboon troop. *Folia Primatol.*, 36 : 40-75.
- SINIFF, D.B. & JESSEN, C.R. (1969). — A simulation model of animal movement patterns. *Adv. Ecol. Res.*, 6 : 185-219.
- SMITH, J.L., MCDUGAL, C. & MIQUELLE, D. (1989). — Scent marking in free ranging tigers, *Panthera tigris*. *Anim. Behav.*, 37 : 1-10.
- SMITH, M.H., BOIZE, B.J. & GENTRY, J.B. (1973). — Validity of the center of activity concept. *J. Mamm.*, 49 : 455-462.
- SMITH, W.P. (1983). — A bivariate normal test for elliptical home-range models : biological implications and recommendations. *J. Wildl. Manage.*, 47 : 613-619.
- SNEDDON, I.A. (1991). — Latrine use by the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *J. Mamm.*, 72 : 769-775.
- STODDART, D.M. (1970). — Individual range, dispersion and dispersal in a population of water voles (*Arvicola terrestris*). *J. Anim. Ecol.*, 39 : 403-425.
- STUMPF, W.A. & MOHR, C.O. (1962). — Linearity of home ranges of California mice and other animals. *J. Wildl. Manage.*, 26 : 149-154.
- SVENDSEN, G.E. (1980). — Patterns of scent-mounding in a population of beaver (*Castor canadensis*). *J. Chem. Ecol.*, 6 : 133-148.

- SWIHART, R.K. & SLADE, N.A. (1985a). — Testing for independence of observations in animal movements. *Ecology*, 66 : 1176-1184.
- SWIHART, R.K. & SLADE, N.A. (1985b). — Influence of sampling interval on estimates of home-range size. *J. Wildl. Manage.*, 49 : 1019-1025.
- SWIHART, R.K., SLADE, N.A. & BERGSTROM, B.J. (1988). — Relating body size to the rate of home range use in mammals. *Ecology*, 69 : 393-399.
- THOMPSON, S.D. (1982). — Spatial utilization and foraging behavior of the desert woodrat *Neotoma lepida lepida*. *J. Mamm.*, 63 : 570-581.
- TOLMAN, E.C. (1948). — Cognitive maps in rats and men. *Psychol. Rev.*, 55 : 189-208.
- VAN WINKLE, W. (1975). — Comparison of several probabilistic home range models. *J. Wildl. Manage.*, 39 : 118-123.
- VOIGT, D.R. & TINLINE, R.R. (1980). — Strategies for analyzing radiotracking data. Pp. 387-404, in : C.J. Amlaner & D.W. MacDonald (Eds). *A handbook on biotelemetry and radiotracking*. Pergamon Press, Oxford.
- WALLRAFF, H.G. (1974). — *Das Navigationsystem der Vögel*. Oldenbourg, München.
- WALLRAFF, H.G. (1985). — Theoretical aspects of avian navigation. Pp. 284-292, in : V.D. Ilyichev and V.M. Gavrilov (Eds). *Acta of the XVIII Congressus Internationalis Ornithologici*. Nauka, Moscow.
- WALLRAFF, H.G. (1990). — Conceptual approaches to avian navigation systems. *Experientia*, 46 : 379-388.
- WALTHER, F.R. (1978). — Mapping the structure and the marking system of a territory of the Thomson's gazelle. *E. Afr. Wildl. J.*, 16 : 167-176.
- WASER, P.M. & WILEY, R.H. (1979). — Mechanism and evolution of spacing in animals. Pp. 159-223, in : P. Marler & J.G. Vandenbergh (Eds). *Handbook of behavioral neurobiology. vol. 3. Social behavior and communication*. Plenum Press, New-York.
- WEHNER, R. & WEHNER, S. (1986). — Path integration in desert ants. Approaching a long-standing puzzle in insect navigation. *Monitore Zool. Ital.*, 20 : 309-331.
- WEHNER, R. & WEHNER, S. (1990). — Insect navigation : use of maps or Ariadne's thread ? *Ethol. Ecol. Evol.*, 2 : 27-48.
- WELLS, M.C. & BEKOFF, M. (1981). — An observational study of scent marking in coyotes. *Canis latrans. Anim. Behav.*, 29 : 332-350.
- WIENS, J.A. (1976). — Population responses to patchy environments. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 7 : 81-120.
- WIERZBOWSKA, T. (1972). — Statistical estimation of home range size of small rodents. *Ekologia Polska A*, 20 : 781-831.
- WIERZBOWSKA, T. (1975). — Review of methods for estimating the parameters of the home range of small forest rodents from the aspect of sample size. *Acta Theriol.*, 20 : 3-22.
- WILTSCHKO, W. & WILTSCHKO, R. (1978). — A theoretical model for migratory orientation and homing in birds. *Oikos*, 30 : 177-187.
- WILTSCHKO, W. & WILTSCHKO, R. (1982). — The role of outward journey information in the orientation of homing pigeons. Pp. 239-252, in : F. Papi & H.G. Wallraff (eds). *Avian navigation*. Springer-Verlag, Berlin.
- WOLTON, R.J. (1985). — A possible role for faeces in range marking by the wood mouse, *Apodemus sylvaticus*. *J. Zool. A*, 206 : 286-291.
- WORDEN, R. (1992). — Navigation by fragment fitting : a theory of hippocampal function. *Hippocampus*, 2 : 165-188.
- WORTON, B.J. (1987). — A review of models of home ranges for animal movement. *Ecological modelling*, 38 : 277-298.
- WORTON, B.J. (1989). — Kernel methods for estimating the utilization distribution in home range studies. *Ecology*, 70 : 164-168.
- WORTON, B.J. (1995a). — Using Monte Carlo simulation to evaluate kernel-based home range estimators. *J. Wildl. Manage.*, 59 : 794-800.
- WORTON, B.J. (1995b). — A convex hull-based estimator of home-range size. *Biometrics*, 51 : 1206-1215.
- WUNDER, B.A. (1975). — A model for estimating metabolic rate of active or resting mammals. *J. Theor. Biol.*, 49 : 345-354.
- YONEDA, M. (1984). — Ecological study of the saddle backed tamarin (*Sanguinus fuscicollis*) in northern Bolivia. *Primates*, 25 : 1-12.