



# Cohabitation entre homme et faune sauvage : impacts des activités humaines sur la gestion du compromis “risque-acquisition des ressources ” chez le chevreuil

Nadège Bonnot

## ► To cite this version:

Nadège Bonnot. Cohabitation entre homme et faune sauvage : impacts des activités humaines sur la gestion du compromis “ risque-acquisition des ressources ” chez le chevreuil. Zoologie des vertébrés. Université Toulouse III - Paul Sabatier, 2013. Français. NNT : . tel-03760006

**HAL Id: tel-03760006**

**<https://hal.science/tel-03760006>**

Submitted on 24 Aug 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.

Thèse de doctorat de l'Université Paul Sabatier, Toulouse III

Ecole doctorale : Sciences Ecologique, Vétérinaires, Agronomiques et Bio-ingénieries

## COHABITATION ENTRE HOMME ET FAUNE SAUVAGE : IMPACTS DES ACTIVITES HUMAINES SUR LA GESTION DU COMPROMIS « RISQUE- ACQUISITION DES RESSOURCES » CHEZ LE CHEVREUIL



**Nadège BONNOT**

Membres du jury :

31 mai 2013

|                        |                        |                                       |                      |
|------------------------|------------------------|---------------------------------------|----------------------|
| Stéphane AULAGNIER     | Professeur             | Université Paul Sabatier,<br>Toulouse | Président du<br>jury |
| Simon CHAMAILLE-JAMMES | Chargé de Recherche    | CNRS, Montpellier                     | Examineur            |
| Daniel FORTIN          | Professeur             | Université Laval, Québec              | Rapporteur           |
| Mark HEWISON           | Directeur de Recherche | INRA, Toulouse-Auzeville              | Co-directeur         |
| François KLEIN         | Ingénieur de Recherche | ONCFS, Bar-le-Duc                     | Co-directeur         |
| Anne LOISON            | Directeur de Recherche | CNRS, Grenoble                        | Rapporteur           |
| Nicolas MORELLET       | Ingénieur de Recherche | INRA, Toulouse-Auzeville              | Examineur            |

Travaux réalisés au sein du laboratoire **Comportement et Ecologie de la Faune sauvage**, Institut National de Recherche Agronomique, en co-direction avec le Centre National d'Etudes et de Recherche Appliquée Cervidés-Sanglier, Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage.



*Two individuals go hiking and they run into a bear along a trail. The bear attacks, they run, and the bear chases them down the trail. Individual A turns to B and says, "Why are we running? The bear runs faster than we." Individual B replies, "We don't have to run faster than the bear. I just have to run faster than you."*

Lin Chao et al. 2000  
*The Quartely Review of Biology*. 75: 261-273





## Remerciements

Même si ce n'est pas la tâche la plus ardue lors de la thèse, la rédaction des remerciements n'est tout de même jamais simple, tellement il y a de personnes à remercier de leur soutien tout au long de ces trois ans (et un peu plus...) et j'espère n'oublier personne dans les lignes suivantes.

Je commencerai donc par le commencement en remerciant les personnes sans qui je n'aurai jamais commencé de thèse : mes directeurs de thèse Mark Hewison et François Klein, ainsi que Stéphane Aulagnier pour m'avoir fait une petite place dans son labo. Puisque la plupart des décisions, comme le travail, sont le résultat d'une dynamique d'équipe, je n'oublie pas également de remercier Nicolas Morellet et Hélène Verheyden pour cela. Merci à vous tous pour la confiance que vous m'avez accordée. Et merci à François Klein d'avoir été mon soutien inconditionnel à l'ONCFS.

Je voudrai remercier aussi Anne Loison et Daniel Fortin qui me font l'honneur d'être mes rapporteurs de thèse, de même que Simon Chamailé-Jammes d'en être l'examineur.

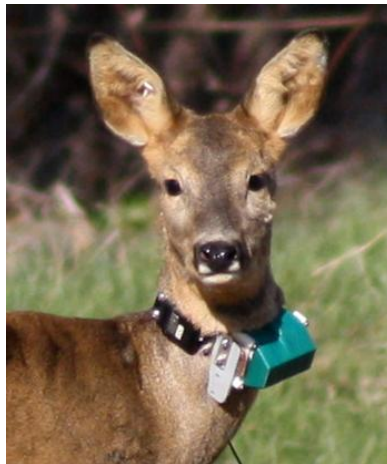
Merci également à Pierrick Blanchard, Simon Benhamou et Stefano Focardi d'avoir gentiment accepté de faire partie de mon comité de thèse et d'avoir pris de leur temps pour venir discuter de mon sujet. Pierrick, bien que tu sois toujours surbooké, tu t'es vraiment rendu disponible pour discuter, proposer des idées et venir travailler avec moi, et je t'en remercie vivement.

Tout au long de ces 3 ans, enfin 4, euh non plutôt 5 ans... Bref, tout au long de ces années au CEFS, j'ai beaucoup appris de beaucoup de personnes différentes. La première à m'avoir accueilli et pris sous son aile est Hélène. Merci de m'avoir fait confiance pour ce stage avec Thomas Roedl, et de m'avoir permis de commencer à travailler sur une thématique qui me tient à cœur encore aujourd'hui. Merci à Nicolas C et Jean-Luc d'avoir été présents tout au long des manips et d'avoir accepté ma compagnie pour nourrir les chevreuils, faire le tour des enclos,... Accompagnée de mon springbok, je garde un

souvenir très agréable de ces moments, où j'ai pu pour la première fois approcher cette espèce fascinante qu'est le chevreuil. Ensuite, c'est Mark qui m'a donné la chance d'explorer de nouveaux horizons, génétiques ceux-là, avec Aurélie Coulon, Max Galan, Jean-François Cosson et Jean-Michel Gaillard, qui ont fait preuve d'une patience à toute épreuve me concernant. Finalement, me voilà donc, après 4 mois passés dans un master2 Biostatistiques et Modélisation (si si) et un échange standard de sujet de thèse entre thésarde, à entamer avec plaisir ma thèse sur la sélection des habitats par le chevreuil !

La première année de ma thèse a été vite remplie, notamment entre les enseignements (pour lesquels je remercie Nathalie Escaravage, Monique Burrus, Christian Jost et Richard Bon, qui m'ont permis d'enseigner dans leurs modules) et le terrain personnalité dans lequel je me suis lancée avec Lucie. Je tiens à remercier d'ailleurs toutes les personnes qui nous ont aidé à un moment ou un autre lors de ce terrain : Denis et Joël (responsables d'un génocide de canards à chaque fois qu'ils vont sur le terrain, à notre plus grand bonheur !) Marjorie, Hélène D, Léa, Loïc, Nora, et même Hélène V et Mark

qui ont accepté d'échanger les rôles pour une fois. Mais surtout, surtout, merci aux Bruno's C et L qui nous ont accompagnés tout au long de ces mois de terrain, et notamment merci à Bruno C pour nous avoir tout montré sur la façon de chercher (et surtout de trouver) des chevreuils. On se rend compte aujourd'hui que ça n'a pas toujours dû être évident pour toi... Il n'y a qu'une seule chose que je n'arriverais jamais à intégrer je pense, c'est la façon de porter le RX (ça se voit que t'as jamais mis de soutien-gorge !!). Même si tu as trompé du monde en laissant croire que nous étions les chefs, nous n'aurions jamais pu recueillir autant de jolies obs sans toi. Grâce à toi on a même réussi un truc inédit je pense, être les objets d'une FID par un chevreuil (Chouchou qui plus est) ! Merci également à Jean-Marc qui a toujours été présent quand on avait besoin de lui sur le terrain, mais également de façon générale. Toujours prêt à



remettre un cable d'embrayage défectueux, sortir une voiture d'un fossé,... mais également toujours prêt à faire plaisir (et à permettre de se faire des bonnes petites vacances à la campagne!). Merci pour ta générosité et ta confiance à toi, mais également à Cathy.

Même si j'ai adoré ce temps passé sur le terrain, je n'en ai pas moins apprécié la vie de labo. Merci donc à tous les membres du CEFS, et Cathy (du MAB), qui ont permis cela.

Ainsi, je remercie vivement Mark, Nicolas et Hélène, pour toutes ces discussions scientifiques (ou pas), autour d'une table (ou autour d'un verre). Même si c'est improbable, les réunions à 2h du mat' vont finalement me manquer !

Merci également à Joël, l'autre bisounours du labo, qui a toujours été une oreille attentive et un compagnon de travail (ou plutôt de discussion) des plus agréables. Merci aussi à mon poulet, euh pardon..., à Denis : je n'aurais probablement pas pu tenir le coup sans tes blagues reçues dans ma boîte mail (même si je n'avais pas l'air très intelligente à rigoler toute seule devant mon ordi...) !

Merci à Tanguy, Joël, Chloé et Lucie, toujours partants pour se faire une soirée apéro, resto ou déménagement...

Merci à Hélène d'avoir été une super nounou de rates !

Merci à Pascale, Anne et Louisiane, pour leur aide dans les méandres administratifs. Merci également à Jean pour sa patience quand on va l'embêter, souvent pour des problèmes informatiques.

Merci à toutes ces personnes de passage, qui ont su rendre le mien si agréable. Petite pensée donc à tous ces compagnons de stage, de bureau, de chambrée et parfois même de lit (je ne préciserai pas avec qui j'ai partagé quoi), sans aucun ordre particulier : Caroline la Sudiste du Pas-de-Calais, Géraldine et Eloïse avec qui on a lancé la mode des apéros, Romain, Pierre-Jean et Sébastien (et oui des stagiaires masculins, ils sont tellement rares), Elisa (sans oublier Roxane), Frial, Agnès, Marion, Marjorie, Hélène, Léa, Loïc, Nora, et bien sûr Chloé, qui a préféré prolongé son passage, suivant toujours le mauvais exemple de ses aînées. Je suis bien contente que tu aies été prise pour ce stage, même si ce n'est visiblement pas grâce à moi que tu as postulé au départ, car cela m'a permis de découvrir une personne toujours motivée pour le travail, toujours partante pour faire la fête, toujours présente quand on en a

besoin. Et évidemment, parmi toutes ces personnes de passage, un très grand merci à Lucie, ma seule et unique collègue de bananier ! Traversée toutes les épreuves de la thèse en ta compagnie a grandement facilité les choses (même si on aurait certainement gagné du temps parfois à moins discuter dans le bureau!) et cela les a surtout rendues bien plus agréables. Merci pour ton soutien tout au long de cette thèse, mais aussi bien avant. Je suis heureuse d'avoir pu partagée tant de choses avec toi durant toutes ces années (un bureau, un bananier, une chambre d'hôtel, un lit même (ah zut, j'ai vendu la mèche, tu ne m'en veux pas ?!)), quelques bières, des confidences et surtout pleins de bons moments : sur le terrain, à Paimpont, en Suède, à Chizé, à Villeurbanne, mais aussi tout simplement à Toulouse en soirées, ....). Je me demande quand même où les gens vont bien pouvoir aller lorsqu'ils auront un animal en détresse ou une plante à donner lorsque nous serons parties. Finis la ménagerie et la serre tropicale, à moins que Chloé ne prenne le relais...

Bien qu'étant une fille très sage (même si certains en ont douté !!!) je ne résiste pas à l'envie de remercier aussi les âmes charitables qui ont su me conseiller sur la marche à suivre durant ma thèse. Grâce à elles je me suis posée les bonnes questions... (comment n'ai-je pas pu penser au BOIS !!!)

Trêve de plaisanterie, je souhaiterai enfin remercier tout particulièrement Nicolas M qui a toujours été présent durant ma thèse, prenant parfois le rôle du directeur de thèse qu'il n'est pas sur le papier mais qu'il a été pour moi au même titre que Mark. Probablement même sans les inconvénients qui sont parfois liés à ce rôle... Merci pour ton aide en statistiques, pour les discussions scientifiques, les réunions sur les projets de la thèse, mais pas que... Merci surtout pour ton soutien infailible, pour savoir dire quand c'est nul sans détour sans pour autant qu'on le prenne mal (comment tu fais ?), pour toutes ces discussions (non scientifiques), pour avoir su me dire les choses qui m'ont permis de me relever et d'avancer... Bref je ne serai certainement pas arriver au bout de la thèse sans toi et je ne te remercierai jamais assez de m'avoir fait confiance professionnellement, mais également dans le privé (je crois que tes chiens m'aiment bien maintenant !).

Mark, même si la communication n'est pas mon fort (tu t'en seras aperçu), je suis heureuse de savoir qu'aujourd'hui on peut parler de tout (ou

presque, tu restes quand même mon chef !). J'ai conscience de la chance que j'ai eu de t'avoir comme directeur de thèse et je te suis extrêmement reconnaissante de ce que tu as fait pour moi, pour mon travail et pour mon évolution personnelle, tout au long de ces années. Bien sûr, la semaine de bisous à Chizé aura beaucoup contribué à tout cela, ça va sans dire !

Parce que c'est toujours difficile de s'éloigner de sa famille, et que travailler au quotidien au sein de cette équipe, c'est un peu vivre dans une seconde petite famille (certains diraient plus dans le village des schtroumpfs...), avec ses attaches, ses affinités, ses moments de rigolades et de détente mais aussi ses tensions et ses engueulades (pour pimenter les choses), je sais d'ores et déjà qu'il me sera difficile de tous vous quitter. Alors merci à Mark, Nicolas M, Hélène, Stéphane, Denis, Jean-Marc, Joël, Tanguy, Bruno C, Bruno L, Nicolas C, Jean-Luc, Erwan, Pascale, Louisiane, Lionel, Julie, Lucie et Chloé ; sans oublier les membres de l'autre équipe, Jean, Jeff, Maryline, Eric, Nina : merci à vous pour la bonne ambiance qui règne au CEFS, et aussi pour l'ambiance tout court, qui permet parfois de mettre un peu de piquant dans la vie du labo (sinon ce serait moins drôle) !

Enfin, traditionnellement, je souhaiterais finir en remerciant ceux qui ont toujours été là pour moi, et qui me supportent (dans les deux sens du terme !) depuis toujours, ma famille : mes parents et mes soeurette (la moyenne et la grande, bien qu'on ne sache pas toujours très bien laquelle est laquelle, ni elles-mêmes d'ailleurs ...). Merci de m'avoir soutenu tout au long de ces

années, sans jamais discuter mes choix. Merci de cette confiance inébranlable qui fait que vous avez souvent plus confiance en moi que moi-même. J'ai toujours pu compter sur votre soutien quand j'en avais besoin (et aussi pour donner quelques coups de pieds bien placés quand il y en avait besoin, au sens figuré bien sûr, je ne voudrai pas faire croire ici que j'ai pu être maltraité de quelque façon, ce ne serait pas rendre justice à ceux qui ont su m'élever). Et un petit mot spécial pour ma mère préférée pour les beaux dessins qui embellissent cette thèse, et à mon père préféré pour les corrections de français de dernières minutes (même s'il doit encore rester des fautes, j'en suis désolée !). Enfin, un merci tout particulier à celui qui m'a vraiment supportée (en particulier dans le plus mauvais sens du terme), durant ces 5 années de doutes, de questions, de déprimés qui accompagnent souvent cette période de la vie. Merci Florian, mpenziwe, d'avoir été là pour me reconforter, mais aussi d'être là dans les hauts, ces moments de joies, de réussite et d'espoir, car tu les rends encore plus beaux.

Je n'oublie pas non plus tous ces petits chevreuils, qui nous supportent depuis toutes ces années sans avoir le choix, sans qui cette thèse n'aurait tout simplement pas été possible.

Le bisounours qui est en moi a envie de terminer ces remerciements en vous faisant à tous un gros bisous. Et ma réputation n'étant plus à faire (Merci Nicolas !), j'attends avec impatience de fêter avec vous la fin de cette petite aventure autour d'un verre !



# Sommaire

## Introduction générale .....8

|                                                                    |    |
|--------------------------------------------------------------------|----|
| I. Risque de prédation.....                                        | 11 |
| 1. <i>Risque de prédation : Définition</i> .....                   | 12 |
| 2. <i>Effets directs et indirects du risque de prédation</i> ..... | 15 |
| 3. <i>Risque de prédation anthropique</i> .....                    | 17 |
| II. Comment éviter les risques ?.....                              | 19 |
| III. Pourquoi prendre des risques ? .....                          | 25 |
| IV. « Le Paysage de la Peur ».....                                 | 27 |
| V. Zoom sur la sélection des habitats? .....                       | 32 |
| VI. Objectifs et Structure de la thèse.....                        | 39 |

## Système étudié et Données disponibles .....44

|                                                                                  |    |
|----------------------------------------------------------------------------------|----|
| I. Système Chevreuil-Homme.....                                                  | 46 |
| II. Sites et population étudiés .....                                            | 48 |
| 1. <i>Site d'Aurignac : population étudiée en milieu naturel</i> .....           | 48 |
| 2. <i>Site expérimental de Gardouch</i> .....                                    | 52 |
| III. Données .....                                                               | 53 |
| 1. <i>Captures et données morphométriques et physiologiques à Aurignac</i> ..... | 53 |
| 2. <i>Données GPS</i> .....                                                      | 55 |
| a. <i>Site d'Aurignac</i> .....                                                  | 55 |
| b. <i>Site de Gardouch</i> .....                                                 | 56 |
| 3. <i>Données comportementales en milieu naturel</i> .....                       | 56 |
| 4. <i>Données cartographiques</i> .....                                          | 59 |
| 5. <i>Analyses statistiques</i> .....                                            | 60 |

## Contributions scientifiques .....62

|                                                                                                                                                 |    |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| CHAPITRE I. Comment les variations spatio-temporelles des risques et des ressources modifient la sélection des habitats par le chevreuil ?..... | 62 |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|

*Manuscrit 1 : Spatial and temporal variations in the risk-resource trade-off influence habitat selection of roe deer*

|                                                                                                                                                        |                   |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------|
| <b>CHAPITRE II. Comment la coexistence avec les humains impacte les populations de chevreuils ? .....</b>                                              | <b>104</b>        |
| 1. <i>Impact des activités humaines sur le comportement spatial des chevreuils .....</i>                                                               | <i>106</i>        |
| <i>Manuscrit 2 : Habitat use under predation risk : hunting, roads and human dwellings influence the spatial behaviour of roe deer</i>                 |                   |
| 2. <i>Impact des activités humaines sur le comportement alimentaire des chevreuils ....</i>                                                            | <i>134</i>        |
| 3. <i>Impact des activités humaines sur le stress ressenti par les populations de chevreuils .....</i>                                                 | <i>166</i>        |
| <br><b>CHAPITRE III. Entre éviter les risques et acquérir des ressources, tous les individus font-ils les mêmes choix ?.....</b>                       | <b>202</b>        |
| <i>Manuscrit 3 : Inter-individual variability in habitat use tactics and risk management syndrome in roe deer</i>                                      |                   |
| <br><b>Synthèse et Discussion .....</b>                                                                                                                | <b>242</b>        |
| I. <i>Sélection des habitats et Contextes écologiques et évolutifs .....</i>                                                                           | <i>244</i>        |
| II. <i>Causes et conséquences de la sélection des habitats .....</i>                                                                                   | <i>247</i>        |
| 1. <i>Variations spatio-temporelles dans le processus de sélection des habitats .....</i>                                                              | <i>248</i>        |
| 2. <i>Facteurs internes .....</i>                                                                                                                      | <i>254</i>        |
| 3. <i>Conséquences de la sélection des habitats en termes de valeur adaptative.....</i>                                                                | <i>258</i>        |
| III. <i>Applications en termes de gestion des populations de chevreuils .....</i>                                                                      | <i>261</i>        |
| IV. <i>Perspectives .....</i>                                                                                                                          | <i>266</i>        |
| <br><b>Références Bibliographiques .....</b>                                                                                                           | <b>274</b>        |
| <br><b>Annexes.....</b>                                                                                                                                | <b>308</b>        |
| <b>ANNEXE I. <i>Manuscrit 4 : The landscape of fear : movement and activity of roe deer are constrained by exposure to human disturbance .....</i></b> | <b><i>310</i></b> |
| <b>ANNEXE II. <i>Manuscrit 5 : No difference between the sexes in fine-scale spatial genetic structure of roe deer .....</i></b>                       | <b><i>337</i></b> |



# *Introduction Générale*







*« We live in a zoologically impoverished world,  
from which all the hugest and fiercest, and strangest  
forms have recently disappeared. »*

**Alfred Russel Wallace**

A travers le monde, les populations de faune sauvage subissent des pressions grandissantes liées aux changements climatiques et aux modifications des habitats (Hannah 1994 ; Munns 2006). Avec une population humaine qui croît rapidement, les activités anthropiques sont devenues la source principale de ces changements, et la prise en compte de leurs impacts à différentes échelles apparaît aujourd'hui d'une grande importance pour l'étude et la gestion de la biodiversité. La perte des habitats est la cause majeure du déclin des espèces (Brooks *et al.* 2002). En effet, on estime que 83% de la surface du globe est impacté par des installations ou des activités humaines (WCS & CIESIN 2002) et qu'un tiers est aujourd'hui utilisé pour des activités agricoles ou d'élevage (FAO 2004).

La plupart des études se sont focalisées sur les espèces menacées par ces modifications de leur environnement. Cependant, alors que certaines espèces déclinent, des espèces synanthropiques, plus généralistes ou plus plastiques, profitent de ces changements globaux ou locaux pour étendre leurs populations dans des paysages fortement anthropisés. Ces populations sont alors généralement en contact étroit avec l'homme et sont donc soumises à des facteurs de stress multiples (Munns 2006). Ces facteurs de stress peuvent impacter indirectement les populations d'animaux sauvages par l'introduction d'espèces invasives, l'apport de nutriments, l'utilisation de produits toxiques, la modification des habitats pour un usage agricole ou urbain, la dissémination de pathogènes, mais également de façon directe, par la chasse ou les dérangements. Cependant, les effets des changements environnementaux et des activités humaines sur le comportement et les traits d'histoire de vie de ces espèces en expansion sont encore aujourd'hui peu étudiés.

Avec une augmentation des populations humaines de par le monde, jusqu'à 30% par année dans certaines parties du globe, les interactions entre humains et faune sauvage sont devenus inévitables. Ainsi, il apparaît aujourd'hui important de chercher à comprendre comment les populations sauvages se maintiennent dans des environnements modifiés par l'homme et répondent aux facteurs de stress anthropiques auxquelles elles sont confrontées (Munns 2006 ; Ciuti *et al.* 2012a).

## **I. Risque de prédation**

Le risque de prédation est une force évolutive importante qui influence fortement les individus, leur morphologie et leur comportement. En effet, les proies consommées par les prédateurs ne pouvant plus contribuer aux générations futures, la prédation représente une véritable pression de sélection sur une population proie. En modifiant les effectifs et la structure des populations par la consommation des proies, les prédateurs peuvent affecter de manière importante la dynamique des populations proies. En 1995, Hik démontre expérimentalement sur des populations de lièvres d'Amérique (*Lepus americanus*) que le risque de prédation peut avoir un effet néfaste sur la masse corporelle et la reproduction des individus. L'exemple bien connu de la co-variation des effectifs de populations de lynx (*Lynx lynx*) et de leurs principales proies, le lièvre d'Amérique au Canada, montre combien la structure et la dynamique des populations proies et prédateurs peuvent être corrélées.

Face au risque de prédation, les individus peuvent développer des stratégies anti-prédatrices pour diminuer la probabilité d'être consommé par un prédateur. Si ces stratégies sont efficaces, il est logique de penser qu'un individu augmente ainsi son temps de vie (survie), et donc également ses opportunités de se reproduire. En conséquence, il accroît sa valeur adaptative individuelle (fitness). Nous verrons dans le paragraphe II de cette introduction qu'un nombre important de stratégies antiprédatrices a été mis en place et adopté au cours du temps par les proies pour réduire le risque de prédation. Cependant, des coûts sont généralement associés à la mise en place et au maintien de telles stratégies, obligeant parfois les organismes à faire des compromis qui peuvent largement impacter leur

valeur adaptative. Ces notions seront développées dans le paragraphe **IV**. Mais avant tout, nous nous devons de définir le risque de prédation tel que nous l'avons considéré tout au long de ce manuscrit.

### ***1.1. Risque de prédation : définition***

Le risque de prédation peut être défini comme la probabilité d'être tué par un prédateur sur un temps donné et dépend de plusieurs facteurs. Si l'on considère la prédation comme une suite logique d'interactions entre une proie et un prédateur, la probabilité pour la proie d'être tuée va dépendre de la séquence comportementale de prédation entre la rencontre entre la proie et le prédateur et la consommation de la proie. Notamment, la probabilité d'être tué suite à une rencontre avec un prédateur ( $P(mort)$ ) dépend de la probabilité d'être attaqué par ce prédateur, de la probabilité d'être capturé et enfin de la probabilité d'être blessé mortellement après la capture (Lima & Dill 1990).

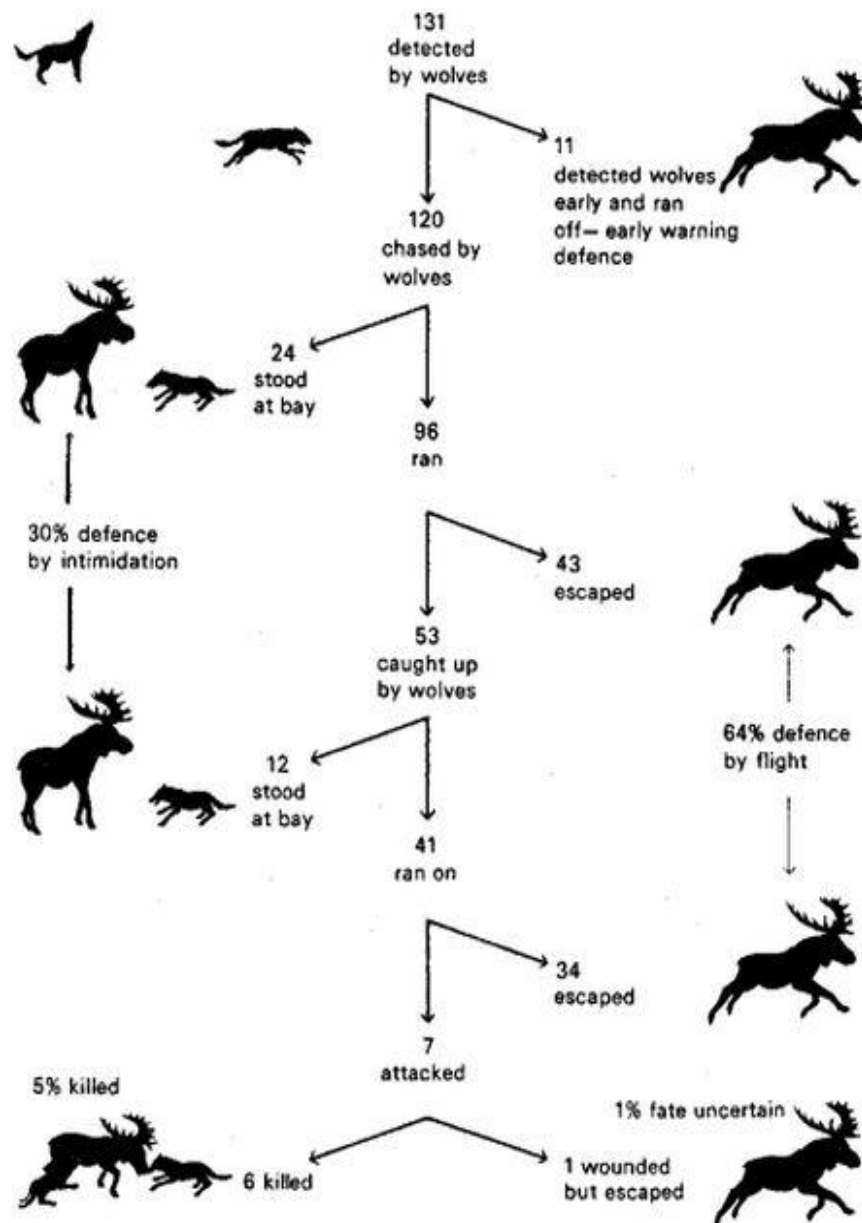
$$P(mort) = P(attaque) \times P(capture \text{ si attaqué}) \times P(blessure \text{ si capturé})$$

Les proies peuvent adopter une large gamme de comportements ou de stratégies anti-prédatrices pour réduire une ou plusieurs de ces probabilités. Ainsi, aux différents stades de la séquence comportementale de prédation, le comportement de la proie et du prédateur peuvent influencer la probabilité de mort de la proie. Edmunds 1974 (basé sur Mech 1970) décrit les différents comportements adoptés par des élans (*Alces alces*) détectés par des loups (*Canis lupus*) (Figure 1). Cet exemple illustre bien comment les comportements adoptés aux différents stades de la séquence de prédation peuvent modifier la probabilité d'être tué. En effet, on peut constater que seuls 6% des individus pris en chasse sont blessés ou tués, donc 94% des individus ont adopté des comportements ou des stratégies efficaces, leur permettant d'échapper sains et saufs aux loups.

Ainsi, nous pouvons donc évaluer le risque pour une proie d'être tuée. Cependant, pour évaluer réellement le risque de prédation, il faut également tenir compte du taux de rencontre entre la proie et le prédateur, et du temps de vulnérabilité (temps que passe la proie dans une situation qui la rend vulnérable à une rencontre avec un prédateur). Ce dernier peut là encore être modulé par la proie afin de réduire le risque de prédation (Lima & Dill 1990).

Cette définition du risque de prédation prend en compte le risque direct létal de la prédation, puisqu'il est défini par la probabilité pour une proie d'être tuée par un prédateur. Les effets létaux des prédateurs sur la structure des communautés et la dynamique des populations sont depuis longtemps reconnus. Effectivement, la prédation induit inévitablement le prélèvement de proies dans l'écosystème (effets directs), mais d'autres effets, les effets indirects du risque de prédation (Lima 1998 ; Schmitz *et al.* 1998 ; Creel & Christianson 2008), ont longtemps été ignorés par la communauté scientifique bien qu'ils jouent également un rôle important.

**Fig. 1**



**Figure 1:** Figure issue d'Edmunds (1974), reprise par Caro (2005), représentant les réactions comportementales et leurs conséquences de 131 élans détectés par des loups dans le parc national de l'Isle Royale (EU). Les flèches indiquent les différents choix faits par les différents individus au cours d'une séquence de prédation. Sont également indiqués le nombre d'individus qui ont fait un choix identique et le pourcentage d'individus qui ont été tués, blessés ou qui se sont défendus suite à une attaque des loups.

*« A complete understanding of predator-prey interactions requires an appreciation of the behaviorally induced non-lethal effects of predators. »*

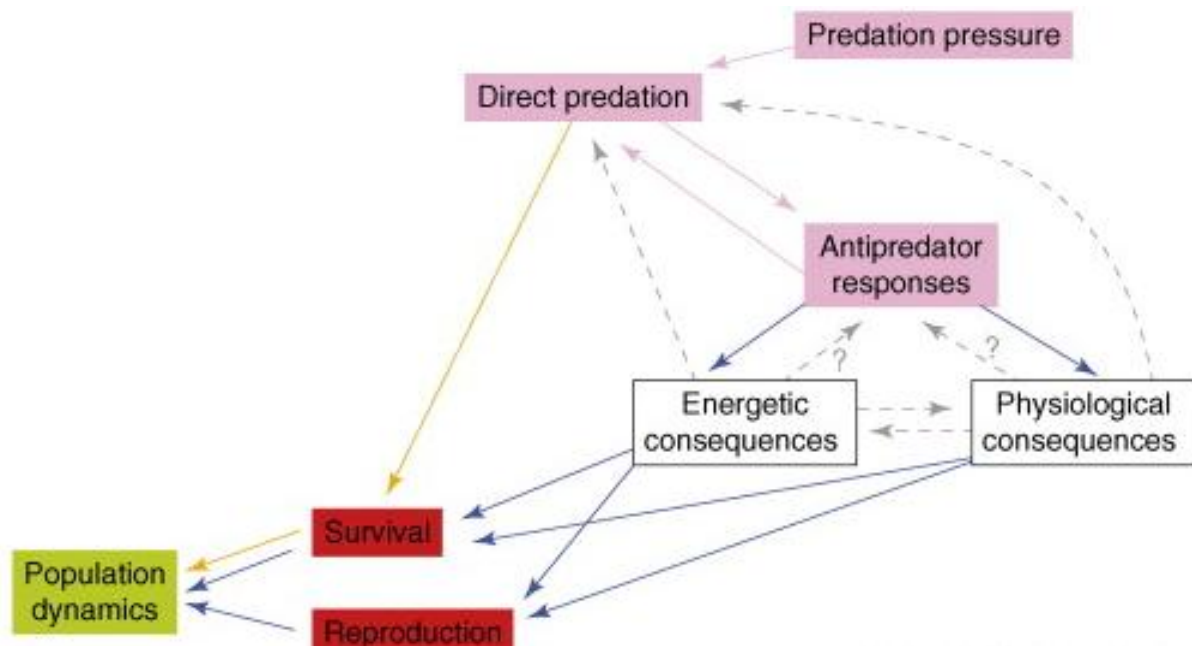
*Steven Lima*

## **1.2. Effets directs et indirects du risque de prédation**

Les prédateurs n'affectent pas les proies seulement en les prélevant (Fig. 2). Les traits phénotypiques des proies peuvent être modifiés pour réduire la probabilité d'être consommé (traits anti-prédateurs). Lorsque les proies altèrent ainsi leur comportement en réponse au risque de prédation, et que ces réponses sont coûteuses en termes de fitness, on parle alors d'effets indirects (non-létaux) (Lima 1998 ; Creel & Christianson 2008). Ainsi, les stratégies anti-prédatrices réduisent la vulnérabilité d'un animal à la prédation mais peuvent également avoir des conséquences énergétiques et physiologiques sur les proies, notamment en réduisant leur efficacité alimentaire, leur croissance ou encore leur succès reproducteur (Brown *et al.* 1999 ; Ruxton & Lima 1997 ; Fortin *et al.* 2004a ; Creel *et al.* 2007 ; Garel *et al.* 2007). Ces effets indirects peuvent égaler et même souvent excéder l'impact des effets directs sur les populations (Werner & Peacor 2003 ; Preisser *et al.* 2005 ; Creel & Christianson 2008). Huang & Sih (1991) ont montré l'importance de ces effets indirects sur un système poisson-salamandre-isopode. En l'absence de poissons prédateurs, les salamandres impactent fortement la survie des isopodes, alors que, les salamandres n'ont plus d'effet sur la survie des isopodes lorsque les poissons sont présents. L'effet sur les isopodes de la prédation directe des poissons sur les salamandres a été estimé comme étant 2,4 fois moins important que l'effet de la réduction de l'activité alimentaire des salamandres, conséquence comportementale indirecte du risque de prédation sur la population.

Afin de mieux appréhender l'effet total de la prédation sur les populations de proies, il semble donc nécessaire de considérer à la fois les effets directs et indirects, mais également les bénéfices (survie) et les coûts (énergétiques) associés à chaque stratégie anti-prédatrice. Pour cela, nous pouvons considérer le compromis auquel sont soumises les proies, entre l'acquisition des ressources et la réduction du risque de prédation (Sih 1980 ; Lima 1985).

Fig. 2



**Figure 2:** Figure issue de Creel & Christianson 2008 représentant les différents chemins par lesquels la prédation peut impacter la dynamique des populations de proies. Durant longtemps les scientifiques se sont focalisées sur l'effet direct de la prédation sur la dynamique des populations de proies via la survie, représenté par les flèches orange. Les flèches et les boîtes roses montrent que les taux de prédation sont déterminés à la fois par l'intensité de la pression de prédation et les réponses anti-prédatrices des proies face à cette pression. De même les réponses anti-prédatrices peuvent représenter un coût physiologique et/ou énergétique pour les proies, ce qui peut également impacter la dynamique des populations en affectant leur survie et/ou leur reproduction (flèches bleues).

« L'homme est le plus grand prédateur que la Terre ait connu.  
L'animal tue pour se nourrir, l'homme tue par convictions. »

Anonyme

### **1.3. Risque de prédation anthropique**

Du fait de l'exploitation importante des populations proies et de la disparition des grands prédateurs naturels, l'homme est devenu le prédateur le plus destructeur sur Terre. Alors qu'à l'origine, les proies sont prélevées principalement dans un but alimentaire, l'homme exploite aujourd'hui des populations animales de manière intensive, que ce soit dans un but commercial, récréatif ou de gestion des espèces dans leur environnement. Dans cette exploitation, l'homme tend à cibler les individus les plus imposants, généralement les individus adultes reproducteurs, là où des prédateurs naturels auraient tendance à prélever les animaux les plus faibles (individus jeunes et naïfs, âgés et affaiblis, malades ou handicapés) (e.g. Mysterud *et al.* 2011). Par exemple, des études ont montré que les loups (*Canis lupus*) tendent à sélectionner des wapitis (*Cervus canadensis*) ou des élans (*Alces alces*) en mauvaise condition physique (souffrant de malnutrition), jeunes ou adultes (Huggard 1993a ; Sand *et al.* 2012). De même, lorsqu'elles sont jeunes, les gazelles de Thomson (*Gazella thomsonii*) semblent être plus soumises à la prédation par les guépards (*Acinonyx jubatus*) et les lycaons (*Lycaon pictus*), probablement du fait que les jeunes soient plus naïfs envers les prédateurs, fuient moins rapidement et que leur tactique de fuite ('zigzag') est moins efficace (FitzGibbon & Fanshawe 1989 ; FitzGibbon 1990). Au contraire, Les chasseurs, par exemple, sélectionnent généralement des individus avec les plus beaux bois ou cornes, c'est le cas du chevreuil ou du mouflon, ou encore les individus les plus massifs, c'est le cas du sanglier (Coltman *et al.* 2003 ; Festa-Bianchet *et al.* 2003; Mysterud *et al.* 2006 ; Toïgo *et al.* 2008). Cette préférence pour les sangliers les plus lourds fait que les mâles adultes ont un risque beaucoup plus élevé d'être chassés par rapport aux autres classes de sexe et d'âge, soit 70% de risque d'être chassé pour un mâle adulte par rapport à un risque moyen de 40% sur la population de Châteauvillain-Arc en Barrois dans l'Est de la France (Toïgo *et al.* 2008).

Ainsi, la pression de prédation exercée par l'homme induit des patrons de sélection qui diffèrent généralement de ceux des prédateurs naturels, et peut causer des modifications

phénotypiques importantes dans la morphologie et les traits d'histoire de vie des populations proies exploitées (Ginsberg and Milner-Gulland 1994 ; Coltman *et al.* 2003 ; Milner *et al.* 2007 ; Allendorf *et al.* 2008 ; Darimont *et al.* 2009). En effet, l'impact écologique des hommes est global et nous savons aujourd'hui qu'il est également à l'origine d'une accélération dans les changements évolutifs des espèces, et particulièrement des espèces qui présentent un intérêt particulier en termes d'économie ou de santé publique, telles que les espèces dites nuisibles, parasites ou à fort intérêt commercial ou récréatif (espèces élevées, chassées ou pêchées). Notamment, il a été montré que l'homme en tant que prédateur, en sélectionnant directement les phénotypes prélevés dans les populations proies exploitées, induit des changements phénotypiques bien plus importants et rapides que ceux observés dans des populations soumises à des perturbations naturelles (ex. période de sécheresse) ou même d'autres perturbations anthropiques (ex. introduction d'une population dans un nouvel environnement). Ainsi, Darimont *et al.* (2009) ont montré dans une méta-analyse portant sur 40 systèmes de proies exploitées par l'homme, une variation de 18% dans les traits morphologiques (e.g. taille des cornes) et une variation de 25% dans les traits d'histoire de vie (e.g. investissement dans la reproduction) dues à l'exploitation par l'homme, là où les agents naturels n'induisent pas plus de 10% de variation en moyenne.

Tout comme face aux prédateurs naturels, les proies ont développé des stratégies anti-prédatrices en réponse à la pression de prédation anthropique. En effet, une littérature grandissante sur le sujet semble indiquer que les activités anthropiques représentent des facteurs de dérangements comparables aux risques de prédation naturels (Lima & Dill 1990). Par exemple, Walther, en 1969, fut l'un des premiers à observer les réactions comportementales de gazelles de Thomson face à un dérangement humain, dans son cas la distance à laquelle l'animal prend la fuite face à l'approche d'une voiture. Il remarque alors que ces réponses sont similaires à celles adoptées face à leur prédateur naturel, le lycaon. En effet, les proies ont généralement développé des stratégies anti-prédatrices répondant à des stimuli généraux, tels que des bruits forts ou des objets en approche (Dill 1974; Frid & Dill 2002). Cela permettrait aux proies de répondre efficacement à des stimuli nouveaux et potentiellement dangereux. Dill (1974) a ainsi montré que les poissons zèbres (*Danio rerio*)

répondent de la même façon qu'ils soient exposés à un « vrai » prédateur (*Micropterus salmoides*), à un modèle (reproduction du prédateur) ou à une vidéo du prédateur. Plus qu'à la présence d'un réel risque de prédation avec le « vrai » prédateur, les poissons zèbres réagissent plus à la taille et à la vitesse d'approche de l'objet.

Au cours du temps, différentes stratégies anti-prédatrices ont ainsi évolué afin d'éviter le risque de prédation ou les dérangements.

*« Il faut courir vite pour rester sur place. »*

*Charles Lutwidge Dodgson, Alice aux pays des Merveilles*

## **II. Comment éviter les risques ?**

La prédation est depuis longtemps reconnue comme étant une force sélective importante, à l'origine de nombreuses adaptations et influençant tous les aspects de la biologie des espèces proies, depuis leur traits d'histoire de vie à leur morphologie, leur physiologie et leur comportement (Lima & Dill 1990 ; Sih 1994 ; Isbell 2005). Parce que la plupart des espèces sont les proies d'une ou plusieurs espèces prédatrices, de nombreuses et diverses stratégies et adaptations ont dû être mises en place au cours du temps pour se protéger de la prédation. Souvent même au sein d'un seul individu, différentes défenses sont mises en place.

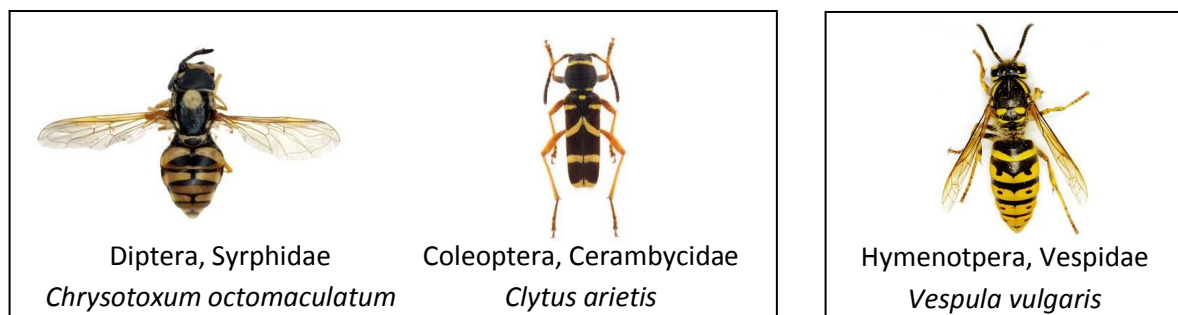
Ci-dessous nous avons introduit différents types de réponses ou stratégies connues pour réduire le risque de prédation, illustrées par quelques exemples. La pression de prédation varie peu sur un temps évolutif, ainsi lorsqu'un individu naît dans une population, les traits physiologiques et/ou morphologiques de cette population résultent des interactions proies-prédateurs sur le long-terme. Sur un premier plan, les stratégies anti-prédatrices peuvent donc être distinguées en défenses indirectes (primaires) et directes (secondaires), suivant Edmunds (1974). Les premières peuvent être définies comme les défenses mises en place alors même que le prédateur ne se trouve pas à proximité et ne constitue pas directement un risque de prédation pour la proie.

### • Défenses morphologiques :

L'évolution des morphes face aux pressions de prédation importante, constitue l'un des premiers remparts à la prédation. En effet les proies peuvent éviter d'être détectées ou identifiées comme des proies par les potentiels prédateurs en se confondant dans leur environnement (camouflage ou mimétisme cryptique) ou en imitant des espèces aposématiques (mimétisme mullérien). L'exemple bien connu de la phalène du bouleau (*Biston betularia*) représente parfaitement la façon dont des populations ont évolué en réponse à la pression de prédation et aux changements environnementaux (augmentation de la pollution amenant un assombrissement de l'écorce des arbres) (Tutt 1896 ; Berry 1990). Les phénotypes sombres (type *carbonaria*) se camouflant mieux sur les arbres dont l'écorce s'était assombrie, leur taux de survie ont excédés ceux des individus présentant un phénotype plus clairs (type *typica*). Ces défenses sont extrêmement courantes chez les insectes, même si des exemples sont connus dans un très grand nombre de taxa. Chez les mammifères, les juvéniles, plus vulnérables aux prédateurs, naissent souvent avec des motifs et/ou couleurs qui leurs permettent de se confondre dans leur environnement. Par exemple, chez les ongulés, les juvéniles ont souvent une robe brune tachetée qui les rend difficilement visibles au sein de la végétation où ils restent immobiles (stratégie « hider ») (Fitzgibbon 1993 ; Stoner *et al.* 2003 ; Caro 2005).

De la même façon, des faux signaux d'avertissement ont évolué chez des espèces proies afin d'augmenter leur ressemblance avec des espèces aposématiques. Ce processus évolutif, appelé mimétisme batésien (de Henri Walter Bates) est reconnu chez de nombreuses espèces qui ont développé des ressemblances avec des espèces toxiques ou dangereuses. Par exemple, plusieurs espèces d'insectes provenant de familles différentes, ont développé des ressemblances avec les guêpes (famille des *Vespidae*) (Fig. 3).

**Fig. 3**

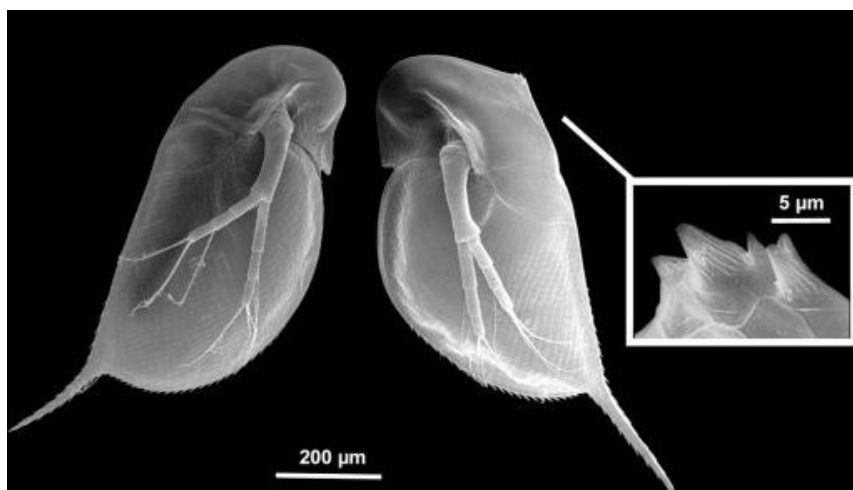


**Figure 3 :** Photographies de différents insectes présentant des patrons de couleurs similaires, dont deux espèces mimétiques (A) et l'espèce « modèle » (B).

En dehors de ces mécanismes de mimétisme, les pressions de prédation peuvent impacter bien d'autres aspects morphologiques au sein des espèces proies. Ainsi, chez certaines espèces, de fortes pressions de prédation ont induit une modification des phénotypes des individus. Une adaptation morphologique observée chez les daphnies (*Daphne pulex*) a montré l'extrême plasticité de ces organismes face aux pressions de prédation. En effet, en présence de prédateurs (par exemple les larves de *Chaoborus americanus*), les daphnies juvéniles ont des formes altérées : elles possèdent des excroissances au niveau de la tête (« neck-teeth ») leur servant de défense contre les prédateurs. Une fois qu'elles ont atteint le stade adulte et qu'elles ne sont plus susceptibles d'être mangées par les larves de *Chaoborus*, les daphnies perdent ce trait de défense morphologique (Fig. 4).

Chez les mammifères, de nombreux exemples sont également disponibles, notamment sur la masse corporelle des individus. Par exemple, Garel *et al.* (2007) ont montré une importante réduction de la masse et de la taille corporelles en quelques dizaines d'années sur des mouflons (*Ovis gmelini musimon*). Ceci du fait de la pression de chasse, qui tend à prélever les individus adultes imposants dans les populations d'ongulés sauvages (Mysterud *et al.* 2011), et de la perte des habitats de qualité. De même, ils ont également montré dans cette même population une modification de la relation allométrique entre la taille et la largeur des cornes chez les mâles, suggérant que la pression de sélection exercée par la chasse basée sur la forme et la taille des cornes peut modifier la forme de ces traits phénotypiques secondaires.

Fig. 4



**Figure 4 :** Photographie au microscope électronique de deux daphnies (*Daphnia pulex*) juvéniles. A gauche la daphnie n'est soumise à aucune pression de prédation. A droite, la daphnie a été soumise à une pression de prédation par la mise en contact indirecte avec des larves de *Chaoborus americanus* et a développé des excroissances au niveau de la tête. Christian Laforsch

#### • Défenses comportementales :

Les réponses comportementales anti-prédatrices ont évolué dans la majorité des taxa. Beaucoup d'exemples sont notamment connus chez les mammifères herbivores. Au cours du temps et selon les espèces, des réponses comportementales anti-prédatrices ont été adoptées pour faire face à chaque comportement du prédateur dans la séquence de prédation. La séquence comportementale de prédation peut être sectionnée en différentes phases qui peuvent varier selon les auteurs (par exemple Vermeij 1982 ; Edmunds 1974). Nous avons décidé de nous baser sur la vision d'Endler (1991) et de Caro (2005) qui considèrent la séquence de prédation comme une suite d'étapes comportementales du ou des prédateurs qui les rapprochent progressivement de leur proie et s'intéressent aux réponses anti-prédatrices associées à chaque étape. Nous avons donc distingué 5 étapes dans la séquence de prédation : la rencontre entre le prédateur et la proie, la détection de la proie et l'identification en tant que telle, l'approche de la proie (l'attaque), la capture et la consommation. Ainsi, entre la rencontre avec un prédateur et la consommation de la proie, un nombre important de comportements anti-prédateurs peut être mis en place par les

proies, dont certains sont développés ci-dessous. Bien sûr, les réponses anti-prédatrices adoptées sont fonction des capacités intrinsèques des individus à allouer de l'énergie dans la mise en place de tels comportements qui sont souvent coûteux en énergie (Brown 1999 ; Brown & Kotler 2004 ; Fortin *et al.* 2004a), et également du type de prédateurs qu'il leur faut contrer.

Eviter les rencontres avec les prédateurs constitue la première défense comportementale face au risque de prédation. C'est une réponse indirecte au risque de prédation puisque celle-ci se met en place alors que le prédateur n'est *a priori* pas à proximité de la proie. Pour éviter de rencontrer des prédateurs ou d'être détectées par ceux-ci, les proies peuvent modifier leurs patrons d'activité, de sélection des habitats, d'alimentation ou de reproduction (Lima & Dill 1990 ; Lima 1998). Ces modifications peuvent résulter de variations dans l'environnement (par exemples : changements cycliques des conditions lumineuses, ou présence d'indices de présence d'un prédateur) qui traduisent une variation spatiale et/ou temporelle du risque de prédation. Par exemple, des études récentes sur diverses espèces, notamment chez les mammifères, ont ainsi montré un glissement dans les patrons d'utilisation des habitats (glissement du domaine vital ou de la sélection des habitats dans le domaine vital) en conséquence d'une augmentation du risque de prédation (Blumstein & Daniel 2002; Heithaus & Dill 2002; Verdolin 2006; Ylönen *et al.* 2006; Benhaïem *et al.* 2008; Jayakody *et al.* 2008 ; Keuling *et al.* 2008; Grignolio *et al.* 2011; Webb *et al.* 2011). Les stratégies d'utilisation des habitats en fonction du risque de prédation ont fait l'objet de nombreuses recherches ces dernières décennies. Plusieurs articles dans cette thèse en font également l'objet. Cet aspect est traité plus en détails dans la partie VI.

Pour éviter d'être détectées par un prédateur alors que celui-ci se situe à proximité, les proies ont développé des comportements pour repérer les éventuels prédateurs avant que ceux-ci n'aient conscience de leur présence. Chez de nombreux mammifères et oiseaux, le comportement de vigilance, soit le fait de relever la tête à un certain niveau au-dessus du sol et de scruter son environnement, est considéré comme un comportement anti-prédateur permettant de détecter la présence de prédateurs dans l'environnement immédiat (FitzGibbon 1990 ; Caro 2005). L'état de vigilance représente un coût énergétique pour la proie car celui-ci ne lui permet pas de se consacrer à d'autres activités, par exemple

l'approvisionnement, ou alors de manière moins efficace (Lima *et al.* 1985 ; Gauthier-Clerc *et al.* 1998; Brown 1999 ; Fortin *et al.* 2004a). Cependant, la détection précoce d'un prédateur ou d'une attaque permet à la proie de pouvoir réagir de manière plus efficace. Par exemple, Rattenborg *et al.* (1999) ont montré que les canards les plus vigilants étaient également les plus rapides à réagir face à une attaque simulée.

Une fois la proie détectée par le prédateur, celle-ci peut tout de même éviter l'attaque. En effet, avant d'entamer un processus d'attaque, le prédateur doit déterminer si celle-ci sera rentable (Caro 2005). Certaines espèces ont développé des signaux afin de montrer au prédateur qu'il a été détecté, supprimant l'effet de surprise. Dans ce cas, l'attaque risque donc d'impliquer une poursuite et/ou une défense de la proie qui augmenterait le coût énergétique de l'événement et/ou la probabilité d'un échec. Ces signaux peuvent donc suffire à convaincre un prédateur à ne pas les poursuivre. Par exemple, le simple fait d'observer directement et avec insistance le prédateur peut permettre aux proies potentielles de signaler qu'il a été repéré. Ainsi, face à un renard roux (*Vulpes vulpes*), les lièvres européens (*Lepus europaeus*) se dressent sur leurs pattes arrières, leurs oreilles dressées et leurs ventres blancs tournés face à leurs prédateurs lorsque celui-ci tend à s'approcher en milie ouvert (à moins de 50m) (Holley 1993). D'autres types de signaux peuvent également révéler la bonne condition physique des proies ou leur bonne situation (par exemple, située à proximité d'un refuge), et donc leur efficacité à fuir et à échapper à une attaque (« pursuit-deterrent signals » ; Woodland *et al.* 1980). Il a été montré par exemple que l'alouette des champs (*Alauda arvensis*) émet un chant particulier lorsqu'elle est poursuivie par un faucon merlin (*Falco columbarius*). Les alouettes en bonne condition physique se posent et chantent, alors que celles en moins bonne condition tendent à chercher immédiatement un refuge. Ceci suggérerait donc que ce chant reflète la condition physique des alouettes et leur capacité à échapper à une autre attaque de faucon merlin. Ces signaux permettent donc de réduire le risque de prédation et sont donc en cela bénéfiques pour la proie. Mais ces signaux peuvent également réduire le risque d'attaque infructueuse (perte de temps et d'énergie) et de blessure suite à une réponse défensive de la proie, et en cela ils sont également bénéfiques pour le prédateur (Cresswell 1994). De la même façon, Fitzgibbon & Fanshawe (1988) ont montré que les gazelles de Thomson (*Gazella thomsoni*) qui effectuent des sauts (« stotting ») lorsqu'elles sont face à des

prédateurs, notamment des prédateurs coursant leurs proies (par exemple les lycaons (*Lycaon pictus*), ont moins de probabilités de se faire attaquer.

Après que le prédateur ait décidé d'attaquer, la proie peut encore adopter des stratégies anti-prédatrices afin d'échapper à la capture. De nombreux comportements, tels que fuir, sauter hors de portée du prédateur, grimper en hauteur (sur un arbre par exemple) ou encore pénétrer dans l'eau, peuvent permettre à une proie d'échapper à son prédateur qu'il soit encore à distance ou qu'il se soit rapproché. D'autres comportements, permettent de surprendre le prédateur au dernier moment, lorsqu'il est très proche de sa proie, en exposant une partie colorée du corps (« flash coloration ») ou en émettant des sons abrupts (« defense call »). La surprise permettrait de laisser un laps de temps supplémentaire aux proies pour s'échapper.

La plupart des comportements anti-prédateurs sont plus ou moins flexibles et peuvent répondre à un niveau de risque de prédation variable dans le temps (ex. jour *versus* nuit) et/ou dans l'espace (ex. habitat boisé *versus* habitat ouvert). Les proies peuvent ainsi adapter leur niveau de comportement anti-prédateur à un niveau de prédation actuel afin de réduire les coûts associés à la mise en place de ces comportements (un individu engagé dans un comportement anti-prédateur ne peut être engagé dans un autre comportement, ou alors de façon moins efficace).

*« Avoir une vie facile est un but difficile à atteindre. »*

*William Cowper, 1795*

### **III. Pourquoi prendre des risques ?**

En 1966, MacArthur & Pianka introduisent la notion d'approvisionnement optimal en tentant de déterminer la gamme de ressources qu'un animal peut acquérir dans un habitat donné, en tenant compte des coûts inaliénables auxquels ces consommateurs sont soumis pour la recherche et la « capture » de leurs ressources. Cela a permis de considérer le comportement d'approvisionnement comme un trait modelé par la sélection naturelle et de prédire le comportement optimal qu'un consommateur devrait adopter dans des situations

données (Charnov 1976 ; Pyke *et al.* 1977). Ainsi, la théorie de l'approvisionnement optimal (OFT, *Optimal Foraging Theory*) stipule que les animaux s'alimentent de façon à maximiser l'apport d'énergie par l'alimentation ou minimiser le temps passé à acquérir (rechercher, capturer et consommer) une quantité fixe d'énergie (Schoener 1971 ; Pyke *et al.* 1977).

Les consommateurs vont donc avoir tendance à utiliser des patches d'alimentation dans lesquels ils pourront maximiser la consommation des ressources. Cependant, les patches les plus attractifs en termes de ressources vont attirer un plus grand nombre d'individus, et la compétition intra-spécifique va induire une diminution du taux de consommation par individu. Si les animaux s'alimentent de façon optimale, ils devraient donc se redistribuer jusqu'à ce que tous les patches soient égaux en termes de rentabilité pour les consommateurs. Cette distribution idéale (IFD, *Ideal Free Distribution*) dans l'espace en fonction de la répartition des ressources et du taux de consommation implique que les animaux sont conscients des différents patches qui les entourent et de leur rentabilité et qu'ils ont la capacité de passer librement des uns aux autres (Fretwell & Lucas 1970). En plus de s'alimenter, les animaux doivent souvent satisfaire d'autres besoins primordiaux, ce qui les oblige généralement à compromettre leur alimentation en faveur de la réalisation d'autres activités. Notamment, les défenses développées pour réduire le risque de prédation (cf partie III) représentent un coût énergétique pour les proies, soit parce qu'elles monopolisent de l'énergie pour être réalisées, soit parce qu'elles réduisent le temps alloué à l'alimentation et obligent alors les proies à s'écarter d'un comportement d'approvisionnement optimal (Brown 1988).

Les organismes ne sont pas uniquement motivés par l'acquisition de ressources dans leur prise de décision. Ils doivent également répondre à d'autres besoins primordiaux qui peuvent avoir un impact fort sur leur valeur adaptative. Notamment, la plupart des animaux doivent investir du temps et de l'énergie dans la reproduction (la recherche de partenaire, la copulation, les soins aux jeunes), la thermorégulation, les défenses immunitaires, la défense d'un territoire et l'évitement de la prédation (Krebs 1980; Sih 1980; Fraser & Huntingford 1986; Gilliam & Fraser 1987; Ydenberg & Krebs 1987; Cowlshaw 1997; Weimerskirch *et al.* 1997; Komdeur & Kats 1999 ; Bourgoïn *et al.* 2011 ; Carr & Lima 2012). En reprenant le concept de distribution idéale des consommateurs entre les différents patches d'alimentation, les prédateurs devraient maximiser leur consommation en allant prospecter

dans les patchs réunissant la plus grande densité de proies, c'est-à-dire les patchs d'alimentation les plus attractifs pour leurs proies. Ainsi, les patchs d'alimentation les plus riches en termes de ressources pour les proies sont également généralement les plus risqués. Dans ce cas, les recherches de maximisation du taux net de consommation et de minimisation du risque de prédation sont conflictuelles. Les consommateurs proies doivent alors faire des choix entre ces deux pressions et leurs prises de décision seront donc contraintes par ce compromis entre évitement du risque et acquisition des ressources (Sih 1980 ; Fraser & Huntingford 1986).

#### **IV. « Le paysage de la peur »**

De nombreux facteurs environnementaux peuvent modifier le niveau de risque de prédation dans l'espace et dans le temps. La probabilité d'être détectée par un prédateur, ainsi que la probabilité de lui échapper avant ou après avoir été repéré, dépendent des caractéristiques du terrain (topographie, proximité des habitats refuges, ...), des conditions climatiques (vent, neige, ...) et du comportement de la proie. Par exemple, la profondeur de la couche de neige peut augmenter le risque de prédation pour les ongulés, car une couche de neige trop profonde peut affecter l'efficacité de leur fuite face à un prédateur. Ainsi, il a été montré que les loups avaient de meilleurs taux de prélèvements dans des populations d'ongulés sauvages lorsque la couche de neige était profonde (Huggard 1993b ; Smith *et al.* 2003). Afin de réduire le risque de prédation, une proie peut donc adapter son comportement au regard des caractéristiques topographiques et climatiques rencontrées (Kie 1999 ; Ripple and Beschta 2003).

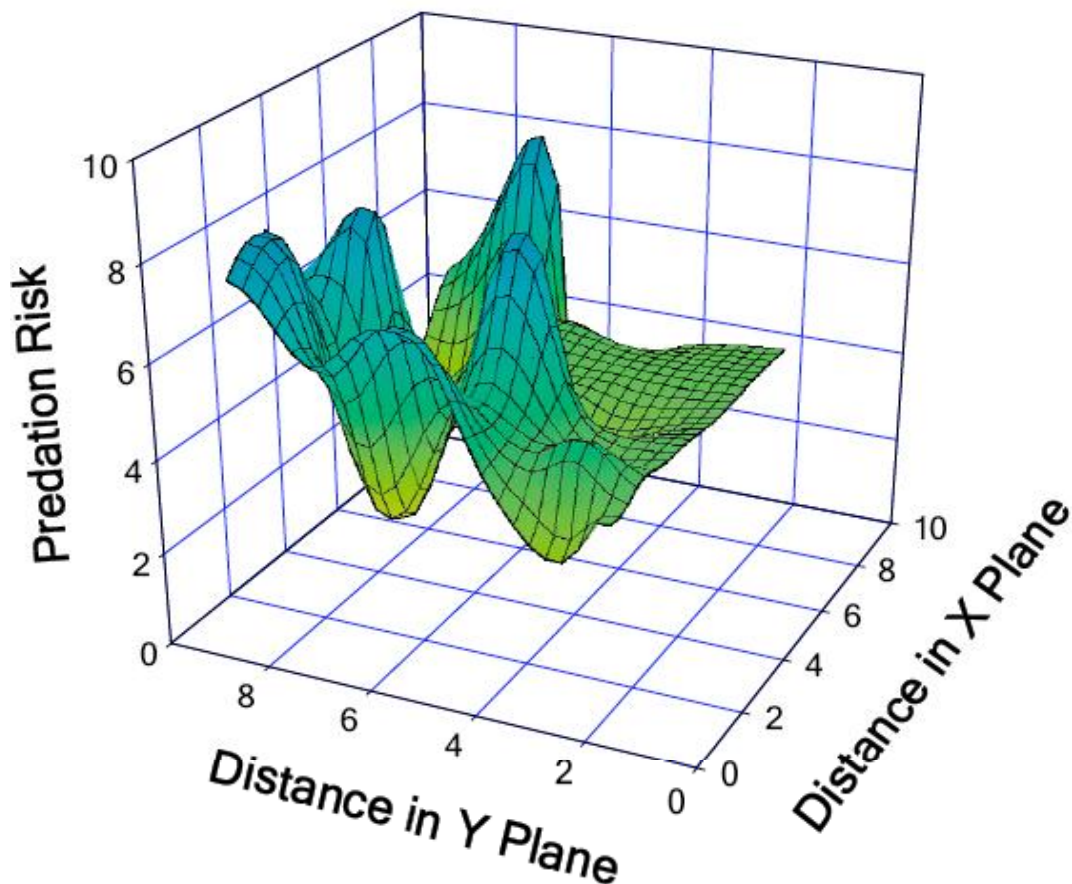
Ainsi la perception du risque par les proies peut varier sur des échelles spatiales et temporelles très courtes. Un des exemples marquant illustrant cela est le cas de la réintroduction des loups dans le parc national de Yellowstone (EU) sur le comportement des cerfs élaphe (*Cervus elaphus*). Après la réintroduction du loup en 1995, les cerfs élaphe (notamment femelles) ont augmenté leurs niveaux de vigilance (Laundré *et al.* 2001) et ont modifié leur utilisation de l'espace vers des habitats plus forestiers résultant en une diminution de la qualité de leur régime alimentaire (Hernández *et al.* 2005). En tenant

compte de ces variations spatiales des niveaux de risque de prédation dans le paysage, on peut définir un « paysage du risque » pour chaque proie en fonction de chaque prédateur. Pour cela il faut déterminer le risque réel pour une proie d'être consommé en tout point de l'espace, en tenant compte des taux de mortalité réels induits par un prédateur donné sur une proie donnée.

En plus du fait que ce type de données ne soit généralement pas évident à obtenir, cette approche ne tient pas compte de la perception par les proies du risque de prédation et de l'éventuelle (et en réalité probable) réponse anti-prédatrice adoptée face à cela. C'est pourquoi beaucoup d'études se sont intéressées aux variations dans les comportements anti-prédateurs pour déterminer le risque perçu par les proies dans leur environnement (Brown *et al.* 1999 ; Altendorf *et al.* 2001 ; Laundré *et al.* 2010). Cette approche diffère de la précédente dans le sens où on ne mesure plus un risque réel en un point donné de l'espace, mais la perception de ce risque par la proie. Cette perception par les animaux d'un paysage dont la topographie révèle différents niveaux de risques (Fig. 5) est nommée « paysage de la peur » (Laundré *et al.* 2001). En considérant que les proies ne sont pas omniscientes, le risque de prédation perçu par les proies diffère généralement de l'intensité réelle du risque de prédation encouru. Ainsi, le paysage de la peur est spécifique à chaque espèce proie, en fonction de ses capacités de détection, et de son ou ses prédateur(s). L'existence de variabilité inter-individuelle dans les capacités de réaction face aux prédateurs et la sensibilité au risque de prédation (Boissy 1995 ; Martin & Réale 2008), laisse suggérer que le paysage de la peur devrait également être différent pour chaque individu. Ce paysage permet donc d'associer un degré de « peur » à un point de l'espace, ou plus généralement un type d'habitat ; mais il est souvent difficile de dissocier les différentes sources de risque de prédation qui peuvent générer cette peur.

Fig. 5

## The Landscape of Fear



**Figure 5** : Représentation de la topographie d'un paysage de la peur. Les axes X et Y représentent des coordonnées d'une aire. L'axe Z correspond au risque de prédation perçu par les proies, c'est-à-dire un indice de peur (par ex. le taux de vigilance, les GUDs, ...). D'après Laundré *et al.* 2001.

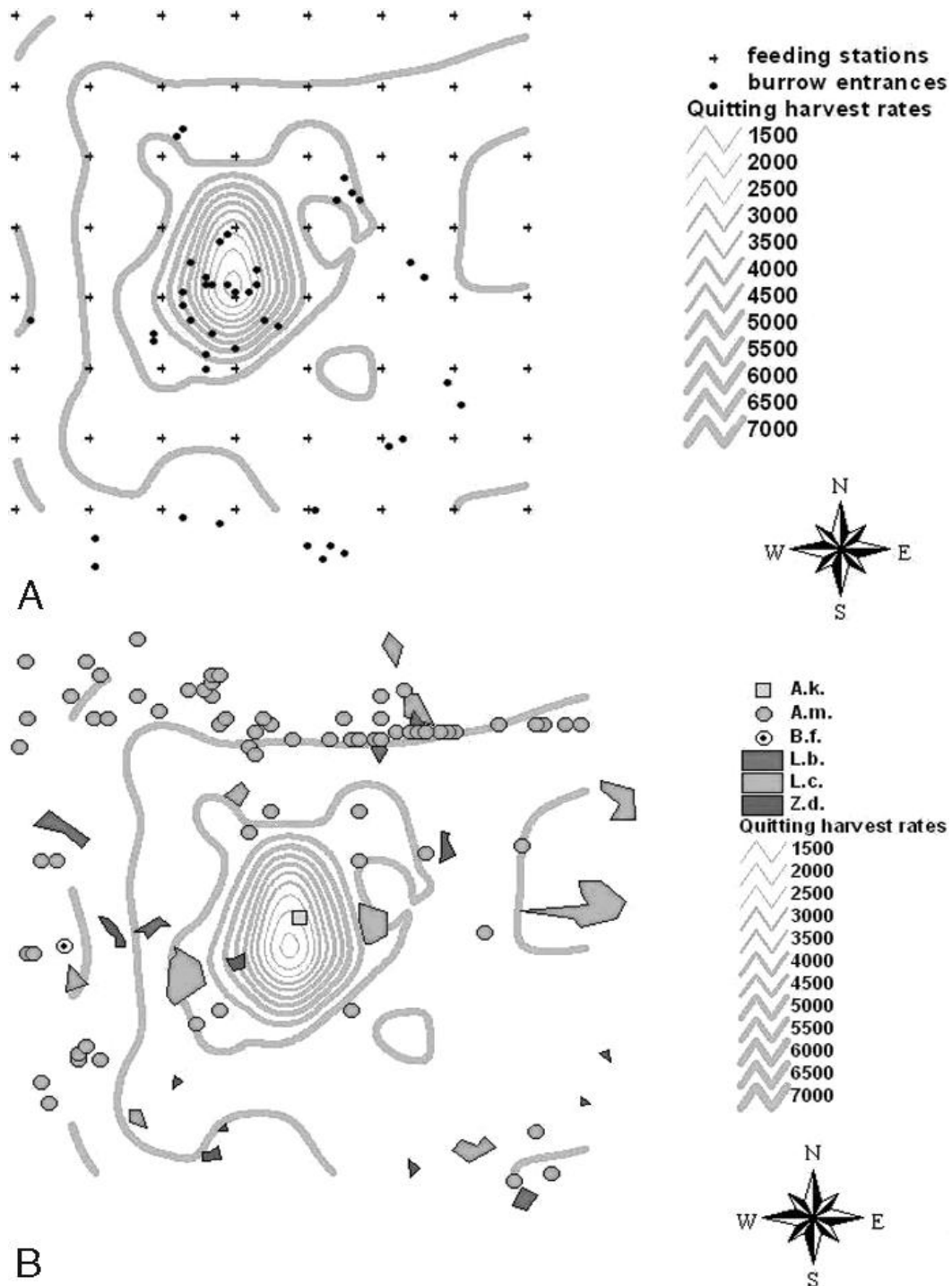
Une méthode a été mise au point pour déterminer un paysage de la peur pour des populations proies en considérant le compromis que font les proies entre l'acquisition des ressources et l'évitement des risques (Brown 1988). En mettant à disposition de proies des patches de nourriture non-renouvelables, on peut quantifier la quantité de nourriture restante dans chaque patch d'alimentation après qu'un consommateur ait cessé de s'y approvisionner (GUDs, *Giving Up Density*). Plus le risque est important dans un patch donné, moins les consommateurs prélèvent de nourriture dans ce patch d'alimentation. Les GUDs permettent donc de quantifier les variations spatiales du risque perçu par des proies dans leur environnement (pour chaque patch d'alimentation) et donc le coût de ce risque de

prédation en termes d'approvisionnement. En effet, un individu devrait cesser de se nourrir dans un patch d'alimentation à partir du moment où le bénéfice lié à l'acquisition de ressources supplémentaires ne dépasse plus les coûts à rester sur le patch. Par exemple, Hughes & Ward (1993) ont montré un effet du risque de prédation, plus élevé lors de la pleine lune que lors de la nouvelle lune, sur la sélection des habitats et l'efficacité alimentaire d'une population de gerbilles (*Gerbillurus tytonis*). En effet, lors de la pleine lune, les gerbilles tendent à délaisser plus de patches alimentaires et à privilégier les patches les plus proches du couvert que lorsque le risque est plus faible.

Ainsi, les coûts à rester sur le patch d'alimentation sont évidemment liés au risque de prédation, mais également aux coûts métaboliques et des opportunités manquées (à ne pas être engagé dans une autre activité). Afin de quantifier la part de coût liée au risque de prédation, il faut donc contrôler pour les coûts métaboliques et des opportunités manquées (Rieucau *et al.* 2009). Les coûts métaboliques peuvent être contrôlés en fournissant des patches d'alimentation identiques au même échantillon d'individus sous des conditions micro-climatiques similaires (Kilpatrick 2003). Les coûts liés aux opportunités manquées peuvent être contrôlés en fournissant plusieurs patches au même échantillon d'individus sur une même journée (Brown *et al.* 2001).

Les GUDs permettent donc de quantifier la variation spatiale du coût énergétique lié au comportement anti-prédateur d'une population de proies dans le compromis entre risques et acquisition des ressources. Cette variation spatiale peut être représentée graphiquement et superposée à des caractéristiques de l'environnement dans lequel sont intégrés les patches d'alimentation afin de visualiser à quels types de facteurs les proies sont sensibles. Ainsi, le paysage de la peur peut être cartographié (exemple Fig. 6).

Fig. 6



**Figure 6:** (A) Représentation issue de van der Merwe & Brown 2008, représentant le paysage de la peur d'une population d'Écureuils de terre du Cap (*Xerus inauris*) mâles superposé à une carte du dispositif des stations d'alimentation artificielles ('feeding stations') et des entrées de terriers ('burrow entrances'). Les isolignes (en gris) représentent des aires de *quitting harvest rate* équivalentes (unités en joules par minute). Les différences entre les isolignes représentent donc des différences de coût pour l'alimentation dû au risque de prédation. (B) Représentation similaire du paysage de la peur superposé cette fois à une carte indiquant la position des arbustes (polygones de différentes couleurs selon l'espèce) et des arbres.

## V. Zoom sur la sélection des habitats

Comme on vient de le voir dans le paragraphe précédent avec le paysage de la peur, l'environnement n'est pas homogène dans l'espace. En effet, en fonction du type d'habitat ou de patch qu'occupent les individus, des différences sont observables, par exemple de type de végétation, de proximité aux prédateurs et aux dérangements ou encore de présence de congénères. La présence elle-même de l'individu dans un patch introduit de l'hétérogénéité dans l'environnement, de part son impact sur le milieu. Parce qu'un seul habitat ne peut pas offrir toutes les conditions pour que les individus combinent tous leurs besoins liés à leur survie et/ou à leur reproduction en général, les animaux doivent se mouvoir d'un habitat à un autre pour pouvoir acquérir les ressources nécessaires, rencontrer un partenaire sexuel, élever leur progéniture, éviter la prédation,... Afin d'exploiter au mieux cette hétérogénéité du paysage, les organismes ne doivent pas se mouvoir de façon aléatoire entre des patches ou des habitats dissemblables. Ainsi, que ce soit au niveau de la recherche d'une ressource (alimentaire ou autre) au sein d'un patch, du choix d'un patch au sein d'un habitat ou du choix d'un habitat au sein d'une matrice hétérogène, les mouvements des individus entre ces composantes du paysage devraient refléter les choix faits par les individus à chaque échelle. Par exemple, dans le processus d'acquisition des ressources alimentaires, les animaux doivent quotidiennement faire des choix entre des habitats ou des patches alimentaires qui diffèrent à la fois en termes de retour énergétique et de risque de prédation.

Le choix actif d'un habitat, en fonction de ses caractéristiques propres, par un individu, est le processus à la base de la notion de « sélection des habitats » (Johnson 1980). Le choix d'un habitat est considéré comme sélectif à partir du moment où un individu utilise un certain type d'habitat de manière disproportionnée par rapport à sa disponibilité dans l'environnement. La disponibilité quant à elle représente la quantité de l'habitat donné présent dans l'environnement, accessible et immédiatement utilisable par l'animal. Les patrons de sélection des habitats observés sont le résultat d'un processus hiérarchique complexe (Johnson 1980) et la définition de la disponibilité d'un habitat peut différer selon les processus comportementaux étudiés et les questions biologiques posées. Ainsi, la sélection des habitats au sein du domaine vital d'un individu est, selon Johnson (1980), une

sélection de troisième ordre. A une échelle plus fine, la sélection de quatrième ordre concerne la sélection des patches alimentaires au sein du domaine vital. A une échelle plus large au contraire, la sélection de second ordre correspond à la définition du domaine vital par un individu ou un groupe d'individus au sein de l'aire de répartition de l'espèce. La sélection de cette aire de répartition géographique au sein d'une matrice environnementale hétérogène constitue la sélection de premier ordre. Ainsi la définition de la disponibilité dépend de l'ordre de sélection qui est considéré.

De plus, il est difficile de connaître précisément ce qui est disponible pour les individus, car la présence d'un habitat dans l'environnement proche d'un animal ne le rend pas disponible pour autant. En effet, la présence de barrières physiques (clôture, routes, ...), de congénères (par exemple lors de comportements territoriaux) ou d'individus d'une autre espèce (compétitrice ou prédatrice), peut rendre un habitat inutilisable malgré sa proximité. Par exemple, après la suppression expérimentale d'une espèce de poisson de corail, *Stegastes planifrons*, dans plusieurs microhabitats, d'autres espèces de poisson de corail compétitrices pour l'utilisation des mêmes types de microhabitats (*Stegastes partitus* et *Stegastes variabilis*), ont vu à la fois leurs démographies et leurs distributions augmenter du fait de l'utilisation de microhabitats exclusivement occupés jusqu'alors par les individus plus agressifs de l'espèce *S. planifrons* (Robertson 1996). Cette expérience montre bien que la disponibilité et l'utilisation des habitats peuvent être contraintes par différents facteurs externes, tels que la présence d'une espèce compétitrice.

La sélection d'habitat constitue l'un des premiers remparts face au risque de prédation (Caro 2005). En effet, le premier moyen de réduire le risque de prédation est d'éviter de rencontrer un prédateur. Les prises de décisions par les proies concernant les types d'habitats à utiliser à un instant donné sont donc primordiales. Dans des environnements hétérogènes changeant rapidement, les individus doivent être capables d'adapter leurs comportements à court terme, et notamment les comportements de sélection des habitats. Ainsi, il a été montré que la modification de la valeur refuge ou alimentaire d'un habitat pouvait effectivement modifier les patrons de sélections associés. Par exemple, Cimino & Lovari (2003) ont montré que la récolte et le labourage de certaines parcelles cultivées entraînaient des chevreuils (*Capreolus capreolus*) à utiliser de manière plus importante des milieux boisés protecteurs.

Généralement, les meilleurs patchs en termes de ressources (en quantité et/ou en qualité), sont également les plus risqués, du fait que la qualité d'un habitat attire des proies en plus grande densité, ce qui devient également attractif pour les prédateurs. De ce fait, les proies sont généralement soumises à un compromis entre la sélection d'habitats riches en ressources mais risqués et d'habitats plus sûr mais moins riches (voir IV). Dans leurs processus d'acquisition des ressources, les animaux sont donc constamment soumis à différentes contraintes auxquelles ils doivent répondre dans la résolution de ce compromis : quand manger, où manger, que manger et comment le manger (Lima & Dill 1990) ? Face à ces contraintes, les individus adoptent donc des stratégies de sélection des habitats et des ressources qui vont dépendre de leurs caractéristiques individuelles : de leurs besoins et de l'énergie qu'ils peuvent allouer aux différents comportements. Les patrons de sélection des habitats sont le reflet des stratégies adoptées par les individus dans leur résolution du compromis entre risque et acquisition des ressources.

Du fait de la variation temporelle importante dans le risque de prédation (par exemple jour *versus* nuit, hiver *versus* été, saison de chasse *versus* hors-chasse), il est primordial pour les proies de déterminer à quel moment s'approvisionner afin de réduire au maximum le risque de prédation (quand manger ?). Lorsqu'elles sont prévisibles, les variations temporelles du risque de prédation peuvent modifier les patrons de sélection des habitats par les proies. Ainsi, des études ont montré que nombre d'espèces ne font pas la même utilisation des habitats entre la nuit et le jour, sélectionnant des habitats plus riches en ressources mais plus risqués de nuit et inversement de jour, lorsque le risque de prédation et de dérangement est plus important (Larson *et al.* 1978; Beier & McCullough 1990; Myrsterud *et al.* 1999a, 1999b; Godvik *et al.* 2009; Náhlik *et al.* 2009; Bjørneraas *et al.* 2011 ; Bonnot *et al.* 2013).

La question de « où manger ? » se résout à différentes échelles (Lima & Dill 1990). En effet, au sein d'un paysage un individu délimite son domaine vital (« l'aire traversée par un individu durant ses activités normales de recherche de nourriture, de reproduction et de soins aux jeunes » Burt 1943) dans lequel se trouve généralement différents types d'habitats afin de répondre aux différents besoins et activités de l'individu. Ainsi, les individus doivent faire des choix concernant le type d'habitat, le patch d'alimentation au sein de cet habitat et les ressources à consommer (« manger quoi »). La variation spatiale du risque de prédation

peut modifier le comportement de sélection du type d'habitat dans lequel s'alimenter. Du fait que les habitats riches en ressources soient également les plus risqués, les individus doivent choisir entre utiliser un habitat offrant une qualité et/ou une quantité de ressources importante, ou un habitat plus sûr mais offrant des bénéfices moindre en termes d'acquisition des ressources (i.e., ils doivent faire un compromis entre l'acquisition des ressources et le risque associé à un habitat, cf IV). Ainsi, une augmentation du niveau de risques dans un habitat riche en ressources peut modifier les patrons de sélection pour cet habitat. Par exemple, Nonacs & Dill (1990) ont montré que des fourmis (*Lasius pallitarsis*) modifiaient leur utilisation des patches d'alimentation (solutions sucrées) envers un patch moins riche (moins concentré en sucre) lorsqu'un risque de prédation est induit sur le patch d'alimentation le plus riche. Cependant ce patron dépend de la différence de qualité entre les deux patches d'alimentation proposés, puisque lorsque les ressources disponibles sur le patch d'alimentation non-soumis à la prédation sont trop faibles, les fourmis choisissent alors d'utiliser le patch d'alimentation le plus risqué, au risque d'être tué par le prédateur.

La question de « comment manger » va dépendre de l'appétence de la ressource mais aussi du comportement anti-prédateur adopté par les proies pour réduire le risque lors de l'approvisionnement ; par exemple il a été montré que certaines espèces augmentent leur taux de vigilance pendant qu'ils s'approvisionnent dans des périodes ou des habitats risqués, afin de détecter au mieux un éventuel prédateur (par exemple : Watson *et al.* 2007 sur la perdrix grise (*Perdrix perdrix*) ; Benhaïem *et al.* 2008 sur le chevreuil; Ciuti *et al.* 2012a sur le mouflon (*Ovis canadensis*)).

Ainsi, au sein d'un compromis entre acquisition des ressources et évitement du risque de prédation, les proies répondent aux variations spatiales et temporelles du risque et de la disponibilité des ressources en adoptant des stratégies de sélection des habitats qui devraient maximiser le gain énergétique par l'approvisionnement et minimiser les rencontres avec un prédateur potentiel. L'étude de la sélection des habitats (l'utilisation disproportionnée d'un habitat par rapport à sa disponibilité) représente donc un bon moyen d'étudier le compromis que font les individus dans leur approvisionnement pour réduire le risque de prédation. Dans cette thèse, nous nous sommes particulièrement intéressés à la façon dont le risque de prédation, notamment d'origine anthropique, peut modifier les patrons d'utilisation et de sélection des habitats par le chevreuil (cf Encadré 1).

## | Encadré 1 | Le Chevreuil, un modèle en proie aux activités humaines



Le Chevreuil (*Capreolus capreolus*, Linnaeus 1758) est un mammifère de l'ordre des artiodactyles et de la famille des cervidés. Grâce aux données moléculaires, au moins trois sous-espèces ont pu être identifiées : *Capreolus capreolus italicus* (Festa 1925), *Capreolus capreolus garganta* (Muenier 1983), *Capreolus capreolus capreolus* (Linnaeus 1758).

Cet herbivore est le plus petit des cervidés en Europe (60 à 80 cm de hauteur au garrot pour un poids variant en moyenne de 20 à 25kg (source ONCFS). Le dimorphisme sexuel est faible chez cette espèce, cependant les mâles développent des bois chaque année entre janvier et octobre et sont légèrement plus lourds que les femelles.

Les populations de chevreuils se sont considérablement accrues ces dernières décennies, autant d'un point de vue démographique que géographique, de sorte que le Chevreuil est devenu le cervidé le plus largement répandu en Europe. L'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN) le considère donc comme une préoccupation mineure. A l'origine considéré comme forestier (Hewison *et al.* 1998), le

chevreuil est doté d'une forte plasticité écologique et a su s'adapter à des habitats variés, y compris les paysages agricoles modernes impliquant une forte cohabitation avec les activités humaines (Danilkin & Hewison 1996 ; Andersen *et al.* 1998 ; Hewison *et al.* 2001). Ainsi, le Chevreuil occupe aujourd'hui des biotopes très divers, depuis des milieux méditerranéens jusqu'à des milieux scandinaves (Fig. E1).



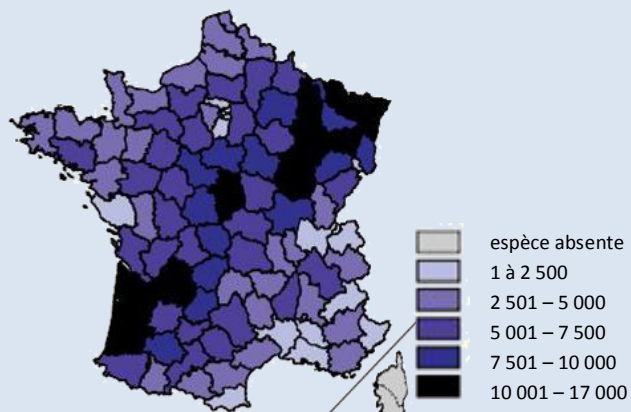
**Fig. E1 :** Répartition géographique du Chevreuil en Europe (jaune), d'après l'UICN (2008). En rouge, les aires où l'espèce est aujourd'hui éteinte.

## | Encadré 1 | Le Chevreuil, un modèle en proie aux activités humaines

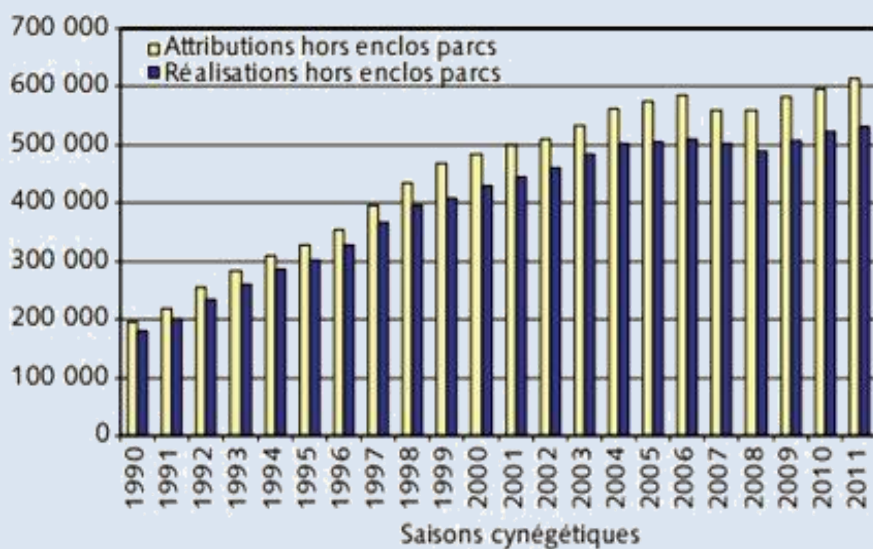
Le chevreuil est très sélectif dans son alimentation mais peut se satisfaire aussi bien de ressources forestières (rameaux et feuilles de végétaux semi-ligneux et ligneux) qu'agricoles en milieu plus ouvert (céréales, luzerne,...). Ces dernières représentent des ressources à haute valeur nutritive pour les chevreuils (Hewison *et al.* 2009 ; Abbas *et al.* 2011).

Avec la diminution des populations de grands prédateurs, l'Homme est devenu le principal prédateur des chevreuils en Europe. Dans certains pays, les populations de chevreuils sont soumises à des prédateurs naturels, tels que le Lynx, l'Ours ou le Loup (Suède, Norvège, Allemagne, République Tchèque, Italie...), cependant, la cause de mortalité la plus importante est généralement induite par les activités humaines (cf ci-dessous ; Linnell & Zachos 2011). Les renards constituent également un risque de prédation important, mais uniquement pour les faons.

Les chevreuils sont chassés dans la plupart des pays où ils sont présents (Apollonio *et al.* 2011, Morellet *et al.* 2011a). En France, les chevreuils sont soumis à des plans de chasse départementaux et peuvent être chassés à l'affût à partir de juin et en battue de mi-septembre à fin février. Alors que l'effectif de chevreuils en France est estimé à environ 1.500.000 animaux, le nombre d'individus prélevés annuellement dépasse les 500.000 têtes (*source ONCFS*). La pression de prédation due à la chasse est donc potentiellement intense.

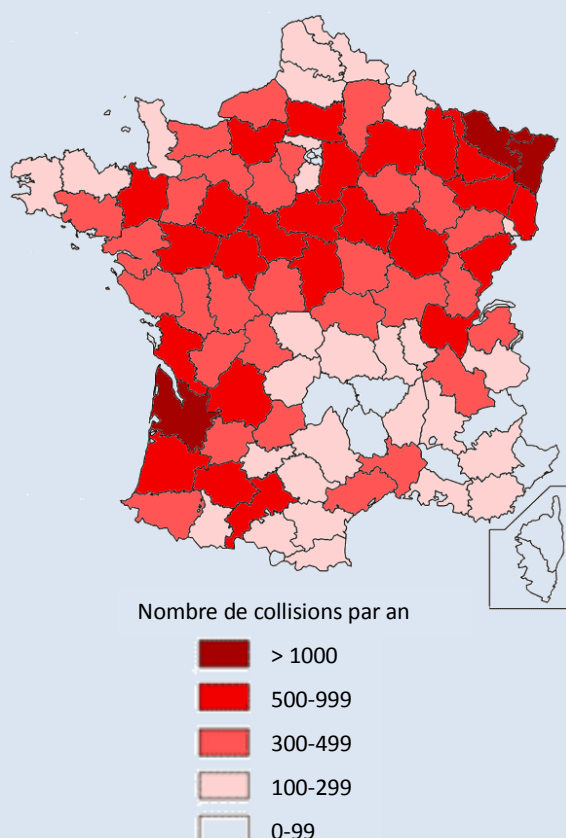


**Fig. E2 :** Effectifs de chevreuils chassés par département sur la saison 2011-2012 (haut) et évolution annuelle des effectifs chassés au niveau national (bas). Source Réseau Ongulés Sauvages ONCFS/FNC/FDC.



## | Encadré 1 | Le Chevreuil, un modèle en proie aux activités humaines

La chasse n'est pas l'unique cause de mortalité anthropique pour les chevreuils. En effet, diverses activités humaines peuvent fortement impacter les populations de chevreuils. Ainsi, les activités agricoles sont responsables de la mort de nombreux faons tous les ans, lors des fauches. De même, les collisions avec des véhicules représentent également un facteur de mortalité important pour les populations d'animaux sauvages, dont les chevreuils.



**Fig. E3 :** Carte représentant le nombre de collisions véhicules-faune sauvage estimé par département en 2008. 37% de ces collisions impliqueraient des chevreuils (source FGAO).



En 2008, 40.000 collisions véhicules-grande faune ont été recensées (Fonds de Garantie des Assurances Obligatoires, FGAO), représentant un coût économique énorme (plus de 200 millions d'euros par an) (Fig. E3). Même s'il est difficile de connaître la part exacte liée aux chevreuils, on estime que la plupart des collisions auraient lieu avec des sangliers (environ 45%) puis avec des chevreuils (environ 30%). De même, il a été montré que plus les densités de population humaine et de population de chevreuils (estimées par les effectifs de chasse) sont importantes, plus le risque de collision est grand (source ONCFS). Ce risque serait d'autant plus important en Avril et en automne, du fait de l'émancipation des jeunes et de la mise en place du comportement territorial d'une part, et de la chasse en battue d'autre part (sources ONCFS et FGAO).

## **VI. Objectifs et structure de la thèse**

Comme exposé précédemment, les populations sauvages peuvent difficilement réaliser l'ensemble de leurs activités nécessaires à leur survie et à leur reproduction sans encourir un risque de prédation. De par leurs activités, les populations humaines représentent un risque de prédation majeur et des sources de dérangements multiples pour les populations d'animaux sauvages. C'est le cas notamment pour les populations de chevreuils, dont les populations abondantes sont de plus en plus soumises aux activités anthropiques.

Les travaux de cette thèse ont pour objectif de comprendre l'impact des activités humaines sur une population sauvage de chevreuils particulièrement soumise aux facteurs anthropiques. Je me suis particulièrement intéressée aux facteurs qui peuvent affecter la gestion du compromis que doivent faire les individus entre l'acquisition des ressources et l'évitement des risques. La population, et les facteurs environnementaux et anthropiques auxquels elle est soumise, sont décrits dans la partie « Système étudié et Données disponibles » ci-après. Les travaux effectués sont regroupés dans ce manuscrit sous la forme de trois chapitres qui explorent chacun à leur tour différents processus qui sous-tendent les patrons de sélection des habitats au sein du compromis entre l'acquisition de ressources et l'évitement du risque. Ces chapitres sont tous composés d'un manuscrit en anglais, publié ou en voie d'être soumis prochainement, et pour le second chapitre de deux sous-parties supplémentaires rédigées en français.

Le premier chapitre décrit les patrons généraux de sélection des habitats observés à l'échelle de la population. Le but était ici de comprendre comment les patrons de sélection des habitats sont contraints par les variations spatio-temporelles au sein du compromis entre «risques et acquisition des ressources». Ainsi, nous avons testé la façon dont les variations spatio-temporelles des risques et de la disponibilité des ressources au sein du paysage pouvaient impacter les stratégies de sélection des habitats par le chevreuil. Nous nous sommes notamment focalisés sur des variations temporelles à court (jour vs nuit) et long-terme (saisons) représentant des niveaux de risque et de disponibilité des ressources variables (ex. période de chasse/hors-chasse, hiver/printemps) ; de même pour les variations

spatiales (degré d'ouverture du paysage). Nous nous attendons à ce que toute variation du niveau de risque et/ou de la disponibilité des ressources modifie les patrons de sélection des habitats chez le chevreuil, avec une sélection plus importante des milieux protecteurs lorsque le risque augmente et/ou la disponibilité des ressources de qualité diminue, et à l'inverse une sélection plus forte envers les milieux ouverts riches en ressources lorsque le risque diminue et que la disponibilité des ressources augmente. Certaines ressources cultivées, lorsqu'elles arrivent à maturité, fournissent des ressources de qualité à la fois en termes d'alimentation et de refuge (du fait de leur taille qui égale ou dépasse la taille moyenne des chevreuils, leur permettant de s'y réfugier). Durant ces périodes, ces habitats devraient être plus largement sélectionnés. Parce que les besoins des individus varient également en fonction de leur cycle biologique (mise bas, rut, soins parentaux, ...), nous nous attendons également à observer une utilisation plus importante des milieux ouverts riches lorsque les besoins énergétiques individuels augmentent.

Dans le second chapitre, nous nous intéressons plus particulièrement aux effets des activités humaines sur les patrons d'utilisation des habitats par les chevreuils. Trois sous-chapitres illustrent cette question sous la forme d'un article en anglais accepté dans une revue internationale et de deux sous-chapitres en français. Premièrement, nous avons considéré l'utilisation des habitats de jour *versus* de nuit. En effet, nous supposons que les activités humaines étant bien plus présentes durant la journée, les chevreuils devraient utiliser des habitats boisés protecteurs durant la journée et des habitats ouverts riches la nuit, lorsque les risques de prédation et de dérangements sont réduits. En supposant que les dérangements provoqués par les activités humaines durant la journée sont responsables, au moins en partie, de ces patrons d'utilisation des habitats, alors on s'attend à observer des patrons d'utilisation des habitats modifiés vers l'utilisation d'habitats plus riches de jour lorsque le risque de prédation est réduit, par exemple en s'éloignant des sources potentielles de dérangement. Pour tester cela, nous avons considéré les effets de la proximité aux routes et aux habitations, de même que l'effet de la période de chasse, sur les patrons d'utilisation des habitats de jour et de nuit pour le chevreuil. Le deuxième sous-chapitre s'intéresse à la façon dont l'ouverture de l'habitat, et donc indirectement l'augmentation des niveaux de dérangements par les activités humaines, peut impacter le stress ressenti par les populations de chevreuils vivant dans ces paysages hétérogènes

fortement anthropisés. Nous avons donc testé l'hypothèse que la structure et la composition du paysage (en termes d'ouverture et d'hétérogénéité des habitats) influence le niveau de stress (mesuré via le cortisol, une hormone de stress sécrété par tous les mammifères) des individus. Enfin, dans le troisième sous-chapitre de cette partie, nous avons analysé les résultats issus d'une expérience menée sur une population vivant en semi-liberté (site expérimental de Gardouch, cf « Système étudié et Données disponibles » ci-dessous). Cette expérience visait à mettre en évidence le compromis entre l'évitement du risque et l'acquisition des ressources au sein du paysage de la peur pour des chevreuils soumis ou non à un dérangement anthropique, via l'utilisation des GUDs (*Giving Up Densities*). Cette méthode nous permet d'étudier les densités de nourriture restante dans chaque patch artificiel d'alimentation en fonction de la distance au couvert et du niveau de risque (dérangements anthropiques).

Enfin, le troisième chapitre aborde la question de la variabilité inter-individuelle dans les stratégies d'utilisation des habitats pour des individus confrontés au compromis entre risque et acquisition des ressources. Ce chapitre teste l'existence de profils comportementaux dans la population qui pourraient expliquer la variabilité inter-individuelle observée du comportement spatial des individus. Nous nous attendons à observer un syndrome de gestion du risque, avec des individus moins sensibles aux risques et aux dérangements qui utilisent plus les milieux ouverts durant la journée et des individus plus sensibles aux risques qui restent dans les habitats boisés protecteurs lorsque le risque est le plus fort (de jour). Pour déterminer la sensibilité aux risques des différents individus, et donc leurs profils comportementaux ou personnalités, nous nous sommes appuyés sur des données physiologiques (température) et des données comportementales face à un événement particulièrement stressant, représenté par la capture (réaction comportementale des individus à la manipulation), et dans une phase d'alimentation normale, sans stress particulier induit (comportements de vigilance et de distance de fuite face à une approche).



*Chevreuil vigilant, dans les blés. ©B. Lourtet*



*Système étudié*  
*& Données disponibles*

*Le chevreuil dans un paysage agrosystémique*  
*fragmenté et anthropisé*



*Photo du site d'étude d'Aurignac, par un beau matin de Mars (N. Bonnot)*



## **I. Système Chevreuil – Homme**

Alors que la plupart des populations d'ongulés sont en progression depuis plusieurs décennies, le chevreuil est devenu l'ongulé le plus répandu en Europe (cf Encadré 1). Les besoins en ressources des chevreuils sont importants. Il peut manger entre 6 à 12 fois par jour, entrecoupés de périodes de rumination (Duncan *et al.* 1998). La taille et la masse du chevreuil (le plus petit cervidé, cf Encadré 1) font que cette espèce a des besoins énergétiques et nutritionnels importants. De plus, les femelles doivent investir fortement dans la reproduction et les soins maternels (Andersen *et al.* 2000), du fait qu'elles ont deux petits en moyenne par an, d'une masse moyen de 1,5kg chacun, et avec un taux de croissance précoce très fort. La masse des chevreuils varie peu au cours de l'année et l'énergie nécessaire pour répondre aux forts besoins liés à la reproduction est acquise par la consommation des ressources sur cette même période (stratégie plus proche des « income breeder », opposé aux « capital breeder » qui puisent l'énergie nécessaire dans les stockages accumulés en amont). Ainsi les chevreuils sont assez sélectifs dans leur alimentation, recherchant des ressources riches et variées. Cependant, ils sont capables de se nourrir sur une large gamme d'espèces végétales leur permettant ainsi d'adapter leur alimentation en fonction de la disponibilité des ressources dans le milieu (Duncan *et al.* 1998). Les feuilles des plantes ligneuses (jeunes arbres ou arbustes, tels que les chênes, charmes, ormes, lierres, ronces, ...) constituent généralement la majorité de leur alimentation. Lorsque des cultures sont à leur disposition, les graines et feuilles de plantes cultivées, comme le blé, le maïs, les pommes de terre, les pois, la betterave ou le sorgho, peuvent représenter une part non négligeable de leur régime alimentaire (Duncan *et al.* 1998).

De part leurs besoins importants en ressources de qualité, les chevreuils peuvent fortement impacter leur environnement. Leur impact sur les milieux agricoles est relativement faible comparé aux dégâts sylvicoles. En effet, la pression d'abrouissement sur les jeunes plants d'arbres et sur certaines essences forestières (exemple les fruitiers), peut à terme impacter la régénération des forêts (Gill 1992a,b ; Mysterud & Østbye 2004). Cette dégradation des milieux forestiers a des conséquences économiques, en termes de productivité sylvicole, mais également en termes d'abondance et de biodiversité végétale et faunistique (Fuller & Gill 2001 ; Gill & Beardall 2001 ; Stewart 2001 ; Perrins & Overall 2001 ; Flowerdew & Elwood 2001), et est une source de conflit entre l'homme et le chevreuil.

L'augmentation des populations de chevreuils est à l'origine d'autres sources de conflit avec l'humain. Notamment, ces dernières décennies ont vu exploser le nombre de collisions entre les chevreuils et les véhicules. La démographie des populations de chevreuils n'est évidemment pas la seule responsable de ce phénomène. Le développement croissant des infrastructures routières augmente d'autant plus ce risque. Même si des mesures sont mises en place ces dernières années pour réduire le nombre de collisions, *via* la création de passages pour les grands herbivores sauvages, l'aménagement des routes (panneau de signalisation, clôtures), cela reste un souci socio-économique de grande ampleur.

L'état sanitaire des populations de chevreuils représente une autre source d'inquiétude pour les gestionnaires de la faune sauvage et les acteurs du paysage. En effet, lorsqu'une population est dans une situation de surdensité par rapport à la capacité d'accueil de l'habitat, ou lorsque l'environnement induit un stress important sur les populations, cela favorise l'apparition de maladies, généralement due à divers parasites (Body *et al.* 2011). Ainsi, des phénomènes d'épizooties sont à craindre dans certaines populations de chevreuils en France et pourraient engendrer une dégradation de la condition physique des individus d'une population. Afin d'éviter la contamination croisée entre espèces sauvages et également entre faune sauvage et faune domestique, des mesures doivent être prises, *via* l'évitement de surdensité populationnelle par rapport à la capacité d'accueil des habitats et l'évitement de contacts entre faune sauvage et faune domestique.

Diverses activités humaines, autres que la chasse, peuvent fortement impacter les populations de chevreuils, telles que les collisions avec les véhicules, présentées ci-dessus, qui représentent un facteur de mortalité important pour les chevreuils. Ces effets directs mortels des activités humaines sur les populations de chevreuils sont accompagnés d'une multitude d'effets indirects liés à la modification des paysages, souvent soudaine et rapide (par exemple, arrachage des haies dans le but d'agrandir les surfaces agricoles, récoltes des cultures, construction d'infrastructures humaines, ...), à l'utilisation de pesticides dans l'environnement, à l'introduction d'espèces exotiques, à la présence d'animaux domestiques ou aux dérangements, physiques ou sonores, dus aux activités anthropiques en tout genre (activités agricoles, trafic routier, promenades, chasse, ...). Les individus peuvent réagir fortement à ces dérangements et ces effets indirects du risque anthropique, *via* la

modification des patrons d'activité (par exemple l'activité d'alimentation augmentée durant la nuit), de l'utilisation des habitats (par exemple évitement des habitats utilisés par les troupeaux domestiques), des patrons comportementaux anti-prédateurs (par exemple les niveaux de vigilance), etc ...

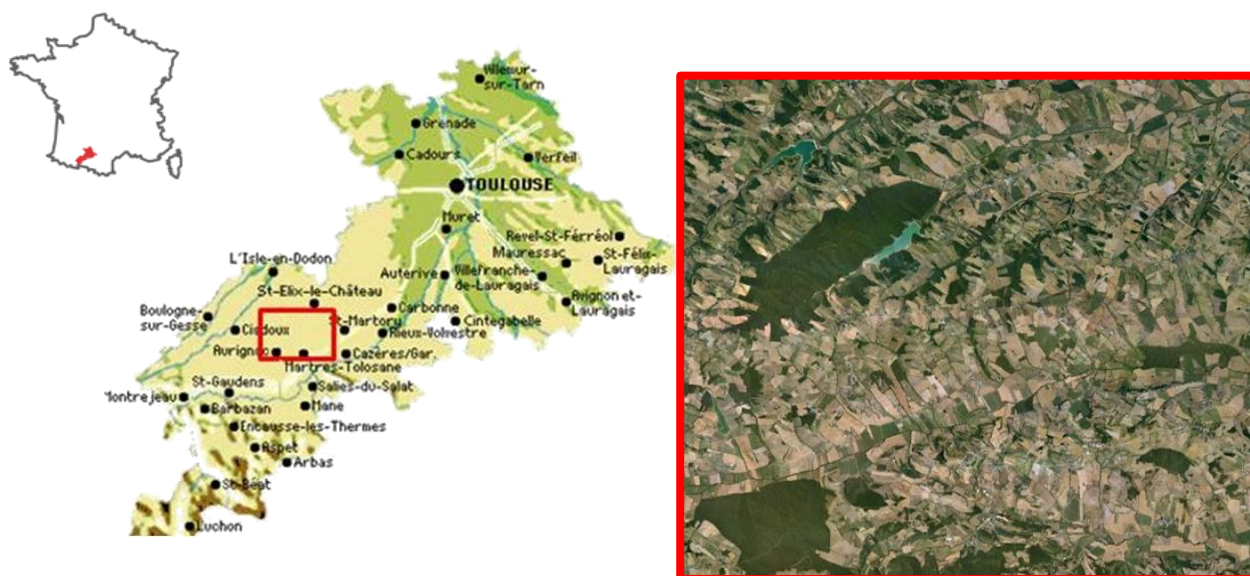
Dans cette thèse, notre but est de comprendre l'impact que peuvent avoir les activités humaines sur le comportement spatial des chevreuils. Pour cela, nous avons utilisé deux sites d'études présentés ci-dessous, d'une part de façon expérimentale en manipulant les stimuli perturbateurs (Gardouch), d'autre part en observant l'impact des stimuli anthropiques non contrôlés sur des chevreuils en milieu naturel (Aurignac).

## **II. Sites et populations étudiés**



### **1. Site d'Aurignac : population étudiée en milieu naturel**

Notre laboratoire travaille sur deux sites d'études, l'un en milieu naturel et l'autre expérimental. Le premier, le site d'étude « d'Aurignac » sur lequel je me suis principalement focalisée pour les travaux présentés dans cette thèse, est situé dans les coteaux de Gascogne dans le sud-ouest de la France, et plus précisément sur le canton d'Aurignac au sud-ouest de Toulouse (Midi-Pyrénées ; Fig. 7). Cette région est soumise à un climat tempéré caractérisé par des étés chauds et secs et des hivers doux, avec une température annuelle moyenne d'environ 11°C. Les précipitations sont de l'ordre de 800 à 900 mm/an. Les vallées et coteaux de Gascogne appartiennent à une plateforme LTSE (Long Term Socio Ecological Research) qui vise à mettre en relation des sites d'études labellisés qui ont en commun d'étudier les processus écologiques sur le long terme et à grande échelle spatiale. Sur une surface d'environ 15000 ha, ce paysage rural au relief vallonné (entre 260 et 370m d'altitude) est représentatif des paysages agricoles modernes, fragmentés et hétérogènes, avec une part importante consacrée à une agriculture poly-cultures et à de l'élevage (bovin, ovin, avicole, ...). Environ 25% de cette surface est représentée par des bois ou des bosquets avec une aire de 2,5ha en moyenne. Deux massifs forestiers se distinguent, les forêts de Fabas et de Mauboussin, de 650ha et 455ha respectivement, occupant donc moins de 10% du site.

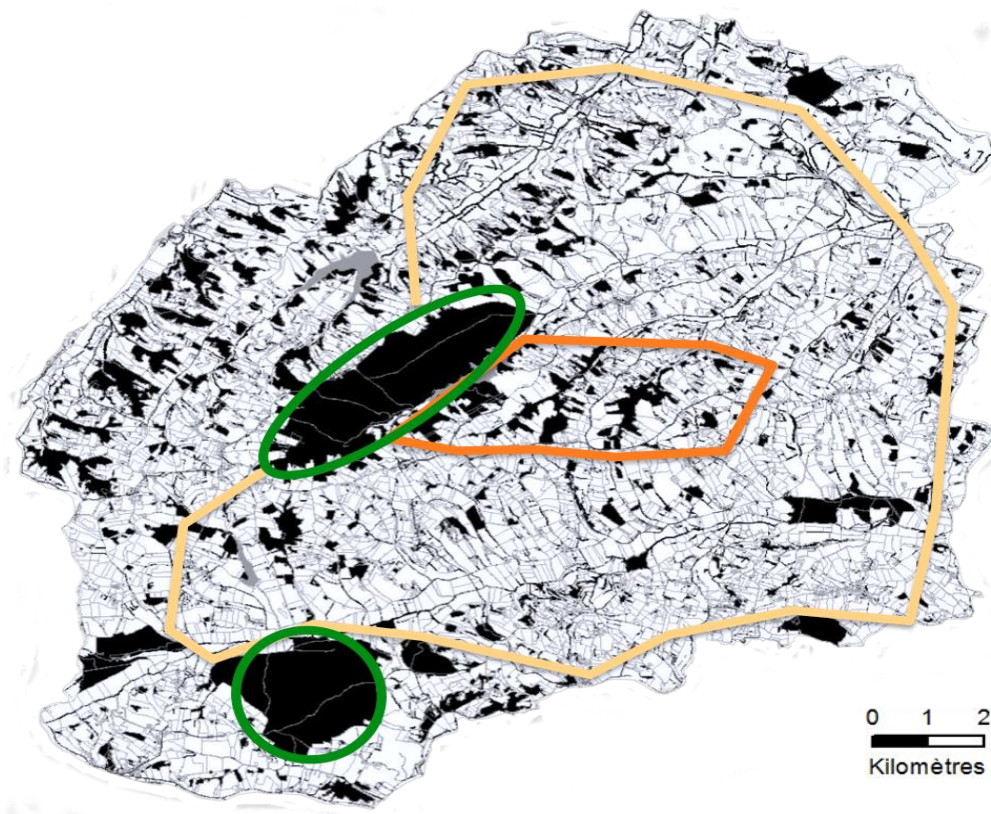


**Fig. 7:** Localisation et représentation du site d'étude en France et dans la région Midi-Pyrénées (N43,2° E0,8°). Image satellite issue de GoogleEarth version 6.1.

De par les nombreuses activités humaines, notamment agricoles (polyculture élevage), sylvicoles, mais aussi récréatives (chasse, etc...), la présence humaine est importante sur l'ensemble du site et constitue un réseau dense de routes et de dépendances humaines. Tout cela contribue à constituer un paysage fragmenté et hétérogène. Au sein du site nous avons identifié différents secteurs selon leurs degrés d'hétérogénéité et de fragmentation de l'habitat boisé (Fig. 8). Ainsi les deux massifs forestiers, Fabas et Mauboussin, sont considérés comme des secteurs forestiers fermés. La forêt de Fabas, classée en ZNIEFF de type II (*Zone Naturelle d'Intérêt Ecologique Faunistique et Floristique*), est essentiellement composée de résineux, tels que du Douglas (*Pseudotsuga menziesii*), du pin (*Pinus sp*) et du mélèze (*Larix sp*), mais également des chênes (*Quercus sp*), du hêtre commun (*Fagus sylvatica*) et du charme (*Carpinus betulus*). La forêt de Mauboussin est quant à elle composée essentiellement de feuillus, tels que des chênes (*Quercus sp*), du charme (*Carpinus betulus*)...

Le reste du site est façonnée par les activités d'élevage et d'agriculture. Ainsi, les deux autres secteurs, plus ouverts, sont composés de réseaux de bosquets fragmentés et de haies, et d'un nombre important de prairies et de cultures. Le réseau de haies, discontinu, est restreint d'années en années, du fait de l'aménagement et de l'accroissement des surfaces agricoles. Les cultures les plus généralement cultivées sur le site sont le sorgho (*Sorghum bicolor*), le maïs (*Zea mays*), le blé (*Triticum sp.*), l'orge (*Avena sativa*), le tournesol

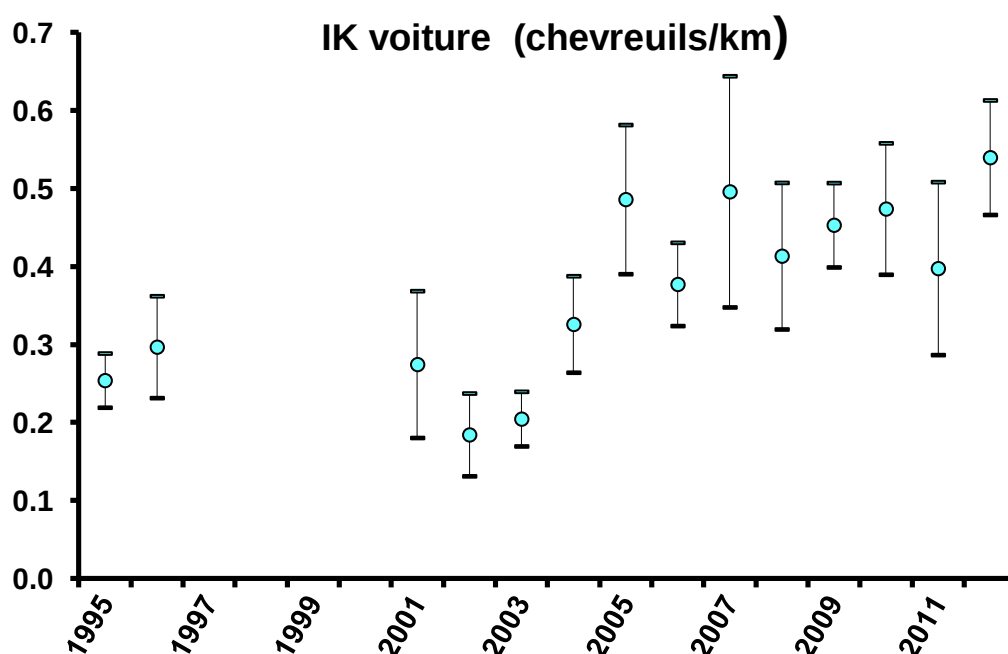
(*Helianthus annuus*), le colza (*Brassica napus*), le soja (*Glycine max*) et les plantes fourragères, telles que la luzerne (*Medicago sativa*) ou le ray-grass (*Lolium perenne*). Le secteur le plus ouvert est majoritairement composé de parcelles agricoles puisque plus de 80% de la surface est occupée de diverses cultures et de prairies (naturelles ou artificielles), le bois occupant seulement 8% de la surface, réparti en petits bosquets (taille moyenne  $1,3 \pm 2,5$  ha). Enfin nous avons également identifié un secteur mixte, partiellement boisé (22% de la surface est occupée par des bosquets d'une taille moyenne de  $2,7 \pm 7,3$  ha), avec tout de même 70% de sa surface composée de cultures et de prairies (Fig.8).



**Fig. 8 :** Représentation du site d'étude d'Aurignac basée sur l'assolement annuel. Les habitats boisés sont représentés en noir et les parcelles cultivées, les prairies et les friches sont en blanc. Des étendues d'eau sont également représentées en gris. Les différents secteurs, déterminés selon l'hétérogénéité et le degré d'ouverture du paysage, sont délimités : fermé (vert), mixte (orange) et ouvert (jaune).

La présence importante de facteurs anthropiques, et cette variation du degré de fragmentation et d'hétérogénéité selon les secteurs, font de cette région une zone d'étude propice à l'étude de l'impact des activités humaines sur son environnement et sur les populations sauvages qui cohabitent avec l'Homme.

De par leur capacité à s'adapter à divers milieux et à évoluer dans des environnements fortement anthropisés, les chevreuils ont vu leurs populations s'accroître démographiquement et géographiquement (cf Encadré I). Ainsi, dans les coteaux de Gascogne comme ailleurs en Europe, les populations de chevreuils se sont densifiées, pour devenir l'une des espèces d'ongulés les plus répandues (avec notamment le sanglier, *Sus scrofa*). Sur le site d'étude, la population de chevreuils est estimée à 9,3 individus/ha en milieu ouvert et à plus de 30 chevreuils/ha en forêt, mais cette dernière estimation est moins fiable du fait du peu de visibilité en ce milieu fermé (Hewison *et al.* 2007). Ces estimations sont calculées à l'aide de méthodes de capture-marquage-recapture visuelle réalisées annuellement. Des circuits voitures nous permettent également d'obtenir un indice kilométrique relatif à l'abondance des chevreuils sur la zone d'étude et d'observer une nette augmentation de l'abondance des chevreuils cette dernière décennie (Fig. 9).



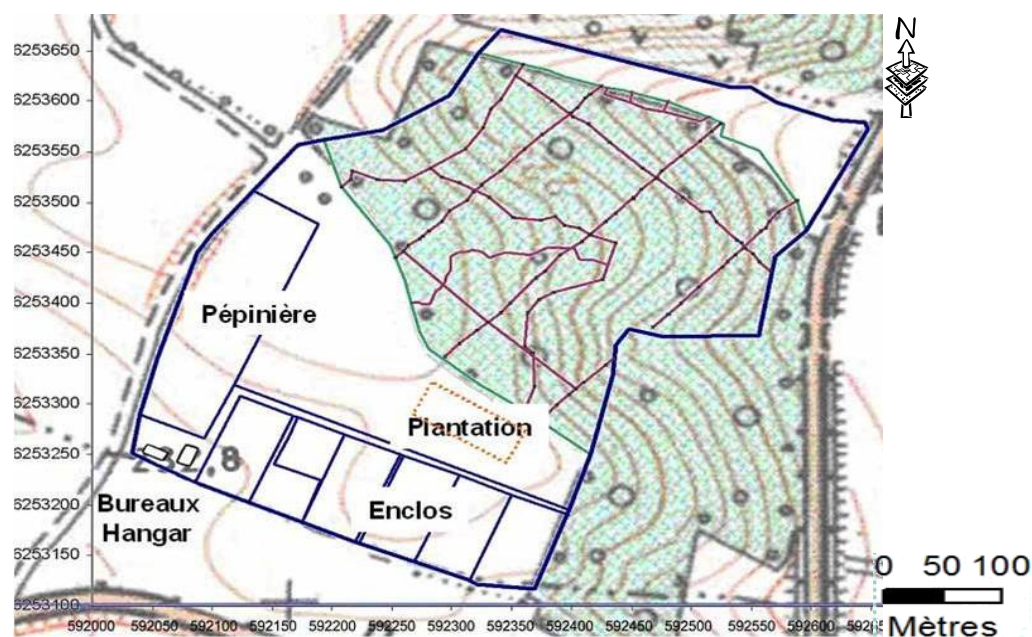
**Fig. 9** : Evolution de l'indice kilométrique (IK) depuis 1995 sur le site d'étude d'Aurignac. L'indice est obtenu *via* le nombre de chevreuils observés par kilomètre parcouru en voiture. *Graphe M.Hewison.*

## 2. Site expérimental de Gardouch

En plus du site d'étude d'Aurignac, le laboratoire possède un site permettant des études expérimentales et semi-expérimentales sur le Chevreuil, localisé à Gardouch, à environ 30km au Sud-Est de Toulouse (N°43,37 ; E°1,67). Le site est composé de petits enclos dans lesquels sont réunis des individus majoritairement apprivoisés et d'un grand enclos où plusieurs chevreuils vivent dans des conditions semi-naturelles (Fig. 10). Ce dernier enclos atteint une surface de 14,2ha, dont 8,9ha de bois, entourés de deux prairies de 1,4 et 3,9ha respectivement (Fig. 10). Le bois est majoritairement composé de chênes (*Quercus pubescens*). D'autres espèces plus rares sont également présentes, telles que l'érable champêtre (*Acer campestre*), l'alisier des bois (*Sorbus torminalis*), l'aubépine monogyne (*Crataegus monogyna*), l'épine noire (*Prunus spinosa*), l'égantier des chiens (*Rosa canina*), le cornouiller sanguin (*Cornus sanguine*), et la viorne lantane (*Viburnum lantana*). Le sous-bois est dominé par du lierre commun (*Hedera helix*), des ronces (*Rubus sp.*), du troène commun (*Ligustrum vulgare*), du petit-houx (*Ruscus aculeatus*) et dans une moindre mesure par de la garance voyageuse (*Rubia peregrine*), du laurier des bois (*Daphne laureola*) et du chèvrefeuille des bois (*Lonicera periclymenum*). Les prairies ont été principalement colonisées par des espèces herbacées. Les prairies et le bois sont régulièrement entretenus par les membres du laboratoire.

La population de chevreuils occupant cet enclos varie au fil des années en fonction des exclusions et des introductions expérimentales des individus. Sur les années étudiées durant les travaux présentés dans cette thèse, la population était composée de 12 chevreuils (4 femelles adultes, 3 mâles adultes et 4 juvéniles) puis de 15 (4 femelles adultes, 3 mâles adultes et 8 juvéniles). La densité de la population sur ce site est donc très élevée (environ 95 chevreuils/100 ha en moyenne).

La population n'est pas soumise à la chasse. L'enclos leur permet d'être généralement isolés des contacts directs avec la faune sauvage ou domestique et les humains extérieurs au site. Cependant, l'enclos se situe à proximité d'une route fréquentée et d'habitations humaines. Les chevreuils peuvent donc tout de même être potentiellement dérangés par les activités anthropiques.



**Fig. 10 :** Représentation du site d'étude de Gardouch avec la délimitation des infrastructures (petits enclos, bureau, hangar, plantation et pépinière), du bois (traversé par des chemins représentés en rouge) entouré des prairies. On peut distinguer une route nationale à proximité de l'enclos.

## II. Données

### 1. Captures et Données morphométriques et physiologiques à Aurignac

Depuis l'hiver 2002-2003, des captures de chevreuils sont réalisées annuellement en hiver sur différents sites de capture, représentatif du gradient de fragmentation et d'ouverture du paysage présent sur l'ensemble du site d'étude (Fig. 8). Sur le total des 11 années, 11 sites répartis sur la globalité du site d'étude ont été échantillonnés *via* des captures. Chaque année, six à huit sites différents sont échantillonnés (généralement 1 secteur forestier, 2 secteurs mixtes et 3 à 5 secteurs ouverts; cf Fig. 8) entre Novembre et Mars. Depuis le début de l'étude, 495 chevreuils différents ont été capturés et marqués individuellement par des boucles en plastiques aux oreilles. Parmi eux, 278 ont été équipés d'un collier GPS au moins une fois et 106 d'un collier VHF. Tous les ans, certains individus sont recapturés, même si les recaptures ne sont pas très fréquentes (22% des individus ont été recapturés au moins une fois).

Les animaux sont capturés à l'aide de filets verticaux (4 km de filets disposés autour d'un secteur d'échantillonnage) dans lesquels ils sont poussés par des rabatteurs. Les captures sont réalisées grâce à la présence de personnes expérimentées du laboratoire qui

sont répartis le long des filets pour intervenir rapidement lorsqu'un animal est pris dans les filets, mais aussi grâce à la présence de nombreux volontaires (environ une centaine pour chaque capture) qui permettent de réaliser un rabat efficace sur une grande surface. Après avoir été sorti des filets, les animaux sont maintenus plusieurs heures ( $254 \text{ mn} \pm 88 \text{ mn}$ ) au calme et dans le noir dans des sabots de contention (caisses en bois) le temps que le rabat soit terminé et qu'il soit amené à la table de marquage. Depuis 2008, un tranquillisant (de l'acépromazine) est administré à chaque chevreuil capturé afin de réduire le stress occasionné par la capture et le marquage.

Une fois sur la table de marquage, les animaux sont sexés, âgés (en juvénile <1 an, sub-adulte 1-2 an ou adultes de 2-4 ans, 4-6 ans ou > 6 ans). L'estimation de l'âge est possible grâce à l'examen de la denture et de l'usure dentaire, les jeunes étant facilement reconnaissables du fait de la présence d'une troisième prémolaire de lait trilobée (Ratcliffe & Mayle 1992). La détermination de l'âge chez les adultes est plus compliquée. L'âge peut néanmoins être estimé grâce à l'usure dentaire, mais cette technique ne se révèle pas fiable à 100% (Hewison *et al.* 1999). Des mesures morphométriques, telles que la masse corporelle, la longueur de la patte arrière et le tour de cou, sont également relevées. Un échantillon de peau nous permet de génotyper chaque individu.

Depuis 2008, des mesures physiologiques sont recueillies, telles que la température anale et le rythme cardiaque. Des échantillons sanguins sont également prélevés afin d'estimer certains paramètres biochimiques (créatinine, fructosamine, albumine, ...), immunologiques et sérologiques (indices de présence de pathogènes), de même que des échantillons de fèces pour doser le taux de métabolites du cortisol (hormone de stress) et déterminer la présence de parasites (strongles, coccidies, trichuridés, ...) pour chaque individu. Enfin le comportement des individus sur la table de marquage et lors du lâcher est observé (voir II. 3 pour plus de détails).

## 2. Données GPS

### a. Site d'Aurignac

Les colliers GPS, posés depuis l'hiver 2002-2003 sur les animaux capturés sont des colliers Lotek 3300. Ces colliers sont programmés pour obtenir 1 localisation toutes les 4h en 2003 et 2004 (à 4:00, 8:00, 12:00, 16:00, 20:00 et 00:00) et toutes les 6h à partir de 2005 (à 6:00, 12:00, 18:00 et 00:00). En plus de cela, des localisations sont également enregistrées toutes les heures pendant les périodes de dispersion (Mars-Avril) et de reproduction (Juillet-Août) et toutes les 10 minutes au moins 1 fois par mois durant 24h. Les batteries GPS sont prévues pour stocker des localisations sur une période d'environ 11 mois. Après cela, un système de drop-off permet au collier de s'ouvrir automatiquement à une date prédéfinie. L'émetteur VHF inclus dans tous les colliers permet de les retrouver et de récupérer ainsi les données de localisations stockées. Le suivi GPS des animaux peut cependant être interrompu avant les 11 mois si l'animal meure ou du fait de problèmes techniques. Ainsi les animaux équipés de colliers GPS sont suivis en moyenne sur 264 jours. Les colliers peuvent stocker environ 4000 localisations GPS chacun, cette programmation a donc été faite pour assurer un suivi des animaux sur l'année mais également pour répondre aux besoins de l'équipe par rapport aux thématiques abordées.



Une correction différentielle est réalisée afin d'améliorer l'exactitude des localisations recueillies (Adrados *et al.* 2002 ; Adrados *et al.* 2003). Malgré cela, les locations GPS ont encore une imprécision d'environ 7m en milieu ouvert et de 29m en milieu fermé (Cargnelutti *et al.* 2007). En effet, la précision de la localisation est dépendante de la topographie et de la capacité couvrante du milieu.

## **b. Site de Gardouch**

Deux captures réalisées chaque année (en Mars et en Octobre) permettent de marquer et d'équiper les individus de colliers GPS, de faire des mesures morphométriques et un suivi de leur état corporel et sanitaire, ainsi que de leur administrer un antiparasitaire. Les colliers GPS sont posés lors de la capture du mois de Mars et identiques à ceux utilisés en milieu naturel, soit des Lotek 3300, mais sans système de décrochage (drop-off), impliquant que les individus doivent être recapturés pour récupérer les colliers GPS et les données stockées. Cependant la programmation diffère. En 2010 (de Mars 2010 à Mars 2011), des localisations sont enregistrées toutes les 6h (à 6:00, 12:00, 18:00 et 00:00) alors qu'elles sont enregistrées toutes les 4h (à 04:00, 08:00, 12:00, 16:00, 20:00 et 00:00) en 2011 (de Mars 2011 à Mars 2012). En plus de ces programmes de base, des localisations sont également enregistrées toutes les 15min au moins une fois par mois durant 24h, à la fois pour 2010 et 2011. Aux mois de février et de septembre les localisations toutes les 15min sont renforcées pour avoir jusqu'à 7 suivis de 24h dans le mois.

## **3. Données comportementales en milieu naturel**

Différentes données comportementales sont récoltées à différents moments depuis la capture des individus jusqu'à leur suivi en milieu naturel sur le site d'étude d'Aurignac.

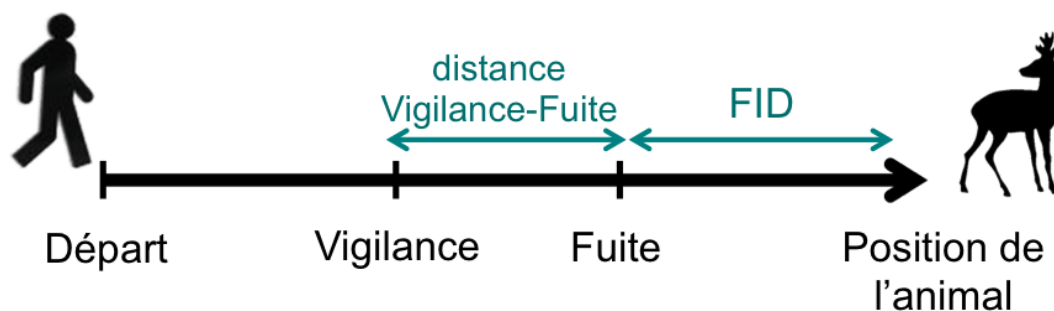
- Depuis 2009, le comportement de chaque chevreuil est relevé lorsqu'ils sont capturés dans le filet, dans le sabot lors de l'attente, sur la table de marquage et lors du lâcher des individus après la capture. Les comportements de lutte et d'halètement dans le filet et lors de la manipulation sont notés. Une fois mis en sabot, les chevreuils sont surveillés afin de connaître leur état d'agitation. Enfin au lâcher, nous relevons différents comportements relatifs au départ de l'animal : type de course (cours/marche), rapidité du départ (précipité/tranquille), titube, tombe, se couche, se roule au sol. L'ensemble de ces comportements est révélateur de la réponse comportementale des individus face à l'événement particulièrement stressant de la capture.

• Depuis 2010, des données comportementales sont également relevées pendant des phases normales d'activité sur des chevreuils équipés de colliers GPS ou VHF. Les individus équipés sont facilement identifiables du fait de la fréquence (de l'émetteur VHF intégré à tous les colliers) et à un code couleur unique associés à chaque collier. Le suivi des comportements sur des individus identifiables permet de pouvoir répéter les observations sur les mêmes individus afin de pouvoir mettre en évidence des traits comportementaux cohérents et répétables dans le temps (traits de personnalité). Chaque année depuis 2010, des observations directes de chevreuils dans leur milieu naturel ont donc été effectuées durant 8 semaines au printemps et/ou à l'automne. Deux types de données ont été récoltées sur les individus échantillonnés en milieu naturel : des données relatives à l'état de vigilance des individus ('Vigilance') et d'autres relatives à la distance et aux comportements de fuite des individus ('FID' ; Flight Initiation Distance) face à une approche par un humain. L'ensemble de ces observations a été réalisé en milieu ouvert, à une distance moyenne de 220m pour les vigilances et de 260m pour les FID. Un même individu n'a pas été observé plus d'une fois pendant la même journée.

L'observation de l'état de vigilance des individus consiste à enregistrer sur un dictaphone numérique tous les comportements des individus non soumis à un dérangement, si possible engagé dans une phase d'alimentation. Différents comportements exclusifs sont ainsi enregistrés : vigilance (la tête dressée au-dessus du niveau des épaules, observant fixement dans une direction, les oreilles orientées dans la même direction), attentif (tête dressée au-dessus des épaules, regardant autour de lui sans fixer une direction particulière, les oreilles bougeant d'un côté et de l'autre), tête dressée (tête dressée au dessus des épaules, sans prêter *a priori* aucune attention particulière à quoi que ce soit), alimentation (se nourrit, ou cherche de la nourriture au sol), se déplace (marche ou trotte, la tête au niveau des épaules), se toilette, interagit avec un congénère, ... Depuis 2010, 287 observations ont été réalisées sur 58 individus différents, avec une moyenne de 3,8 observations par individu. L'enregistrement des comportements varie entre 2 et 30 minutes environ, avec une moyenne de  $8,4 \pm 3,4$  mn. Même si des individus peuvent être observés à toute heure de la journée, la plupart des observations (environ 70 %) est réalisée au crépuscule (le matin ou le soir).

Afin d'observer les réponses comportementales des chevreuils face à un événement perturbateur contrôlé, nous avons également réalisé des approches pour mesurer la distance de fuite (FID), i.e. la distance à partir de laquelle l'animal cible prend la fuite face à un dérangement (Ydenberg & Dill 1986 ; Stankowich 2008). Le protocole consiste à avancer en ligne droite vers un animal identifié, en marchant à une allure normale. Un second observateur observe le comportement de l'animal et indique par talkie-walkie à la personne qui approche le moment où l'individu devient vigilant envers lui et le moment où il fuit. Pendant l'approche, ces changements de comportement sont repérés par des piquets plantés dans le sol. Cette solution permet de ne pas interrompre la marche en direction de l'animal. Ainsi, nous pouvons ensuite mesurer différentes distances, notamment la distance entre la personne approchant et la position initiale de l'animal lorsque celui-ci fuit (FID) et la distance entre le moment où l'individu devient vigilant et le moment où il fuit, qui correspond en quelque sorte à une distance de tolérance (l'animal tolère l'approche jusqu'à un certain point où il décide alors de fuir) (Fig. 11). Autant que possible, les conditions de réalisations des approches sont standardisées. C'est-à-dire que nous essayons de toujours approcher le chevreuil cible lorsqu'il est engagé dans une phase d'alimentation, qu'il soit de profil par rapport à l'approche (pas de dos ou de face) et qu'il soit à une altitude plus basse que l'observateur. Afin de réduire le risque de sous-estimer la FID, la distance entre l'observateur et l'animal ne doit jamais être inférieure à 100m lorsque l'on démarre une approche.

En plus de la mesure des distances, le comportement de l'animal pendant la fuite est noté: type de départ (précipité/calme), type de fuite (course/marche), direction prise, si l'animal semble hésiter dans sa fuite, s'il fait des bonds, ... Depuis 2010, 170 observations ont été réalisées sur 44 individus différents, avec une moyenne de 3,8 observations par individu. La distance à laquelle les individus prennent la fuite face à une personne approchant varie entre 42 et 305m, avec une moyenne d'environ  $140 \pm 47$  m.



**Fig. 11 :** Schéma d’une approche vers un animal cible et détermination des distances de fuite (FID) et entre la vigilance et la fuite de l’animal (distance de tolérance).

- Depuis 2007, les femelles équipées de colliers GPS ou VHF sont observées lors de la période de mise bas (Mai-Juin) afin de marquer leurs faons. La stratégie des faons lors des premières semaines est de rester cachée dans la végétation (stratégie « hider »). Il est donc extrêmement difficile de les trouver sans observer le comportement de la mère ; par exemple on peut déterminer l’endroit où se situe le faon lorsque la mère vient l’allaiter (encore faut-il réussir à trouver le faon dans la végétation...). Lors du marquage, le faon est pesé, sexé et équipé d’un petit collier VHF. Lors de ces suivis, le comportement des femelles est relevé, et notamment leur réactivité par rapport à un appeau qui permet d’imiter le cri poussé par des faons. En automne, les femelles sont à nouveau localisées et observées à plusieurs reprises pour déterminer le nombre de faons qui les accompagne (généralement compris entre 0 et 3).

#### **4. Données cartographiques**

Afin de pouvoir utiliser les données GPS et VHF dans un contexte spatial, l’ensemble du site d’étude a été cartographié à l’aide d’un système d’information géographique (SIG) disponible sous le logiciel ArcGis (ArcView 3.3, ESRI 2002) (Fig. 8). Sur la base de photographies aériennes (BD ORTHO® de l’IGN), chaque parcelle du site a été manuellement digitalisée en polygones homogènes (c’est-à-dire que chaque polygone est assigné à un seul type d’habitat). Ce parcellaire est renseigné annuellement depuis 2004 grâce à des observations estivales de chaque parcelle, notamment pour tenir compte de la rotation des cultures. Ce travail de longue haleine fournit une base de données très précise et très riche sur l’occupation des sols pour nous permettre de mieux comprendre les liens entre le chevreuil et son habitat.

## 5. Analyses statistiques

Le logiciel de SIG ArcGis 10 nous a permis de déterminer les types d'habitats utilisés et disponibles pour les chevreuils, ainsi que de mesurer les distances entre les localisations GPS des animaux et les infrastructures humaines (routes, habitations) ou des éléments permanents du paysage (bois, haie).

Pour ce qui est des enregistrements numériques du comportement des chevreuils observés en milieu naturel (état de vigilance), ils ont été analysés à l'aide du logiciel libre Etholog 2.2, qui permet d'obtenir les temps associés à chaque comportement sur l'ensemble d'une observation (Ottoni 2000; [www.ip.usp.br/docentes/eottoni/EthoLog/ethohome.html](http://www.ip.usp.br/docentes/eottoni/EthoLog/ethohome.html)).

L'ensemble des analyses statistiques présentées dans la suite de cette thèse et effectuées sur les données évoquées ci-dessus, a été réalisé avec le logiciel R (R 2.12.1 pour l'une des dernières versions; R Development Core Team 2012). R est un logiciel de statistiques libre (<http://cran.r-project.org>).



*Photographie lors du radio-pistage de chevreuils à Aurignac. (L. Debeffe)*



# CHAPITRE I

*Comment les variations spatio-temporelles des  
risques et des ressources modifient la sélection des  
habitats par le chevreuil ?*



*Brocard non marqué traversant une route. B. Lourtet*

**SPATIAL AND TEMPORAL VARIATIONS IN THE RISK-RESOURCE TRADE-OFF  
INFLUENCE HABITAT SELECTION OF ROE DEER<sup>\*</sup>**

NADEGE BONNOT<sup>1</sup>, NICOLAS MORELLET<sup>1</sup>, MICHEL GOULARD<sup>2</sup>, BRUNO CARGNELUTTI<sup>1</sup>,

BRUNO LOURTET<sup>1</sup>, FRANÇOIS KLEIN<sup>3</sup> & A.J. MARK HEWISON<sup>1</sup>

<sup>1</sup> *INRA, UR 35, CEFS, CS 52627, 31326 Castanet-Tolosan, France*

<sup>3</sup> *INRA, UMR 1201, DYNAFOR, CS 52627, 31326 Castanet-Tolosan, France*

<sup>2</sup> *ONCFS, CNERA Cervidés-Sanglier, 55000 Bar-le-Duc, France*

---

<sup>\*</sup> Article en préparation, des analyses supplémentaires sont prévues avant soumission

## ABSTRACT

Because better resources are generally associated with higher predation risk, animals must constantly trade off foraging of high quality resources against risk during the resource acquisition process. This trade-off may affect animal behaviour differently depending on any spatio-temporal variations in risk levels and/or resource availability. One common way for animals to resolve this resource acquisition - risk avoidance trade-off is through modification of habitat selection. We used multinomial logit models to study how temporal and spatial variations in the landscape of resources and risk influence patterns of habitat selection in a long-term monitored roe deer population in a human-dominated fragmented landscape.

We hypothesized that both short-term (daily) and long-term (seasonal) temporal variations should affect habitat selection, but in different ways among different sex and age classes depending on energetic requirements and perception of risk. As expected, we found that habitat selection changed across the day, as roe deer selected more protective habitats during daytime, when risk is higher, and more forage-rich habitats during nighttime. We also observed a seasonal variation, with a pronounced decrease in selection for woodland and a compensatory increase in selection for crops during the birth period (May-June), indicating that roe deer trade off forage quantity or quality against shelter during this critical season. Because forest habitats provide shelter but relatively less quality forage whereas open habitats, provide abundant forage but little cover, we expected that landscape composition and structure would influence patterns of habitat selection. Indeed, we observed a gradient in the pattern of habitat selection which mirrored the gradient of landscape openness such that roe deer selected that habitat type that is limiting in their local landscape. Therefore, individuals living in more open landscapes with little forest availability had a higher selection for forest habitat. In contrast, roe deer living in the closed landscapes had a higher selection for crops. These results suggest that patterns of habitat selection may be driven by limiting factors, i.e. factors available in quantities closest to the minimum requirement of individual. Finally, our results revealed variations in habitat selection in relation to the reproductive constraints. For example, nighttime habitat selection of woodland was higher for females during the summer (period of rut and fawn rearing) than for males, maybe due to the hiding strategy used by females to protect fawns. In this period, females with fawns had also a higher nighttime selection of crops than females without fawns, allowing them to access to

forage-rich habitats during nighttime. This behaviour could compensate the hiding strategy adopted during daytime and allow the females with fawns to fulfill their higher energetic needs due to lactation and rearing. In conclusion, our study provides a better understanding of the behavioral mechanisms underlying patterns of habitat selection and, more generally, how wild ungulates are distributed in human-dominated landscapes.

## **KEYWORDS**

Landscape openness • Day/night pattern • Season • Sex • Reproductive status

## INTRODUCTION

During the course of resource acquisition, animals are constantly subject to conflicting demands between the need to acquire food and other requirements that potentially have a strong impact on fitness such as the need to mate, to defend a territory, to conserve heat and to avoid predators (Krebs 1980; Ydenberg and Krebs 1987; Schmitz 1991; Sih 1980; Fraser and Huntingford 1986; Gilliam and Fraser 1987; Cowlshaw 1997; Carr and Lima 2012). In this context, one of the most important and well-studied aspects is the trade-off between resource acquisition and risk avoidance (Sih 1980; Lima *et al.* 1985; Fraser and Huntingford 1986). This trade-off may have a marked impact on the behavior of prey populations when the best areas for foraging are also the most dangerous, such that foragers are unable to meet their energy requirements without encountering substantial risk of predation or disturbance. The different behavioral decisions that foraging animals may face to resolve this trade-off can be summarized as different questions: when to feed, where to feed, what to eat and how to consume it (Lima and Dill 1990). For example, increasing vigilance levels (“how to consume”) may reduce the risk of being predated, but also decreases food intake efficiency (Illius and Fitzgibbon 1994; Fortin *et al.* 2004). In the same way, foraging animals may avoid predation risk by foraging in safer areas (“where to feed”), even though they may be less profitable in terms of resource quality or quantity (Fortin *et al.* 2005; Frair *et al.* 2005; Benhaïem *et al.* 2008). In this case, foraging animals must choose between habitats which differ in both their energetic return rate as well as their risk of predation or disturbance. Hence, the trade-off between resource acquisition and risk avoidance is often resolved by animals through adjusting their location among the different available habitats (e.g. Festa-Bianchet *et al.* 1988; Creel *et al.* 2005; Theuerkauf and Rouys 2008; Casazza *et al.* 2012). An informative way to study this trade-off is thus by studying habitat selection of foraging prey that are exposed to varying degrees of risk within their home range (Manly *et al.* 2002).

Habitat selection is a key component of the ecology of a species and is defined as the process by which animals choose a given habitat (*a priori* the best for their fitness; Morris 1987) by using it disproportionately to its availability (the amount of that habitat accessible to the animal) (Johnson 1980; Beyer *et al.* 2010; Gaillard *et al.* 2010). Ideally, a suitable habitat should contain a combination of resources or other attributes that enable an individual to successfully carry out all of its primordial activities. However, the majority of

habitats do not contain all such attributes and many organisms must exploit a combination of different habitat types to survive and reproduce, for example, when one habitat provides cover and a second provides forage, requiring the organism to travel frequently between patches (Dunning *et al.* 1992). Under the resource acquisition – risk avoidance trade-off, the observed pattern of habitat selection represents the outcome of the trade-off between the costs (risk of predation or disturbance) and benefits (energetic gains) associated with occupation of each habitat (Lima and Dill 1990; Kie 1999; Verdolin 2006). Therefore, habitat selection allows us to determine how animals perceive and use their environment, by identifying which habitat types were preferred or avoided and for what reasons.

When some resources or conditions may limit fitness, individuals should prefer to use habitats that provide best access to these limiting factors, i.e. the resource and/or condition that are available in quantities closest to the minimum requirement of the organism (Odum 1959; Odum 1971). Because spatio-temporal variations may influence the availability of such resources and/or conditions, these can lead to shifts in limiting factors and hence in alteration of habitat selection pattern (Hobbs and Hanley 1990). For example, Mysterud and Ims (1998) showed that protective habitats were less selected over rich-forage habitats when their availability increased (functional response).

Understanding how spatial and temporal variation in resources and perceived risk of predation influence the behavioural responses of animals is challenging. Because habitats, and therefore the availability of resources, may change over time (e.g. among seasons), Manly *et al.* (2002) suggested that analysis of habitat selection should deal with the shortest sample period possible. In the same way, the risk of predation may vary seasonally, daily or even over a few minutes. Habitat selection is, thus, scale-dependent, with animals potentially adopting different resolutions of the trade-off at different spatio-temporal scales. Despite this, only a few recent studies on habitat selection have taken into account the importance of these spatio-temporal variations (see Mysterud *et al.* 1999; Boyce 2006; Godvik *et al.* 2009). For example, habitat selection may depend on shifting phases in the daily activity cycle of an animal, if it always uses forage-rich open habitat during the night and uses protective cover habitat during the day.

In this study, we characterized habitat selection of 134 European roe deer (*Capreolus capreolus*) living in various local landscape structures (from predominantly closed to

predominantly open habitats) using GPS telemetry data. For this, we compared habitat use, quantified as the proportion of GPS locations within each habitat type, with habitat availability, determined as the composition of the individual's home-range (third order selection; Johnson 1980). While roe deer are often considered as a predominantly woodland species (Hewison *et al.* 1998), over recent times it has become the most abundant cervid across most of Europe, colonizing a variety of more open habitats, and thriving in human-dominated agricultural landscapes (Hewison *et al.* 2001). This remarkable plasticity, notably in terms of habitat selection, is still rather poorly understood (but see Morellet *et al.* 2011). The roe deer is an income breeder (Andersen *et al.* 1998, 2000), with high daily energy and nutrient requirements, relying on food intake rather than body reserves to cope with the marked increase in energy requirements during late gestation–early lactation. Thus, roe deer females should be particularly sensitive to constraints affecting its resource acquisition, particularly during this specific period.

It is well established that many ungulate species commonly use more forage-rich open habitats during nighttime and more closed habitats, with less forage but a higher degree of shelter, during daytime (Beier and McCullough 1990; Mysterud *et al.* 1999a, 1999b; Godvik *et al.* 2009; Náhlik *et al.* 2009; Bjørneraas *et al.* 2011; Bonnot *et al.* *in press*). However, habitat selection approaches generally ignore how risk and/or reward may fluctuate over an animal's daily cycle. Therefore, our first hypothesis (*H1*) was that the resource acquisition – risk avoidance trade-off should vary at a daily scale, generating differences in habitat selection between daytime and nighttime. Notably, we expected higher selection for protective cover habitats during daytime, when the risk of predation or disturbance is greater, and higher selection for open forage-rich habitat during nighttime. Moreover, temporal variation in risk levels and resource quality or quantity over the course of the year is expected to constantly modify how individuals should manage the risk-resource trade-off. Hence, we predicted that the pattern of habitat selection should also be influenced by seasonal variation in the risk-resource landscape (*H2*). Because effective predator avoidance is a major constraint on ungulate behavior (Festa-Bianchet 1988), we expected higher selection of protective cover habitats when risk level increased (during the hunting period), and higher selection for open forage-rich habitats when resource (i.e. crops) availability within them increased. Further, predation risk and resource availability may vary in space.

Hence, we hypothesized that patterns of habitat selection should also be modified in relation to the structure of the deer ranges in terms of woodland availability (*H3*). Particularly, we predicted that woodlands would be more highly selected when woodland availability in landscape decreased (i.e. woodland as the limiting factors). In the same way, we might expect a higher selection for open forage-rich habitats in more forested landscape, when open habitats were the limiting factors.

Because males and females have different requirements in relation to their biological cycle, we might expect different patterns of habitat selection between the sexes and/or between reproductive and non-reproductive individuals. Hence, we hypothesized that the sex and the age of the individual roe deer should influence habitat selection among seasons (*H4*). More particularly, anti-predator behaviour may be more marked for females with a fawn (Caro 2005; Ciuti *et al.* 2006; Grignolio *et al.* 2007; Bongi *et al.* 2008). Indeed, mammalian females often change their behaviour during the latter stages of gestation and lactation as a response to the higher energetic requirements, mobility difficulties or the necessity to protect their progeny from predators. In this latter case, the use of risky forage-rich habitats by mothers may be sacrificed relative to more protected areas for birth and maternal care, driving females to use sub-optimal habitats in terms of access to resources. For example, calving female fallow deer (*Dama dama*) moved their home-ranges towards poorer but safer habitats during calving in comparison to non-calving females (Ciuti *et al.* 2006). However, the higher energetic requirements linked to gestation and lactation for females with fawns may also constrain mothers to use habitats with high resource quality and quantity, despite the risk. We thus also investigated whether females with and without fawns differed in their patterns of habitat selection during the fawning season. We expected that successful females should select more open rich habitats during the birth and weaning periods compared to unsuccessful females (*H5*).

## MATERIALS AND METHODS

### 1. Study site and roe deer capture

This study was carried out in a 12,000 ha rural region in south-west France (N 43°17, E 0°53). It is a hilly area (elevation 260-380m) with two large forests (672 and 463 ha) and numerous small forest patches (1265 patches; mean size of 1.5 ha, SD = 4.0 ha, maximum area = 50.5 ha, covering 19.3% of the site). The remainder of the study site consists essentially of meadows (37.2%), crops (31.6%) and hedgerows (3.6%). The crops commonly sown are cereals (sorghum, corn, wheat, barley), oilseed (sunflower, soy, rape) and fodder crops (alfalfa, ryegrass). Based on landscape openness, we identified three contrasted sectors. The first sector included two forest massifs ("closed" sector), the second sector was a partially wooded area ("intermediate" sector) and the third included mostly open agricultural areas and highly fragmented woodlands ("open" sector).

Human presence is high, distributed throughout the study site in small villages, farms and isolated houses. An extensive road network covers the study site, but there are no major roads. Roe deer hunting occurs regularly from the second week-end of September to the end of January (or February since 2009), mostly using dogs for drive hunting. During summer, roe deer are hunted by stalking. Roe deer density was estimated using a capture-mark-resighting approach (Hewison *et al.* 2007) to average 9.3 deer/100 ha in the mixed open landscape over the study period.

Since 2003 roe deer were caught during annual winter capture (November-March), using drive netting. Roe deer capture and marking procedures were approved by the French administration, taking into consideration animal welfare according to French law. Once a deer was caught, we removed it from the net and transferred it to a wooden retention box providing darkness and ventilation, but a minimum of space to minimize injuries and limit stress. Most animals caught after 2008 were tranquilized with an intra-muscular injection of acepromazine (calmivet 3cc) (Montané *et al.* 2003). Each of the 319 individuals was marked with two plastic ear tags, weighed (with an electronic balance to the nearest 0.1 kg), sexed and aged (in two age classes: adults and juveniles, non-reproductive individuals of approximately eight months). Most individuals were equipped with a GPS (Global Positioning

System) or with a VHF (Very High Frequency) collar. Both types of collar were equipped with a VHF transmitter allowing us to monitor and observe collared roe deer. We observed collared females during the fall to determine annual reproductive success indexed as the presence or absence of one or more (max. 3) fawns for each female. As far as possible, we repeated these observations three times per female to ensure accurate assessment.

## **2. GPS data and habitat types**

From 2005 onwards, 243 roe deer were equipped with a GPS collar (12 channel Lotek 3300 GPS or GSM). Collars were programmed to obtain the location of the roe deer with a schedule of one GPS fix every six hours (at 06:00, 12:00, 18:00 and 00:00 h GMT). We performed differential correction in order to improve fix accuracy (Adrados *et al.* 2003). For further analysis, we removed all GPS fixes taken during the first eight days after capture because of the potential alteration of spatial behaviour due to capture (Morellet *et al.* 2009), and GPS fixes for which the location was obviously aberrant. On average, we obtained 922 GPS fixes per individual. Finally, we considered 134 individuals in our analyses (excluding dispersing individuals, i.e. individuals which left their natal home-range at one year-old): 55 adult females, 43 adult males, 17 juvenile females and 19 juvenile males.

Based on aerial photographs of the study site, we manually digitized homogeneous habitat polygons (in ArcView GIS 3.3 ESRI 2002) for each habitat patch that were determined annually by field observations during summer. For our analyses, we considered five categories of habitat: woodland, hedgerows, meadows, spring crops and fall crops. "Spring crops" included crops that were harvested mostly during spring and early summer and consisted mainly of wheat (*Triticum sp.*), oats (*Avena sativa*), barley (*Hordeum vulgare*), soybean (*Glycine max*), rape (*Brassica napus*), lucerne (*Medicago sativa*), rye (*Secale cereale*), rye-grass (*Lolium perenne*) and clover (*Trifolium sp.*). "Fall crops" included crops that were harvested mostly during fall and consisted of sorghum (*Sorghum bicolor*), corn (*Zea mays*) and sunflower (*Helianthus annuus*). All other habitat patches that were rarely, if ever, used by roe deer (such as roads, gardens, water, orchards...) were not considered as a habitat type per se.

### 3. Statistical analyses

Our aim was to evaluate roe deer habitat selection at the home-range scale in relation to pertinent individual-specific and habitat-specific variables. Analyzing habitat selection generally involves comparing habitat use and availability (Thomas and Taylor 1990). Habitat use was generally determined as the proportion of GPS locations within each habitat type and was compared with habitat availability quantified as the proportion of each habitat type within an individual's home-range (third order selection; Johnson 1980). In this aim, we calculated home-ranges using the 95% kernel method (hence we removed the 5% of locations that were the furthest from the home-range centroid) with the library 'adehabitatHR' (Calenge 2006) in R software (R Development Core Team 2010). Using individual home-ranges, we assigned each individual to a sector (closed, intermediate or open) based on landscape openness and structure. The average home-range composition for each sector was approximately 88% woodland for the closed sector; 26% of woodland and 70% of open habitat for the intermediate sector and 12% of woodland and 83% of open habitat for the open sector.

To analyse roe deer habitat selection, we modeled the use of the five habitat types as a categorical response variable, using multinomial logit models (or discrete choice models, Kneib *et al.* 2011). We analysed habitat selection in relation to individual sex and age because spatial behaviour and energetic requirements associated with reproduction differ between the sexes and age classes (Hewison *et al.* 1998; Sempéré *et al.* 1998). Because we expected that landscape structure should influence individual habitat selection, we included sector as a factor. As ambient light conditions and season impact deer habitat selection (Mysterud *et al.* 1999; Godvik *et al.* 2009; Morellet *et al.* 2011), we included season and time of the day as factors. We defined five seasons based on variation in risk and resources and variation in roe deer social organization over the year: a winter season (December-January-February), an early-spring season (March-April), a late-spring season (May-June), a summer season (July-August plus from the 1<sup>st</sup> September to the second Sunday of September, i.e. before hunting starts) and a fall season (from the second Sunday in September to the end of September, October and November). Risk was, thus, highest in fall and winter, while resource availability and quality were highest in early-spring, late-spring and summer. We distinguished two spring seasons (early-spring and late-spring) because females give birth in

May-June (late-spring) and should have different requirements and, hence, habitat selection during this period. To account for the effect of light conditions on habitat selection, we considered the hour at which GPS fixes were recorded as a factor. GPS fixes at 00:00 h and at 12:00 h were used to determine habitat selection during night and day respectively. In late-spring and summer, GPS fixes at 06:00 h and 18:00 h occurred during day, while they occurred during night in winter. In the fall season, GPS fixes at 06:00 h occurred during twilight in October and during night in November, and GPS fixes at 18:00 h occurred during twilight in September and during night in October-November.

To analyse habitat selection, rather than habitat use, we included an offset term in the multinomial models in order to control for habitat availability. The offset for a given individual corresponded to the proportion of the five habitat types within its home-range. The models included the fixed effect of the time of day (06:00, 12:00, 18:00, 00:00 h), season (winter, early-spring, late-spring, summer and fall), sex-age (combining the sex and the age of individuals into a single variable with four modalities: adult females, adult males, juvenile females, juvenile males) and sector (open, intermediate and closed). Because we know that the time of day and season impact deer habitat selection, we included the two-way interaction between time of day and season in all models. Finally, we also considered models including the three-way interactions between time of day, season and sex-age and/or between time of day, season and sector, because we expected that habitat selection should differ in relation to time of day and season in contrasting ways among sex-age classes and sectors. No other interactions were tested since we had no other specific hypotheses to test.

To determine if the presence of one or several fawns influenced female habitat selection, we performed a second set of models on females only (41 individuals) for which we also had information about the presence/absence of fawns at heel during fall (27 females which successfully reared at least 1 fawn, 14 which did not). As previously, we included the two-way interaction between time of day (four modalities) and season (five modalities) and the fixed effect of reproductive status (two modalities). The reproductive status variable distinguished adult females with fawns in fall from adult females without fawns. We also considered the model including the three-way interaction between time of day, season and reproductive status. Only roe deer living in the more open sectors (intermediate and open)

were included in this analysis, as no information was available on reproductive status in the closed sector, hence, we did not include the effect of sector in these models.

The models were fitted using the ‘multinom’ function in the library ‘nnet’ (Venables and Ripley 2002) implemented in R software. In order to select the model with the most support among the models constructed a priori, we used the second order Akaike’s Information Criterion (AICc; Burnham and Anderson 1998) and Akaike weights, using the ‘aictab’ function in the library ‘AICcmodavg’ (Mazerolle 2011). The model with the lowest AICc value reflects the best compromise between precision and complexity. We also retained and discussed models with an AICc value differing by <2 from the best model.

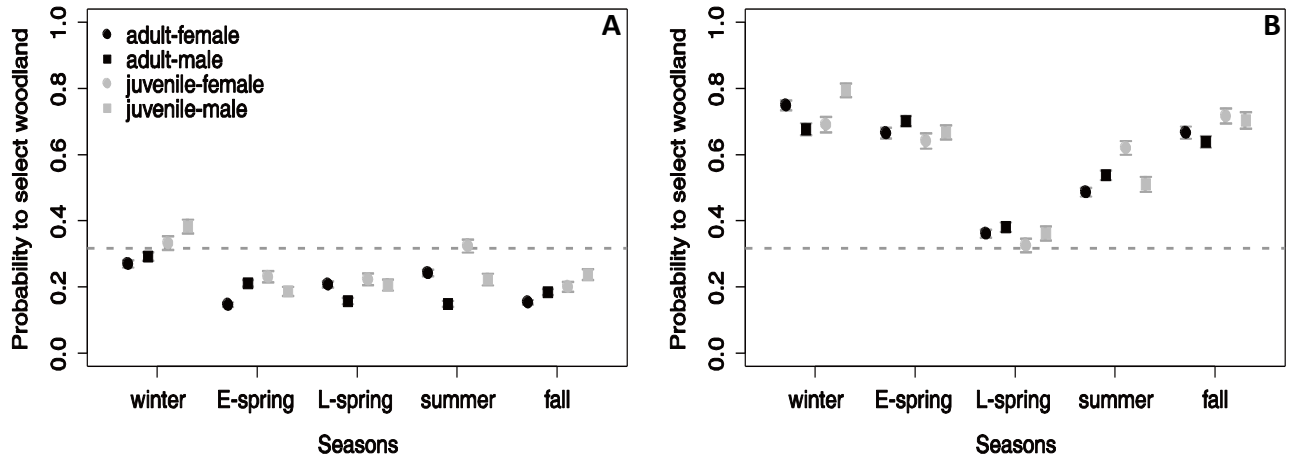
## RESULTS

Model selection on the 10 candidate multinomial models (Table 1) revealed that the model with the highest support included the three way-interactions between time of day, season and sex-age and between time of day, season and sector (AICc= 278321, weight=1). This model supported the hypothesis that the pattern of habitat selection varied across the day and among the seasons, but in contrasting ways among sex-age categories and among the three landscape sectors.

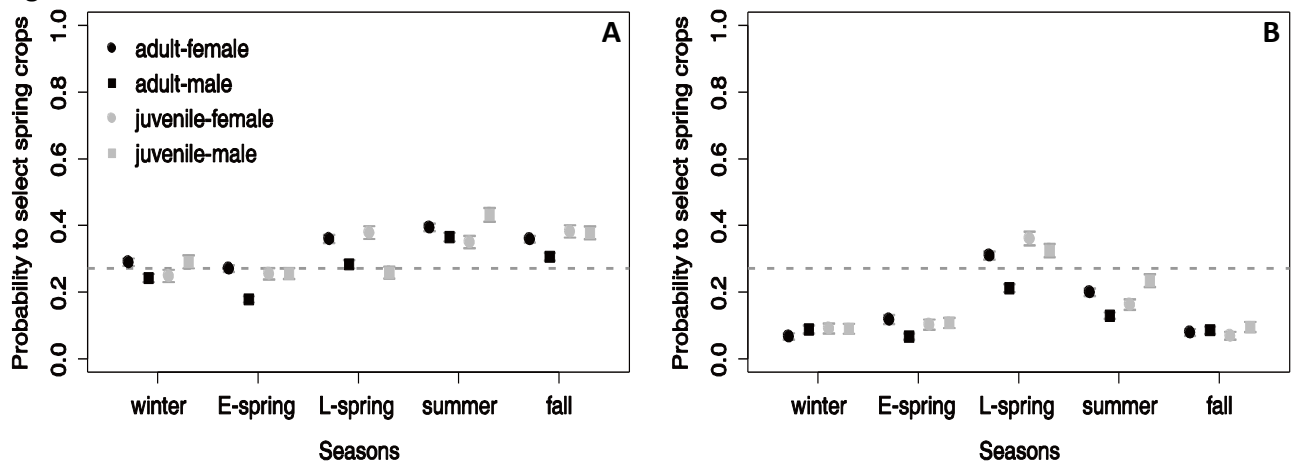
| Models                                                            | K   | AICc   | $\Delta$ AICc | Weight |
|-------------------------------------------------------------------|-----|--------|---------------|--------|
| time of day x season x sector +<br>time of day x season x sex-age | 480 | 278321 | 0             | 1      |
| time of day x season x sector + sex-age                           | 252 | 278888 | 567           | 0      |
| time of day x season x sex-age + sector                           | 328 | 279444 | 1123          | 0      |
| time of day x season + sex-age + sector                           | 100 | 279996 | 1675          | 0      |
| time of day x season + sector                                     | 88  | 280564 | 2243          | 0      |
| time of day x season x sex-age                                    | 320 | 294854 | 16533         | 0      |
| time of day x season + sex-age                                    | 92  | 295313 | 16992         | 0      |
| time of day x season                                              | 80  | 296184 | 17863         | 0      |

**Table 1:** Summary of the candidate multinomial logit models for investigating habitat selection of 134 roe deer. The effects of the time of day (06:00, 12:00, 18:00 and 00:00h GMT) and season (winter, early-spring, late-spring, summer and fall) were always included as a two-ways interaction or in three-way interactions with sector (open, intermediate, closed) or with sex-age (adult females, adult males, juvenile females, juvenile males). In all models, all terms within an interaction were also included as main effects in the models. K is the number of estimated parameters for each model and the AICc is the value of the Akaike’s Information Criterion corrected for small sample size. The ranking of the models is based on differences in the AICc ( $\Delta$ AICc) and Akaike weights (Weight).

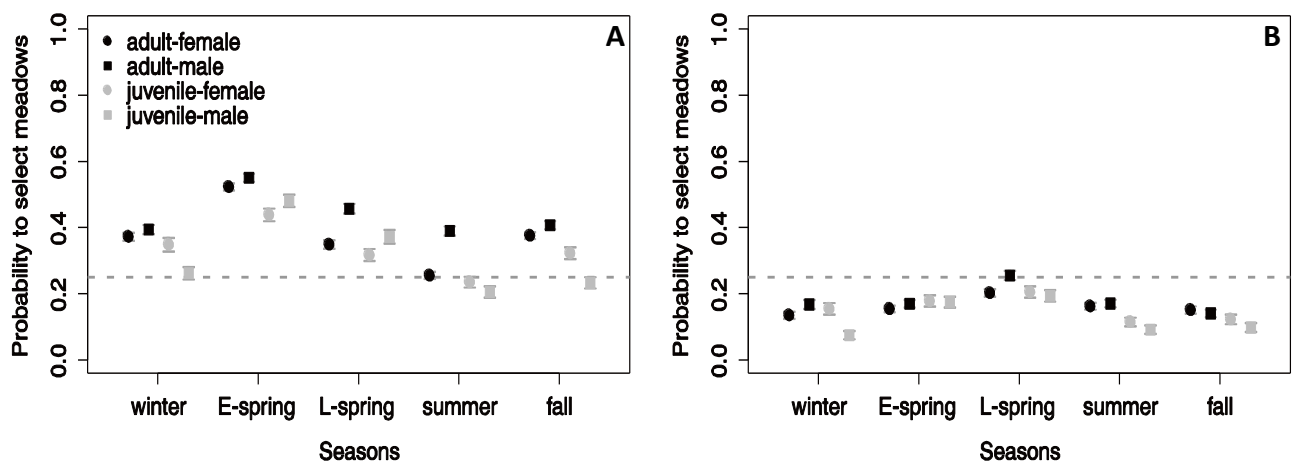
Figs 1



Figs 2



Figs 3



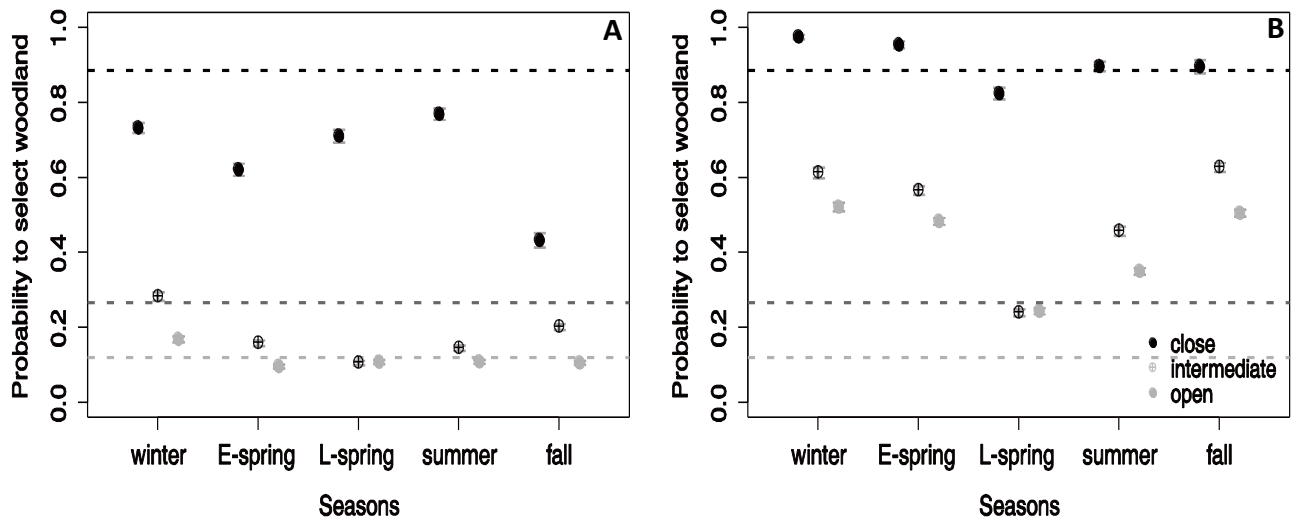
**Figures 1, 2 et 3:** Estimated habitat selection probabilities of (1) woodland, (2) spring crops or (3) meadows, as generated by the best model for (A) nighttime (00h) and (B) daytime (12h). Probabilities were calculated for the four sex-age categories (adults in black, juveniles in grey, females in circles and males in squares) across the year: winter, spring, springbirth, summer and fall seasons. The dashed line represents the mean availability of the given habitat in the individual home-ranges. We also plotted their confidence intervals at 95%.

At a daily temporal scale, roe deer exhibited very different patterns of habitat selection between daytime (12h) and nighttime (00h) (Figs 1 to 6). As expected from our first hypothesis (*H1*), selection for woodland was more pronounced during daytime (the overall probability to select woodland was approximately 0.7 on average at 12h; Figs 1, 4), since they were generally selected during daytime and avoided during nighttime. In a complementary way, spring crops and meadows were generally more selected during nighttime than during daytime (Figs 2, 3, 5, 6). The contrast in habitat selection between daytime and nighttime was lowest for spring crops during the late-spring season (Figs 2, 5). Variations between daytime and nighttime were less pronounced for fall crops (Fig. 7) and hedgerows selection (Appendix 1)

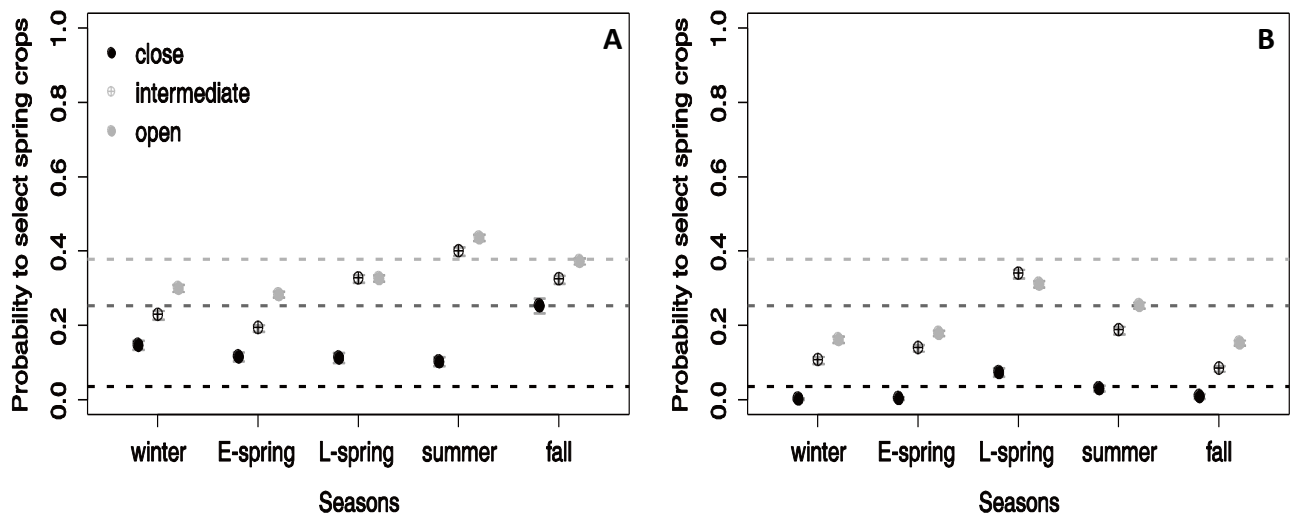
As expected, the patterns of daytime *versus* nighttime habitat selection varied strongly among seasons (*H2*). For example, we observed a marked decrease in the selection of woodland during daytime in the late-spring season (Figs 1, 4), whereas the selection of woodland was higher during winter. In a similar way, selection of spring crops and meadows during daytime was higher during the late-spring season (Figs 2B, 3B, 5B, 6B), whereas they were generally avoided during the others seasons. In contrast, selection of spring crops during nighttime was lower during the winter and early-spring seasons, i.e. used proportionally to their availability (Figs 2A, 5A).

To interpret the effect of landscape structure on patterns of habitat selection for roe deer living in the three sectors, we have to observe the probability to select a given habitat in comparison to its availability in each sector (Figs 4, 5, 6, 7). As hypothesized, roe deer habitat selection varied in relation to landscape structure (*H3*). Indeed, roe deer living in the closed sector tended to use habitats proportionally to their availability during daytime (Figs 4B, 5B, 6B, 7B). While roe deer living in the more open sectors (intermediate and open) selected woodland (Fig. 4B) and avoided meadows and spring crops during daytime (Figs 6B, 7B), except during the late-spring season. The patterns of habitat selection for roe deer living in the intermediate sector were more similar to those of the open sector (Figs 4, 5, 6), except for the selection of woodland during nighttime (Fig.4A). Indeed, roe deer living in the

Figs 4

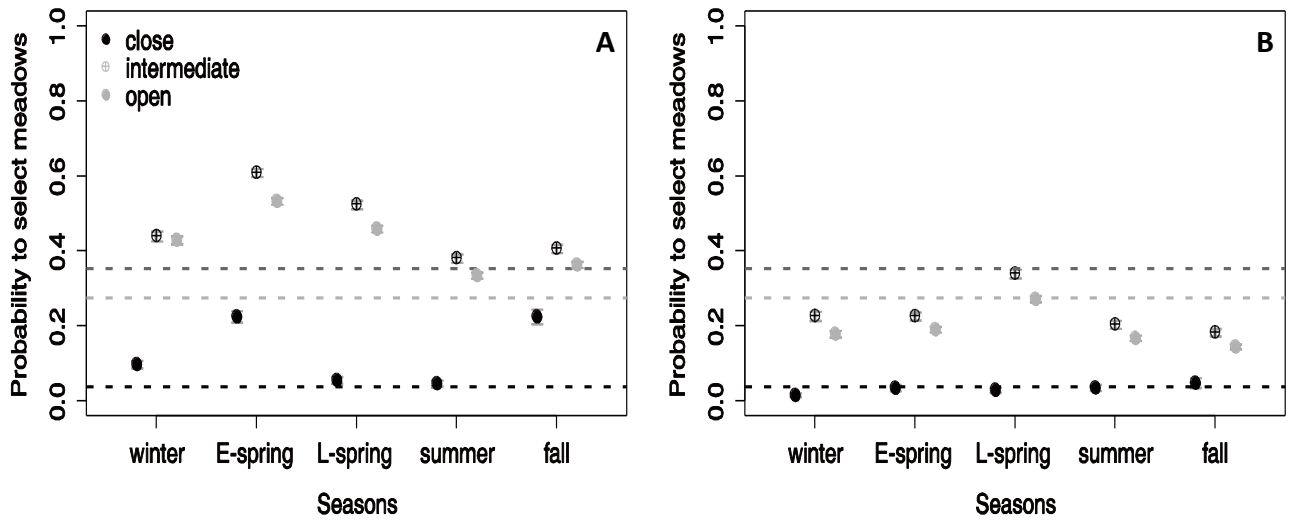


Figs 5

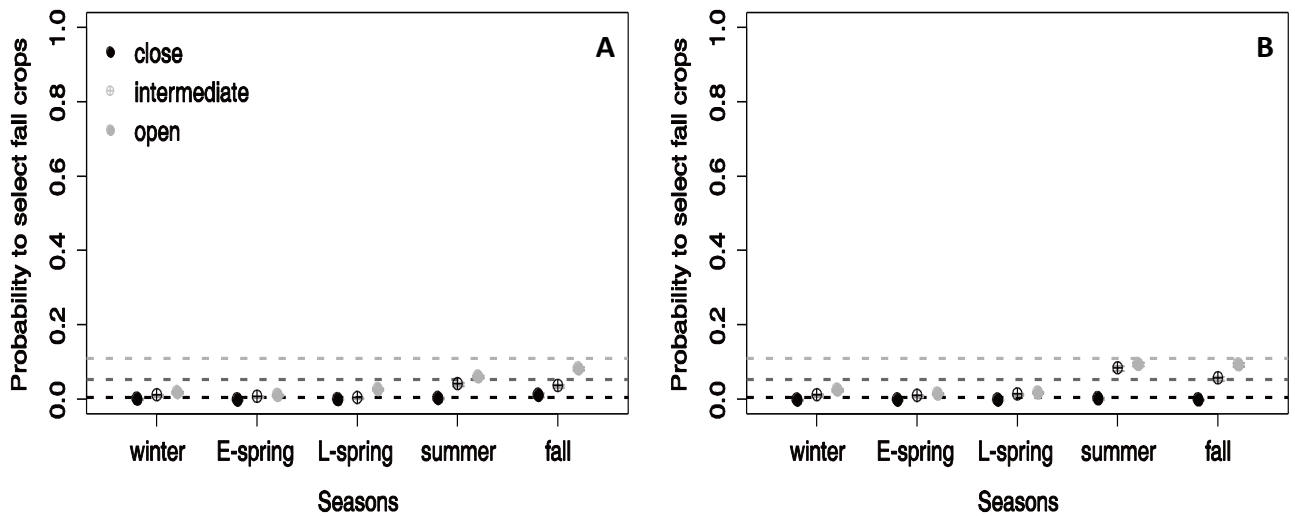


**Figures 4, 5:** Estimated habitat selection probabilities of (4) woodland or (5) spring crops, as generated by the best model for (A) nighttime (00h) and (B) daytime (12h). Probabilities were calculated for the three sectors (open, intermediate and close) across the year: winter, spring, springbirth, summer and fall seasons. We also plotted their confidence intervals at 95%. The dashed lines represent a level of use that is proportional to the mean availability of the given habitat, calculated independently for each sector.

Figs 6



Figs 7



**Figures 6, 7:** Estimated habitat selection probabilities of (6) meadows or (7) fall crops, as generated by the best model for (A) nighttime (00h) and (B) daytime (12h). Probabilities were calculated for the three sectors (open, intermediate and close) across the year: winter, spring, springbirth, summer and fall seasons. We also plotted their confidence intervals at 95%. The dashed lines represent a level of use that is proportional to the mean availability of the given habitat, calculated independently for each sector.

intermediate and the closed sector avoided woodlands during nighttime, whereas roe deer living in the open sector used them proportionally to their availability.

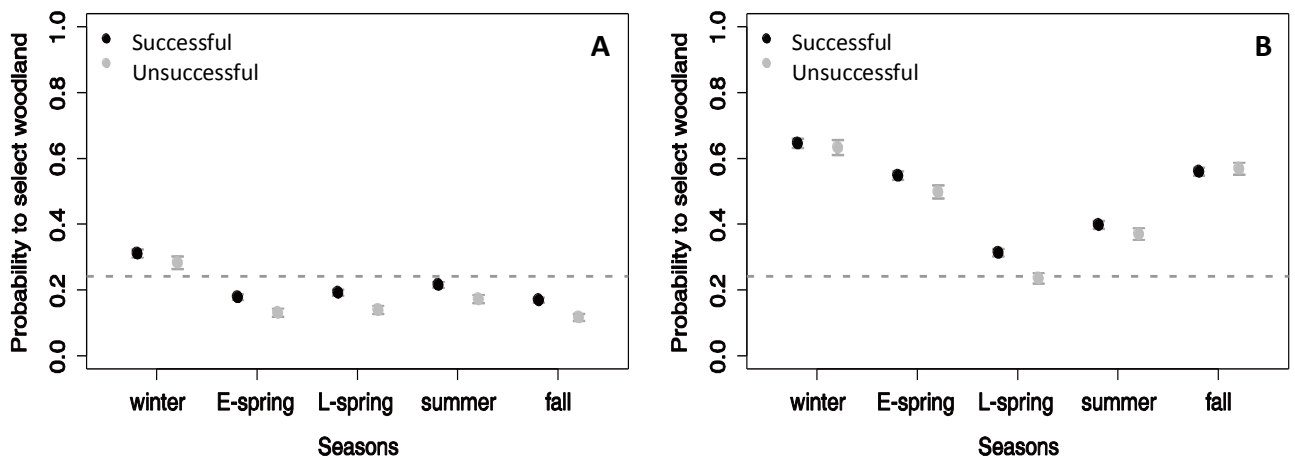
During nighttime, roe deer living in the closed sector selected spring crops, particularly during the fall season (Fig. 5A) and selected meadows only during the early-spring and fall seasons (Fig. 6A), when they highly avoided woodland (Fig. 4A). By contrast, roe deer living in the more open sectors selected meadows in the winter, early-spring and late-spring seasons (Fig. 6A) but avoided spring crops in winter and early-spring seasons during nighttime (Fig. 5A). However, roe deer living in the intermediate sector tended to select spring crops during nighttime between the late-spring and fall seasons, particularly during summer.

Hedgerows and fall crops were rarely used in general and there was little seasonal or spatial variation in their selection (Appendices 1, 2, 3, 4, 5).

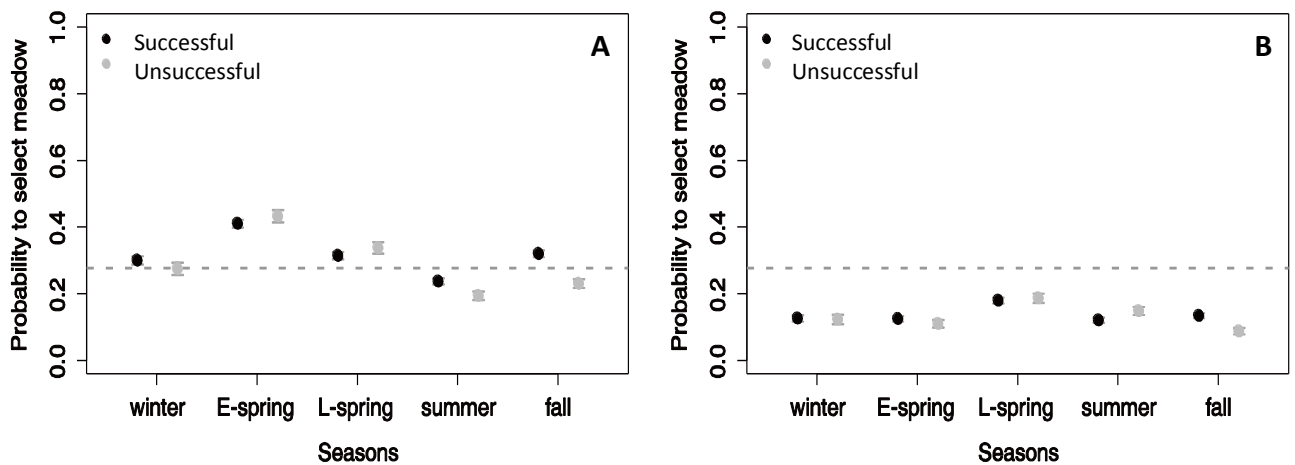
To test for variation in habitat selection in relation to sex and age (*H4*), we compared patterns of habitat selection for the four sex-age categories (Figs 1, 3, 4). During nighttime, the selection of woodland was higher for juveniles during the summer, fall and winter seasons (Fig. 1A). Meadows seemed to be more selected by adults than by juveniles, notably for males during nighttime (Fig. 4). However, spring crops selection was less pronounced for adult males, notably during daytime for the late-spring and summer seasons, but also during nighttime for the early-spring, late-spring and fall seasons (Fig. 2).

When testing for the effect of successfully rearing a fawn(s) on roe deer habitat selection (*H5*), model selection on the 4 candidate multinomial models (Table 2) revealed that the highest supported model included the three way-interaction between time of day, season and reproductive status (successfully reared at least 1 fawn *versus* no fawns) (AICc= 298752, weight=1).

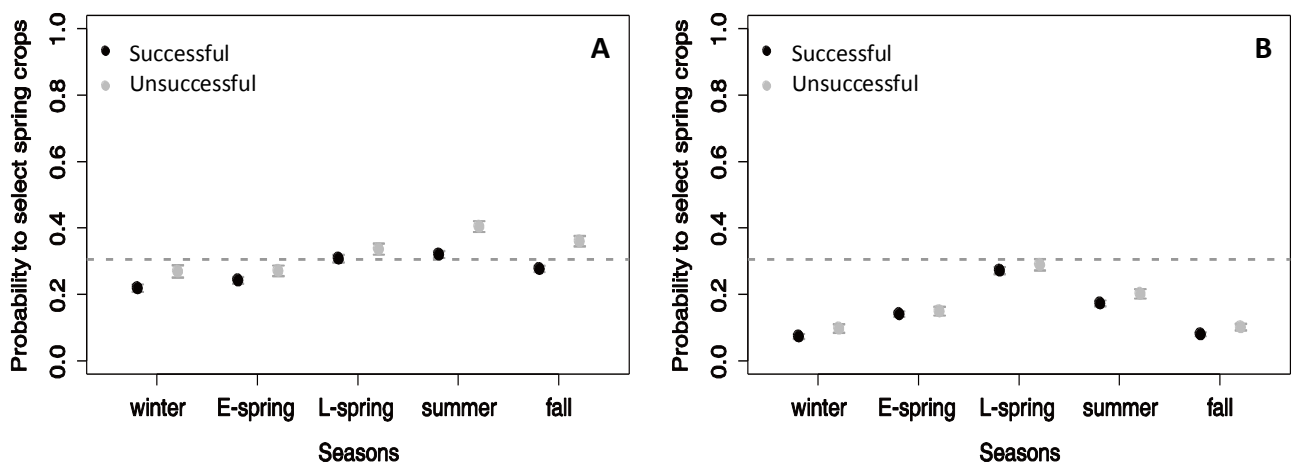
**Figs 8**



**Figs 9**



**Figs 10**



**Figures 8, 9, 10:** Estimated habitat selection probabilities of (8) woodland, (9) meadow or (10) spring crop, as generated by the best model for (A) nighttime and (B) daytime. Probabilities were calculated for the both sex status (successful and unsuccessful females) across the seasons with their confidence intervals at 95%. The dashed line represents a level of use that is proportional to the mean availability of the given habitat.

**Table 2**

| Models                        | K   | AICc     | $\Delta$ AICc | Weight |
|-------------------------------|-----|----------|---------------|--------|
| time of day x season x status | 320 | 298752.1 | 0             | 1      |
| time of day x season + status | 92  | 299248.9 | 496.8         | 0      |
| time of day+ season x status  | 92  | 300575.2 | 1823.1        | 0      |
| time of day x season          | 80  | 300684.4 | 1932.3        | 0      |

**Table 2:** Summary of the candidate multinomial logit models for investigating habitat selection for 41 roe deer females which either successfully reared a fawn (N = 27) or did not (N = 14). The effects of time of day (06:00, 12:00, 18:00 and 00:00h, GMT) and season (winter, early-spring, late-spring, summer and fall) were always included in the models, either as a two-ways interaction or in a three-way interaction with reproductive status (fawning females *versus* non-fawning females). In all models, the effects which featured in an interaction term were also included as main terms in the models. K is the number of estimated parameters for each model and the AICc is the value of the Akaike's Information Criterion corrected for small sample size. The ranking of the models is based on differences in the corrected AICc ( $\Delta$ AICc) and Akaike weights (Weight).

Because the majority of females give birth to one or several fawns during May or early June (unpublished data), and because observations of female status (with or without fawns) were made during fall (September-October), we expected that differences in patterns of habitat selection between females that successfully reared a fawn(s) and those that did not should occur principally during the summer and fall seasons. Hence, we expected little or no difference in selection between successful and unsuccessful females during the winter, early-spring and late-spring seasons. Similarly to the results reported above, we observed a marked decrease in woodland selection for both categories of female during daytime in the late-spring and summer seasons (Fig. 8). There was little difference in woodland selection between successful and unsuccessful females. We did observe, however, a higher woodland selection for successful and unsuccessful females, particularly during the late-spring season in daytime (Fig. 8). Successful females selected meadows more during the summer and fall seasons, but only during nighttime when the perceived risk is likely lower (Fig. 9). In contrast, there was no difference in meadow selection during the winter and early-spring seasons. In a

complementary way, unsuccessful females selected spring crops more during nighttime, notably in summer, fall and winter seasons (Fig. 10). Fall crops were selected more during the summer and fall seasons (Appendix 5), both during daytime and nighttime, but there was no marked difference between successful and unsuccessful females. Finally, hedgerows were less selected during winter and fall seasons during daytime, but there was also no marked difference between successful and unsuccessful females.

## DISCUSSION

Prey species must constantly trade-off resource acquisition against predation risk. Such trade-offs are well known to affect habitat selection across a diverse range of species (Lima and Bednekoff 1999), but relatively few studies have quantified how this trade-off varies in time and space as a consequence of spatial and temporal variation in the risk-resource landscape. Here, we have shown that patterns of habitat selection in a widely hunted large herbivore, the roe deer, are determined by spatial variation in landscape structure at different temporal scales linked to both short-term (i.e. daily) and long-term (i.e. seasonal) variation in the availability of resources and the deer's' perception of risk across a human-dominated landscape. In addition, because the impact of a given level of risk or reward on individual fitness should vary in relation to individual status, we expected the resolution of this trade-off to depend on sex, age and reproductive status. We were able to demonstrate that, depending on the seasons, sector, sex, age and reproductive status can play a role in how trade-offs were managed, and hence in habitat selection patterns.

First, we identified short-term variation in habitat selection in relation to the time of day. As expected from our first hypothesis (*H1*), we found strong selection for protective forest habitats during daytime and for forage-rich open habitats during nighttime. Because the availability of resources varies very little over the course of a day, we are able to conclude that this pattern is primarily due to the behavioural response of deer to the higher risk of predation and/or disturbance during daytime. Indeed, in human-dominated landscapes where natural predators have been eliminated, humans are now the major predator of roe deer outside of the neo-natal phase. More generally, human activities may

be considered as the critical source of risk for many wildlife populations, notably during daytime (Madsen and Fox 1995; Frid and Dill 2002). Hence, we interpret this pattern as a behavioral response of roe deer to perceived predation risk or disturbance (Mysterud and Østbye 1999; Bjørneraas *et al.* 2011).

In support of our second hypothesis, we also observed long-term variation in roe deer habitat selection at a seasonal level (*H2*). Clearly, both resource availability and predation risk may vary markedly over the year, particularly in human-dominated landscapes. Previous studies in the same population have shown that roe deer living in the closed forest sector obtain a lower quality diet (lower cell content and higher lignin and hemicellulose content), with lower levels of both nitrogen and phosphorous in faeces samples compared to deer living in the more open sectors (Hewison *et al.* 2009; Abbas *et al.* 2011), presumably due to the higher forage quality provided by cultivated fields. While woodlands and hedgerows provide similar levels of shelter and resources throughout the year, cultivated fields and meadows provided almost no resources during the winter, but are generally richer habitats in term of forage quality and quantity during spring and summer (Abbas *et al.* 2011). These variations were expected to generate marked seasonal patterns in habitat selection (*H2*), and, indeed, we showed that roe deer selected protective forest habitat preferentially in winter, when cultivated fields are barren and risk of predation is higher. In contrast, roe deer selected open areas preferentially during the early-spring (for meadows), late-spring, summer and fall (for spring crops) seasons, when meadows and cultivated fields are the most productive. This pattern of habitat selection could thus be interpreted as reflecting seasonal variation in the availability of nutrient rich resources. However, roe deer also selected forest habitats preferentially in fall and, to a lesser degree, in early-spring, but only during daytime, suggesting that seasonal patterns of habitat selection are not only driven by variation in the landscape of resources. Notably, roe deer are actively hunted during fall and winter, and hunting has been shown to modify the spatial behaviour of wild animals by influencing the choice of resting sites location, by increasing nocturnal activity or by modifying home-range size and/or location (Kilgo *et al.* 1998; Vercauteren and Hygnstrom 1998; Náhlik *et al.* 2009; Scillitani *et al.* 2010; Saïd *et al.* 2012). Hence, we suggest that the higher selection of forest habitats during daytime, particularly during fall, was due to an increase in the perceived risk of predation due to regular hunting activity. Indeed, hunting

risk is likely much higher in open exposed habitats, where hunters are able to target easily observable animals. In comparison to the other seasons, roe deer showed a stronger daytime avoidance of woodland during late-spring and a stronger daytime selection of more open habitat, notably for spring crops, that were equally selected during both daytime and nighttime in this season.

Between April and July, cultivated fields represent both high-quality and protective habitats, because the majority of the mature crops have a higher size than the roe deer height. Hence, the equivalent selection of open habitat between daytime and nighttime during this season suggests that cultivated fields were selected for both their forage and security characteristics. This marked pattern is also probably linked to fawning, as roe deer females require high-quality food to offset the huge increase in energetic demands during late gestation and early lactation. Indeed, this is particularly so for this income breeder which stocks very few body reserves and hence is highly sensitive to spatial and temporal variation in resource availability.

Because our study site was structured by a marked gradient in terms of woodland availability, we hypothesized that these spatial variations in landscape structure would influence patterns of habitat selection in our roe deer population (*H3*). Indeed, habitat selection patterns differed between roe deer living in landscape with different limiting resources. As expected, roe deer living in landscapes with higher availability of open habitats highly selected woodlands during daytime, when the risk is higher due to human activity, whereas roe deer living in forested landscapes used woodland proportionally to their availability. In the same way, we predicted that the roe deer living in the forested landscapes selected more open habitats, the limiting resources for them. Indeed, roe deer living in forested sector selected spring crops, whereas roe deer from the more open sectors avoided them or used them proportionally to their availability as expected. However, this pattern was not observed for their selection of meadows during nighttime, since roe deer living in the open sectors generally selected more meadows during nighttime.

In support of our fourth hypothesis (*H4*), we found strong evidence for patterns of habitat selection that varied in relation to sex and age across both the daily and seasonal time levels. During the late-spring season, the spatial behavior of adults is likely constrained

by reproductive considerations (birth and maternal care for females, territoriality for males, Linnell *et al.* 1998), whereas juveniles (less than 1 year old at capture) do not experience the same constraints as first reproduction almost always occurs at 2 years of age for females (Hewison 1996; Hewison & Gaillard 2001) and at 2 years, but more often 3 years of age for males (Vanpé *et al.* 2009). The recent emancipation of juveniles during the early-spring seasons (Debeffe *et al.* 2012) and their consequent relative naivety with regard to their environment may explained why juveniles tended to select more woodlands during nighttime and less meadows in general than adults. These results were particularly observed during the riskier seasons, i.e. fall and winter due to hunting and summer due to an increase in aggressive behaviours of adult males to protect their territories during the rut, suggesting a higher sensitivity of young roe deer to risky situations. In further support of our fourth hypothesis, we also observed differences in habitat selection between the sexes. During nighttime, adult males more selected meadows, notably during the late-spring and summer seasons, but less selected spring crops. Because individual variations (e.g. personality) may be important in determining the management of behavioural trade-offs (Biro and Stamps 2008; Martin and Réale 2008; Mathot *et al.* 2012; Bonnot *et al. in prep* on the same study population, cf Chapitre III), we speculate that inter-individual variability in behavioural traits plays an important role in determining these patterns of habitat selection.

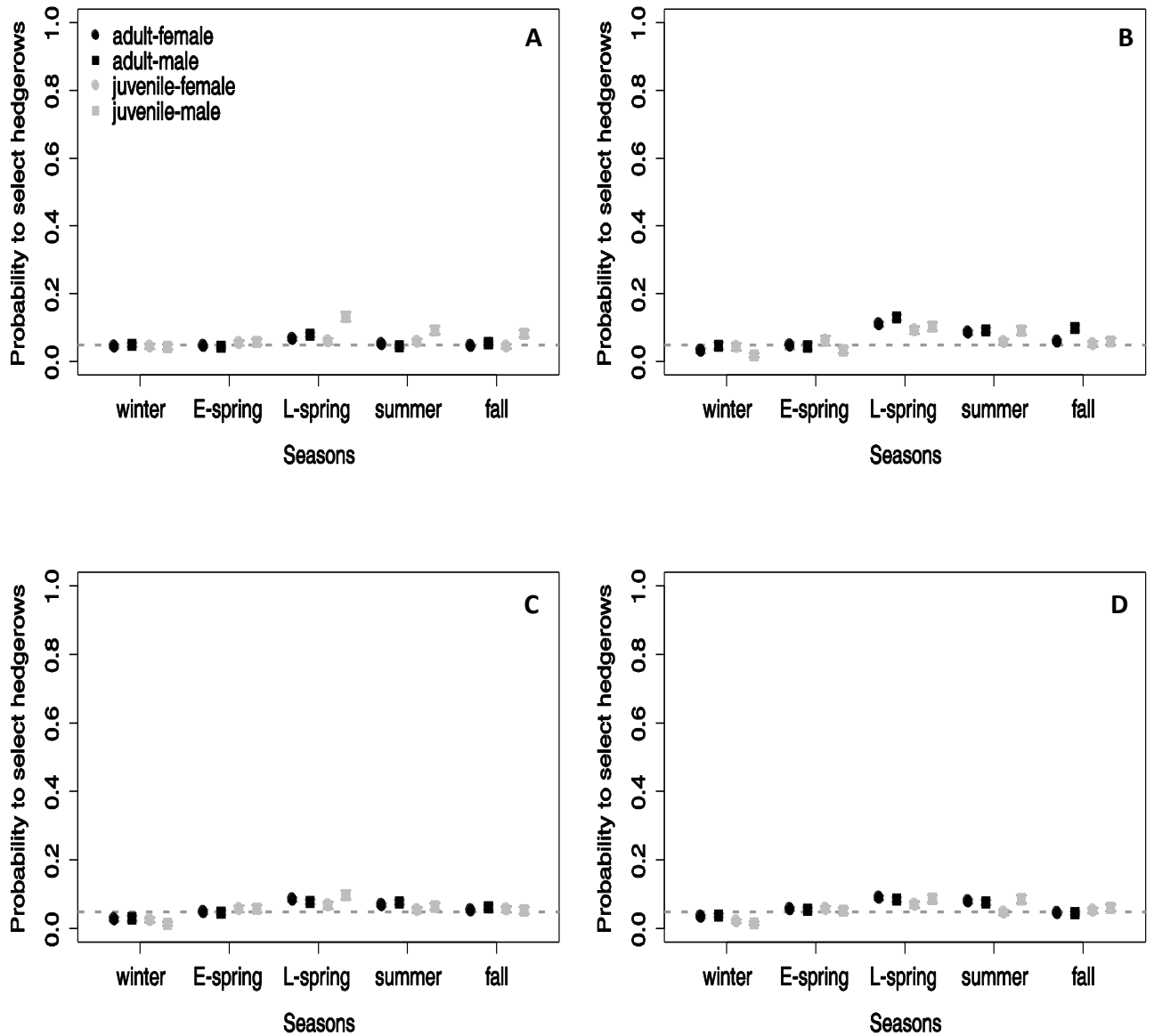
Because the roe deer is a highly sedentary income breeder, with high daily energetic requirements during late gestation and lactation, individual fitness of females should be strongly dependent on the composition of the home-range during fawning as mothers with high quality ranges should be more successful at rearing their fawns. In our study site, fawn mortality is mainly due to fox predation and agricultural activities (mowing meadows or agricultural harvest). Hence, higher mortality rates generally occur in meadows and open agricultural fields (unpublished data) during the first weeks of life (45% of the mortality occurs during the first 6 weeks, *unpublished data*). According to our expectations (*H5*), we observed that successful mothers differed from unsuccessful mothers in terms of selection for woodland, notably during the late-spring season in daytime, while outside of this season any differences were much less marked. Because open habitats were riskier for juveniles, the successfulness of females with fawns observed in fall may be explained by their higher selection of the protective forested habitat during late-spring, the most important period for

fawn survival. In previous studies on roe deer, female home-range quality was positively correlated to the fawn winter weights. Given the “hider” strategy of the roe deer fawn during the first weeks of his life, it would not be surprising that the spatial behaviour of the mothers affects their fawn survival (Nilsen *et al.* 2004; Panzacchi *et al.* 200).

To conclude, we observed that the spatial and temporal variations in the distribution of both resources and risk have a strong impact on patterns of habitat selection of roe deer in a human-dominated landscape. We suggest that this due to the contingent modifications of the behavioural trade-off between resource acquisition and risk avoidance. Although the theoretical evidence of the consequence of such variations in the trade-off in terms of fitness have been explored (Lima and Dill 1990), empirical evidence is rare because of the difficulty of determining the complex relationships between habitat use and the fitness of individuals. However, it has been shown that, with increasing level of risk, there is a cost in terms of diet quality when trading off forage-rich habitats against habitats which provide more protection but contain lower quality forage (Hernández and Laundré 2005). Moreover, previous results have suggested a strong relationship between lifetime reproductive success and habitat selection (McLoughlin *et al.* 2005; McLoughlin *et al.* 2007). Indeed, we found differences in habitat selection between successful and unsuccessful mothers, with likely knock-on effects for individual fitness. As a whole, our results are coherent with the interpretation that differences in energetic requirements among individuals during key periods of their biological cycle (rut, birth, rearing) influence how the trade-off between resource acquisition and risk avoidance is managed in this large herbivore.

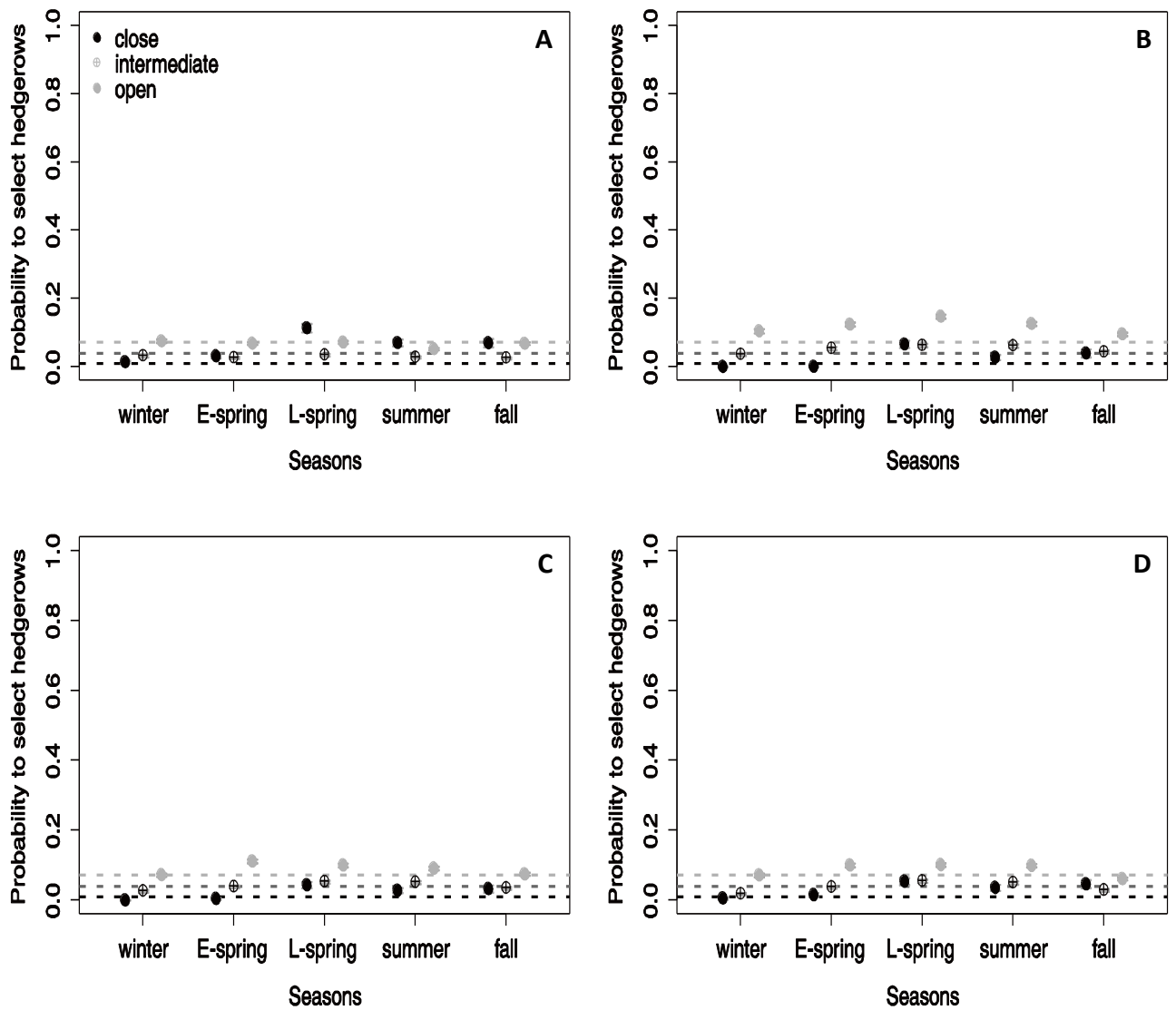
## APPENDICES

### Appendix 1



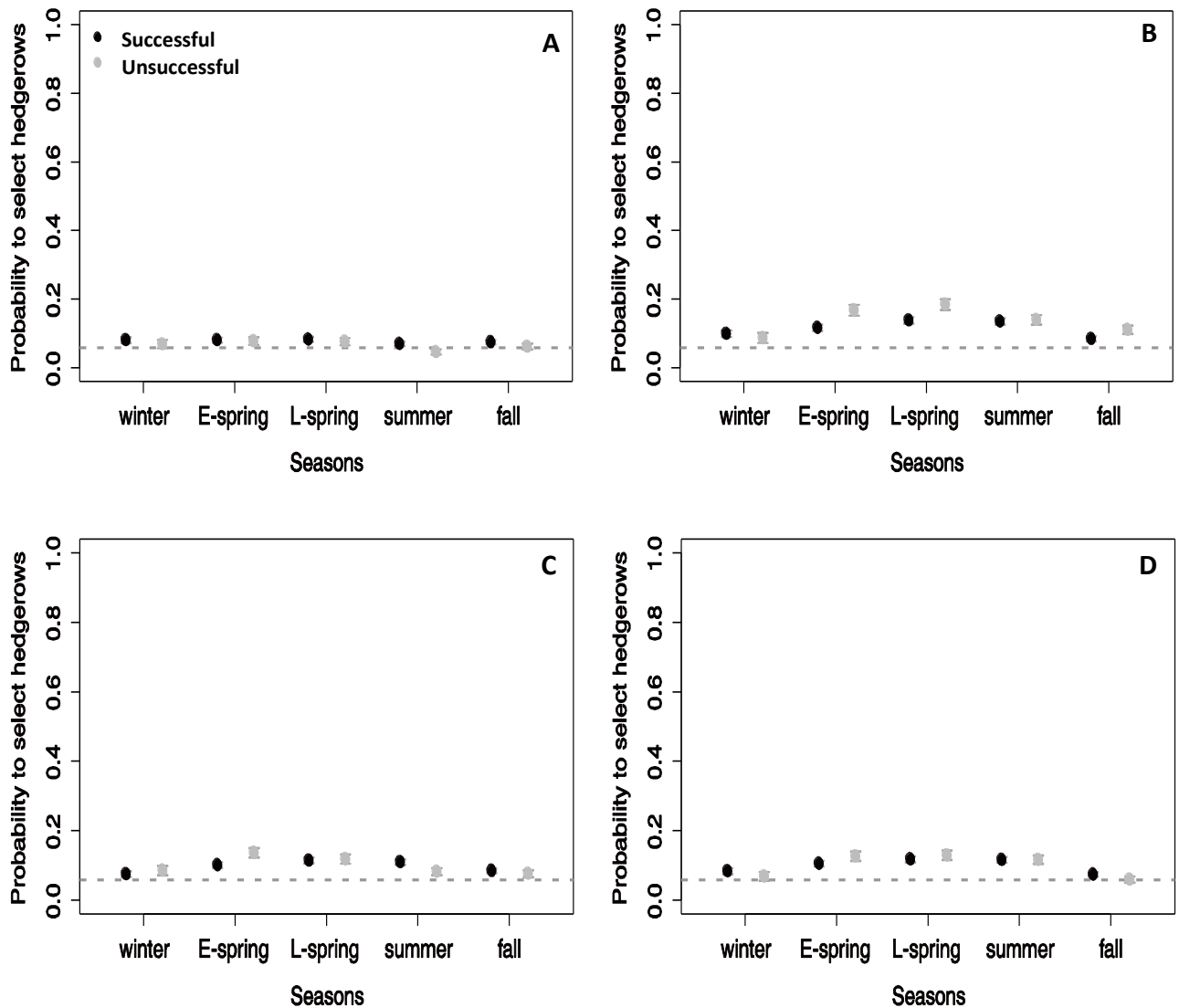
**Appendix 1 a, b, c, d:** Estimated habitat selection probabilities of hedgerows, as generated by the best model for (A) nighttime (00h) and (B) daytime (12h), (C) morning (06h) and (D) evening (18h). Probabilities were calculated for the four sex-age categories across the seasons with their confidence intervals at 95%. The dashed line represents a level of use that is proportional to the mean availability of the given habitat.

## Appendix 2



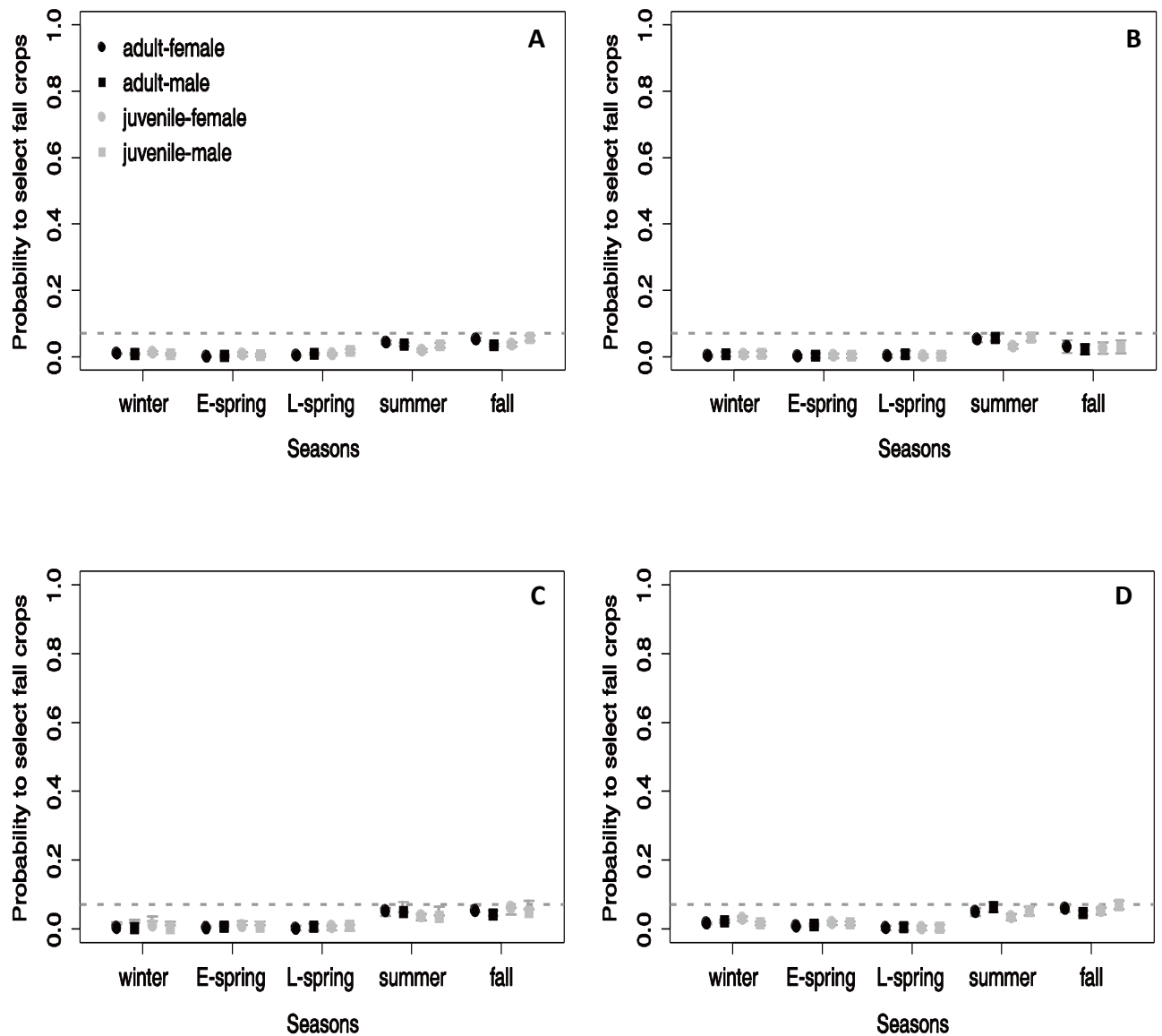
**Appendix 2:** Estimated habitat selection probabilities of hedgerows, as generated by the best model for (A) nighttime (00h), (B) daytime (12h), (C) morning (06h) and (D) evening (18h). Probabilities were calculated for the three sectors (open, intermediate and close) across the year: winter, spring, springbirth, summer and fall seasons. We also plotted their confidence intervals at 95%. The dashed lines represent a level of use that is proportional to the mean availability of the given habitat, calculated independently for each sector.

### Appendix 3



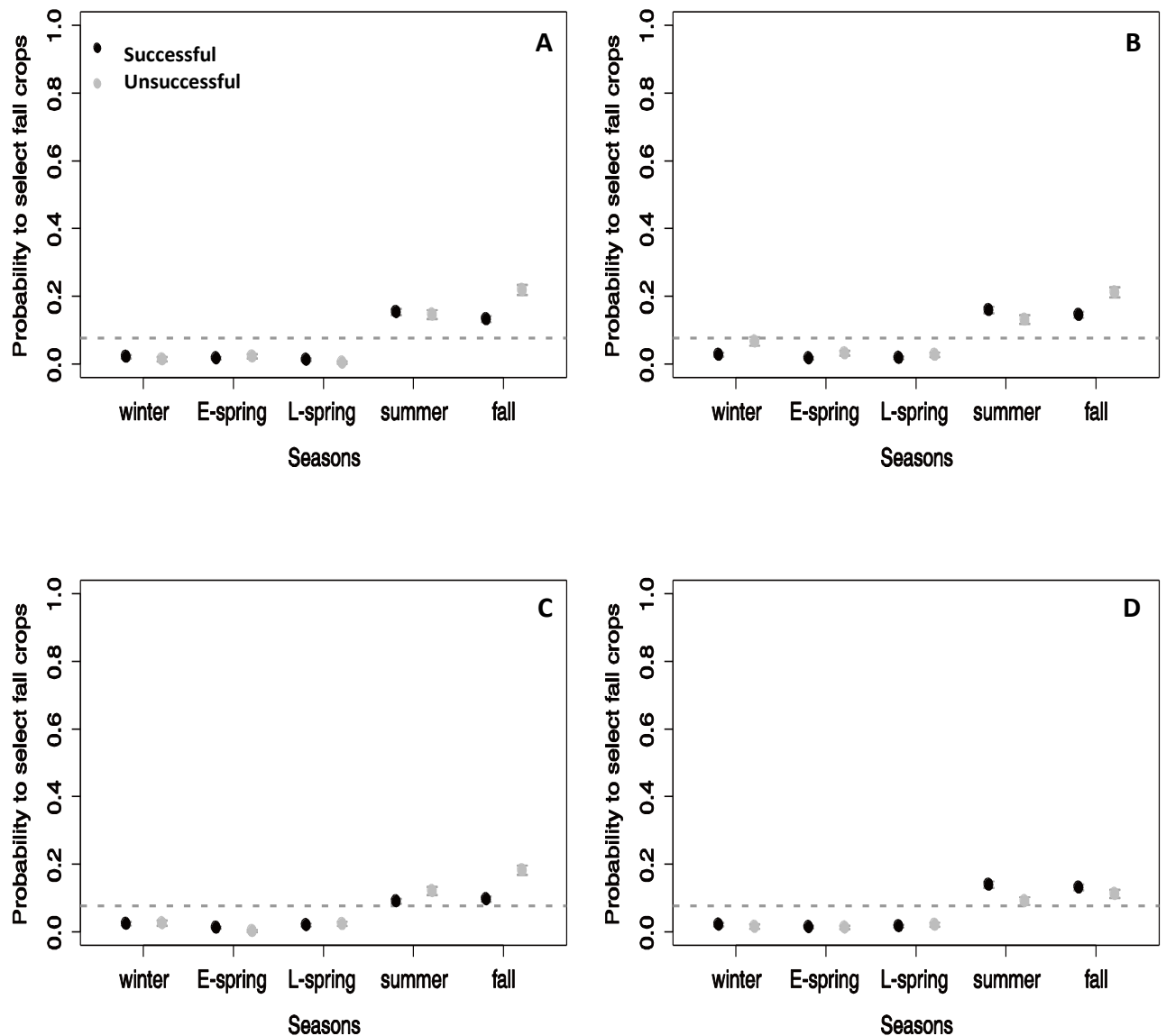
**Appendix 3:** Estimated habitat selection probabilities of hedgerows, as generated by the best model for (A) nighttime (00h), (B) daytime (12h), (C) morning (06h) and (D) evening (18h). Probabilities were calculated for the both sex status (successful and unsuccessful females) across the seasons with their confidence intervals at 95%. The dashed line represents a level of use that is proportional to the mean availability of the given habitat.

#### Appendix 4



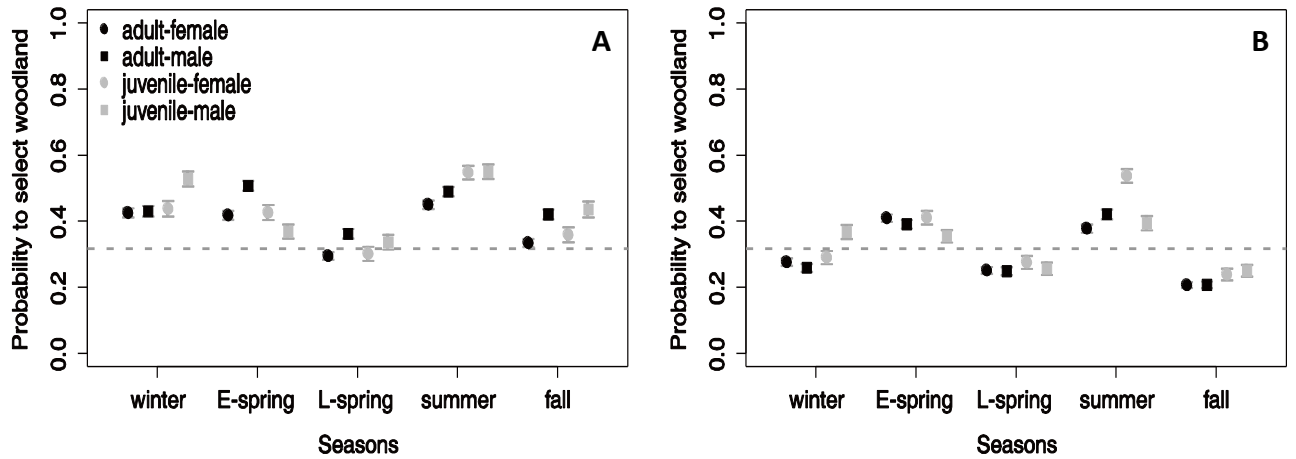
**Appendix 4:** Estimated habitat selection probabilities of fall crops, as generated by the best model for (A) nighttime (00h), (B) daytime (12h), (C) morning (06h) and (D) evening (18h). Probabilities were calculated for the four sex-age categories across the seasons with their confidence intervals at 95%. The dashed line represents a level of use that is proportional to the mean availability of the fall crops.

## Appendix 5

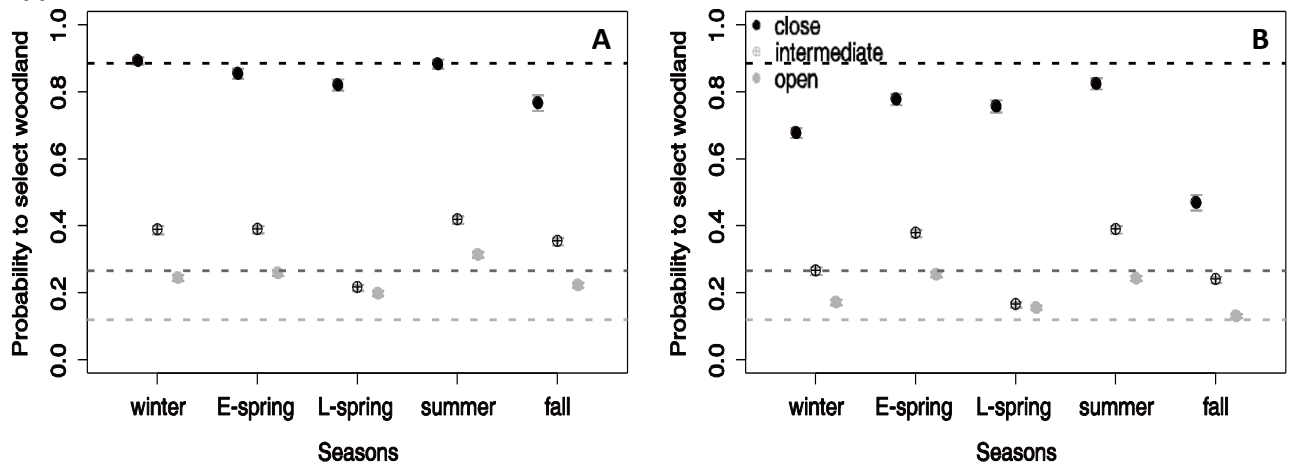


**Appendix 5:** Estimated habitat selection probabilities of fall crops, as generated by the best model for (A) nighttime (00h), (B) daytime (12h), (C) morning (06h) and (D) evening (18h). Probabilities were calculated for the both sex status (successful and unsuccessful females) across the seasons with their confidence intervals at 95%. The dashed line represents a level of use that is proportional to the mean availability of the given habitat.

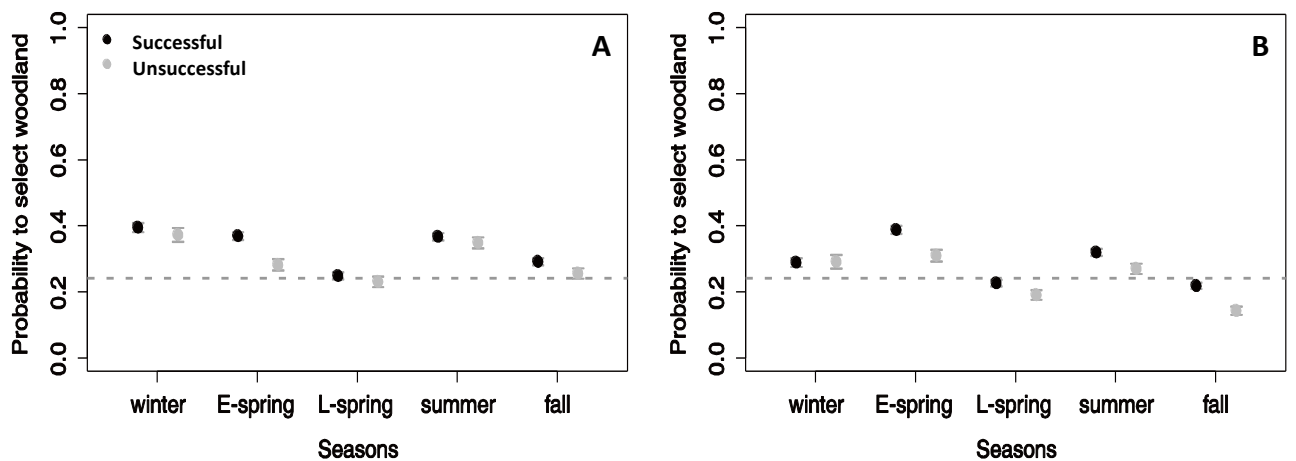
## Appendix 6



## Appendix 7

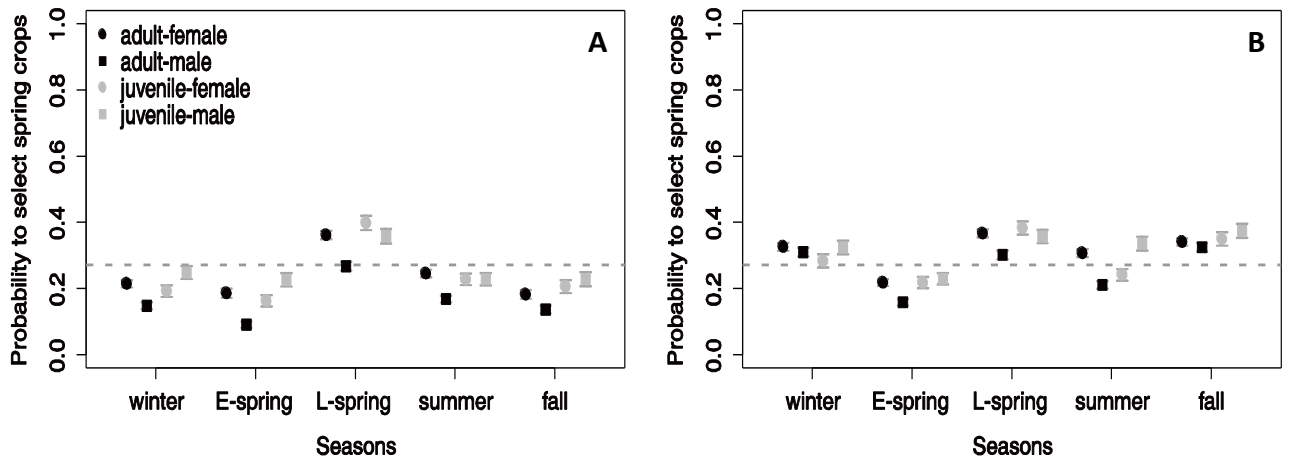


## Appendix 8

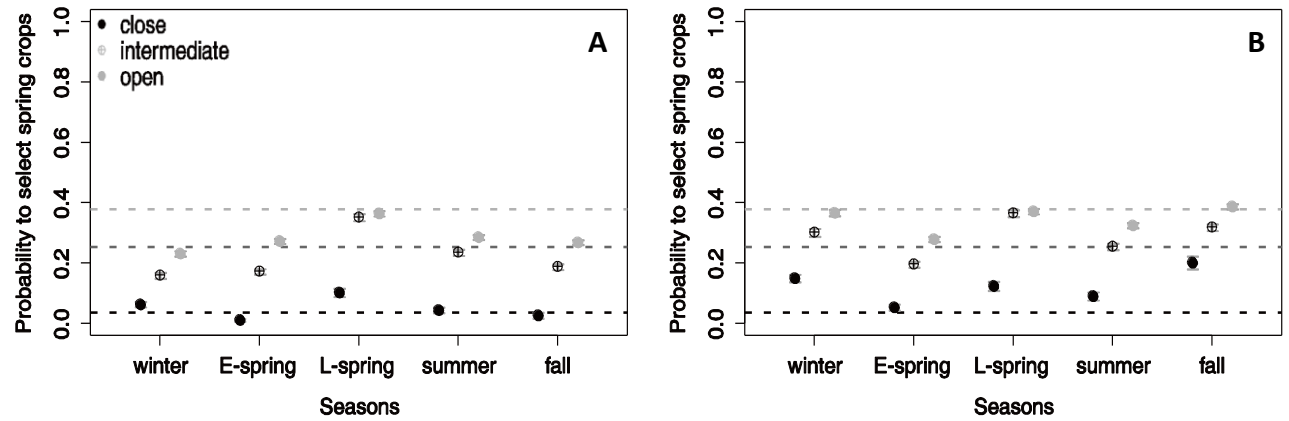


**Appendices 6, 7, 8:** Estimated habitat selection probabilities of woodland, as generated by the best model for (A) nighttime (00h) and (B) daytime (12h). Probabilities were calculated for (6) the four sex-age categories, (7) the three sectors or (8) the both sex status across the year. The dashed line represents the mean availability of the given habitat in the individual home-ranges. We also plotted their confidence intervals at 95%.

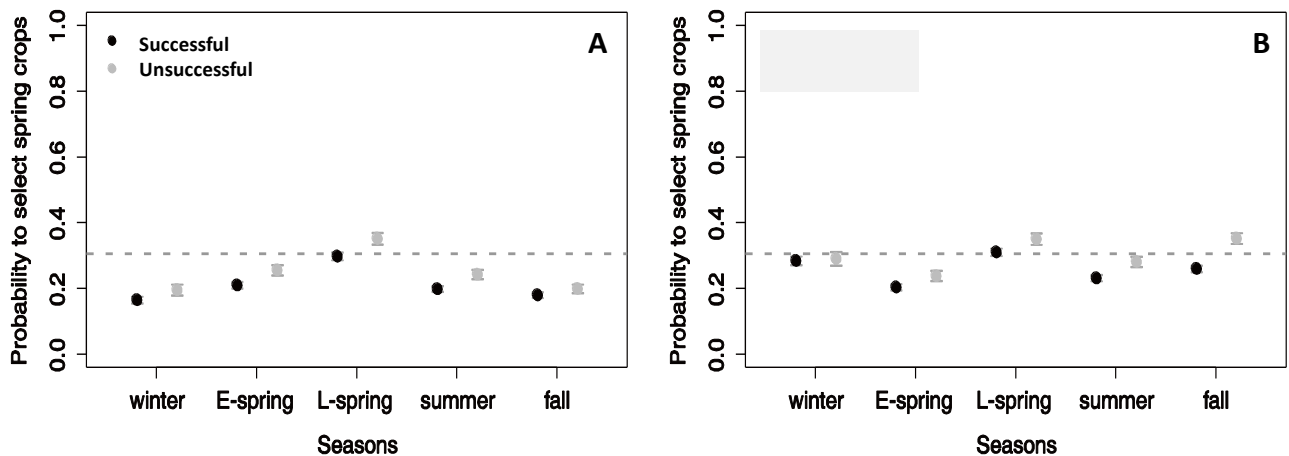
## Appendix 9



## Appendix 10

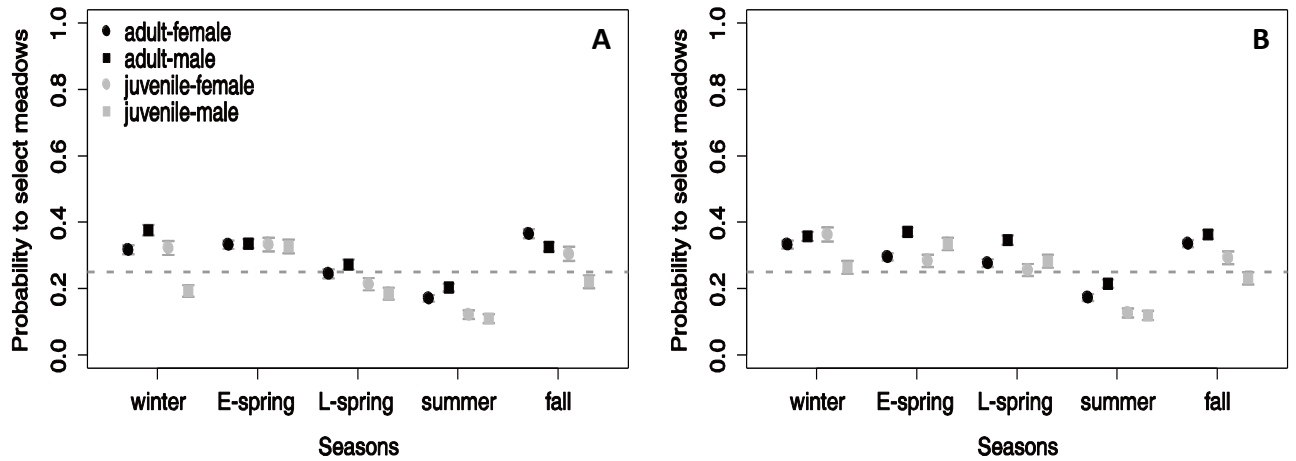


## Appendix 11

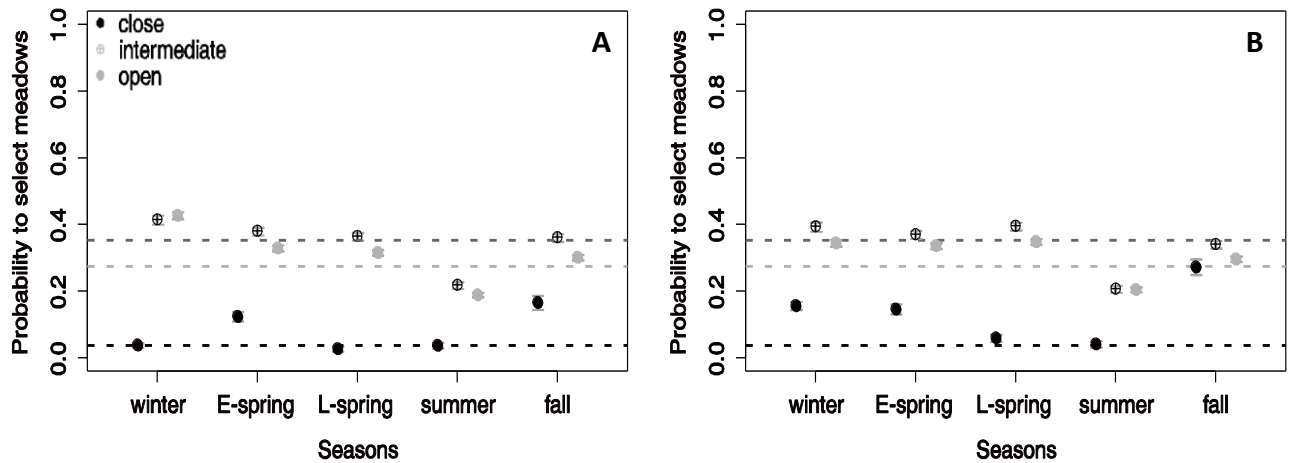


**Appendices 9, 10, 11:** Estimated habitat selection probabilities of spring crops, as generated by the best model for (A) morning (06h) and (B) evening (18h). Probabilities were calculated for (9) the four sex-age categories, (10) the three sectors or (11) the both sex status across the year. The dashed line represents the mean availability of the given habitat in the individual home-ranges. We also plotted their confidence intervals at 95%.

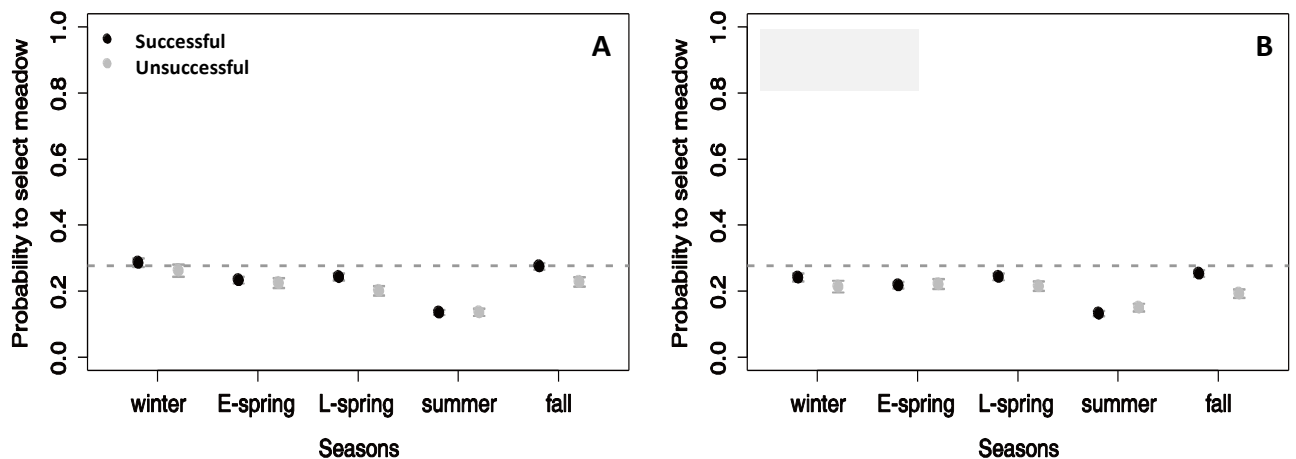
#### Appendix 12



#### Appendix 13



#### Appendix 14



**Appendices 12, 13, 14:** Estimated habitat selection probabilities of meadows, as generated by the best model for (A) morning (06h) and (B) evening (18h). Probabilities were calculated for (12) the four sex-age categories, (13) the three sectors or (14) the both sex status across the year. The dashed line represents the mean availability of the given habitat in the individual home-ranges. We also plotted their confidence intervals at 95%.

## REFERENCES

- Abbas F, Morellet N, Hewison AJM, Merlet J, Cargnelutti B, Lourtet B, Angibault J-M, Daufresne T, Aulagnier S, Verheyden H. 2011. Landscape fragmentation generates spatial variation of diet composition and quality in a generalist herbivore. *Oecologia*. 167: 401-411.
- Adrados C, Verheyden-Tixier H, Cargnelutti B, Pépin D, Janeau G. 2003. GPS approach to study fine-scale site use by wild red deer during active and inactive behaviors. *Wildlife Society Bulletin* 31: 544-552.
- Andersen R, Duncan P, Linnell JDC. 1998. The European roe deer: the biology of success. Scandinavian University Press, Oslo, Norway.
- Andersen R, Gaillard J-M, Linnell JDC, Duncan P. 2000. Factors affecting maternal care in an income breeder, the European roe deer. *Journal of Animal Ecology*. 69: 672-682.
- Beier P, McCullough DR. 1990. Factors influencing white-tailed deer activity patterns and habitat use. *Wildlife Monographs*. 109: 3-51.
- Benhaïem S, Delon M, Lourtet B, Cargnelutti B, Aulagnier S, Hewison AJM, Morellet N, Verheyden H. 2008. Hunting increases vigilance levels in roe deer and modifies feeding site selection. *Animal Behaviour*. 76: 611-618.
- Beyer HL, Haydon DT, Morales JM, Frair JL, Hebblewhite M, Mitchell M, Matthiopoulos J. 2010. The interpretation of habitat preference metrics under use-availability designs. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*. 365: 2245-2254.
- Biro PA, Stamps JA. 2008. Are animal personality traits linked to life-history productivity? *Trends in Ecology & Evolution*. 23: 361-368.
- Bjørneraas K, Solberg EJ, Herfindal I, Van Moorter B, Rolandsen CM, Tremblay J-P, Skarpe C, Saether B-E, Eriksen R, Astrup R. 2011. Moose *Alces alces* habitat use at multiple temporal scales in a human-altered landscape. *Wildlife Biology*. 17: 44-54.
- Bongi P, Ciuti S, Grignolio S, Del Frate M, Simi S, Gandelli D, Apollonio M. 2008. Anti-predator behaviour, space use and habitat selection in female roe deer during the fawning season in a wolf area. *Journal of Zoology*. 276: 242-251.

Bonnot N, Morellet N, Verheyden H, Cargnelutti B, Lourtet B, Klein F, Hewison AJM. 2013. Habitat use under predation risk: hunting, roads and human dwellings influence the spatial behaviour of roe deer. *European Journal of Wildlife Research*. 59: 185-193.

Boyce MS. 2006. Scale for resource selection functions. *Diversity and Distributions*. 12: 269-276

Burnham KP, Anderson DR. 1998. Model selection and inference: A practical information-theoretic approach. Springer-Verlag, New-York, New-York, USA

Calenge C. 2006. The package adehabitat for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling*. 197: 516-519

Caro T. 2005. Antipredator defenses in birds and mammals. The University of Chicago Press, Chicago, London

Carr JM, Lima SL. 2012. Heat-conserving postures hinder escape: a thermoregulation - predation trade-off in wintering birds. *Behavioral Ecology*. 23: 434-441

Casazza ML, Coates PS, Miller MR, Overton CT, Yparraguirre DR. 2012. Hunting influences the diel patterns in habitat selection by northern pintails *Anas acuta*. *Wildlife Biology*. 18: 1-13

Cederlund G. 1981. Daily and seasonal activity pattern of roe deer in a boreal habitat. *Swedish Wildlife Research* 11: 315-347

Ciuti S, Bongi P, Vassale S, Apollonio M. 2006. Influence of fawning on the spatial behaviour and habitat selection of female fallow deer (*Dama dama*) during late pregnancy and early lactation. *Journal of Zoology*. 268: 97-107

Ciuti S, Pipia A, Ghiandai F, Grignolio S, Appollonio M. 2008. The key role of lamb presence in affecting flight response in Sardinian mouflon (*Ovis orientalis musimon*). *Behavioural Processes*. 77: 408-412

Cowlishaw G. 1997. Trade-offs between foraging and predation risk determine habitat use in a desert baboon population. *Animal Behaviour*. 53: 667-686

Creel S, Winnie Jr JA, Maxwell B, Hamlin K, Creel M. 2005. Elk alter habitat selection as an antipredator response to wolves. *Ecology*. 86: 3387-3397

Debeffe L, Morellet N, Cargnelutti B, Lourtet B, Bon R, Gaillard J-M, Hewison AJM. 2012. Condition-dependent natal dispersal in a large herbivore: heavier animals show a greater propensity to disperse and travel further. *Journal of Animal Ecology*. 81: 1327.

Dunning J, Danielson BJ, Pulliam HR. 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos*. 65: 169-175

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

Fortin D, Boyce MS, Merrill EH, Fryxell JM. 2004. Foraging costs of vigilance in large mammalian herbivores. *Oikos*. 107: 172-180

Fortin D, Beyer HL, Boyce MS, Smith DW, Duchesne T, Mao JS. 2005. Wolves influence elk movements: behavior shapes a trophic cascade in Yellowstone National Park. *Ecology*. 86: 1320-1330.

Frair JL, Merrill EH, Visscher DR, Fortin D, Beyer HL, Morales JM. 2005. Scales of movement by elk (*Cervus elaphus*) in response to heterogeneity in forage resources and predation risk. *Landscape Ecology*. 20: 273-287

Fraser DF, Huntingford F. 1986. Feeding and avoiding predation hazard: the behavioral response of the prey. *Ethology*. 73: 56-68

Frid A, Dill L. 2002. Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conservation Ecology*. 6: 11

Gaillard J-M, Hebblewhite M, Loison A, Fuller M, Powell R, Basille M, Van Moorter B. 2010. Habitat-performance relationships: finding the right metric at a given spatial scale. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 365: 2255-2265

Gilliam JF, Fraser DF. 1987. Habitat selection under predation hazard: test of a model with foraging minnows. *Ecology*. 68: 1856-1862

Godvik I, Loe LE, Vik J, Veiberg V, Langvatn R, Myrsterud A. 2009. Temporal scales, trade-offs, and functional responses in red deer habitat selection. *Ecology*. 90: 699-710

Grignolio S, Rossi I, Bertolotto E, Bassano B, Apollonio M. 2007. Influence of the kid on space use and habitat selection of female Alpine Ibex. *The Journal of Wildlife Management*. 71: 713-719

Hernández L, Laundré JW. 2005. Foraging in the 'landscape of fear' and its implications for habitat use and diet quality of elk *Cervus elaphus* and bison *Bison bison*. *Wildlife Biology*. 11: 215-220.

Hewison AJM. 1996. Variation in the fecundity of roe deer in Britain: effects of age and body weight. *Acta Theriologica*. 41 : 187-198.

Hewison AJM, Angibault J-M, Cargnelutti B, Coulon A, Rames J-L, Serrano E, Verheyden H, Morellet N. 2007. Using radio-tracking and direct observation to estimate roe deer *Capreolus capreolus* density in a fragmented landscape: a pilot study. *Wildlife Biology*. 13: 313-320

Hewison AJM, Gaillard J-M. 2001. Phenotypic quality and senescence affect different components of reproductive output in roe deer. *Journal of Animal Ecology*. 70: 600-608.

Hewison AJM, Morellet N, Verheyden H, Daufresne T, Angibault aJ-M, Cargnelutti B, Merlet J, Picot D, Rames J-L, Joachim J, Lourtet B, Serrano E, Bideau E, Cebe N. 2009. Landscape fragmentation influences winter body mass of roe deer. *Ecography*. 32: 1062-1070

Hewison AJM, Vincent JP, Joachim J, Angibault JM, Cargnelutti B, Cibien C. 2001. The effects of woodland fragmentation and human activity on roe deer distribution in agricultural landscapes. *Canadian Journal of Zoology*. 79: 679-689

Hewison AJM, Vincent JP, Reby D. 1998. Social organization of European roe deer. In: Andersen R, Duncan P, Linnell JDC (ed) *The European roe deer: the biology of success*. Scandinavian University Press, Oslo, Norway, pp 189-219

Hobbs NT, Hanley TA. 1990. Habitat evaluation: do use/availability data reflect carrying capacity. *Journal of Wildlife Management*. 54: 515–522.

Illius AW, Fitzgibbon C. 1994. Costs of vigilance in foraging ungulates. *Animal Behaviour*. 47: 481-484

Jeppesen JL. 1989. Activity patterns of free-ranging roe deer (*Capreolus capreolus*) at Kalø. *Danish Review of Game Biology*. 13: 1-32.

Johnson DH. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology*. 61: 65-71

Kie JG. 1999. Optimal foraging and risk of predation: effects on behavior and social structure in ungulates. *Journal of Mammalogy*. 80: 1114-1129

Kilgo JC, Labisky RF, Fritzen DE. 1998. Influences of hunting on the behavior of white-tailed deer: implications for conservation of the Florida panther. *Conservation Biology*. 12: 1359-1364

Kneib T, Knauer F, Kuchenhoff H. 2011. A general approach to the analysis of habitat selection. *Environmental and Ecological Statistics*. 18: 1-25

Krebs JR. 1980. Optimal foraging, predation risk and territory defence. *Ardea*. 68: 83-90

Lima SL, Bednekoff PA. 1999. Temporal variation in danger drives antipredator behavior: the predation risk allocation hypothesis. *The American Naturalist*. 153: 649-659

Lima SL, Dill LM. 1990. Behavioural decisions made under the risk of predation: A review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*. 68: 619-640

Linnell JDC, Duncan P, Andersen R. 1998. The European roe deer: A portrait of a successful species. In: Andersen R, Duncan P, Linnell JDC. (ed) *The European roe deer: the biology of success*. Scandinavian University Press, Oslo, Norway, pp 11-22

Madsen J, Fox AD. 1995. Impacts of hunting disturbance on waterbirds - a review. *Wildlife Biology* 1: 193-207.

Manly BFJ, McDonald LL, Thomas DL, McDonald TL, Erickson WP. 2002. *Resource selection by animals: statistical analysis and design for field studies*. Kluwer, Boston, Massachusetts, USA

Mazerolle MJ. 2011. AICcmodavg: Model selection and multimodel inference based on (Q)AIC(c). R package version 1.19

McLoughlin PD, Boyce MS, Coulson T, Clutton-Brock T. 2006. Lifetime reproductive success and density-dependent, multi-variable resource selection. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 273: 1449-1454

McLoughlin PD, Dunford JS, Boutin S. 2005. Relating predation mortality to broad-scale habitat selection. *Journal of Animal Ecology*. 74: 701-707

McLoughlin PD, Gaillard J-M, Boyce MS, Bonenfant C, Messier F, Duncan P, Delorme D, Van Moorter B, Saïd S, Klein F. 2007. Lifetime reproductive success and composition of the home range in a large herbivore. *Ecology*. 88: 3192-3201

Mathot KJ, Wright J, Kempenaers B, Dingemanse NJ. 2012. Adaptive strategies for managing uncertainty may explain personality-related differences in behavioural plasticity. *Oikos*. 121: 1009-1020

Martin J, Réale D. 2008. Animal temperament and human disturbance: Implications for the response of wildlife to tourism. *Behavioural Processes*. 77: 66-72

Montané J, Marco I, Lopez-Olvera J, Perpignan D, Manteca X, Lavin S. 2003. Effects of Acepromazine on capture stress in roe deer (*Capreolus capreolus*). *Journal of Wildlife Diseases*. 39: 375–386

Morellet N, Verheyden H, Angibault JM, Cargnelutti B, Lourtet B, Hewison MAJ. 2009. The effect of capture on ranging behaviour and activity of the European roe deer *Capreolus capreolus*. *Wildlife Biology*. 15: 278-287

Morellet N, Van Moorter B, Cargnelutti B, Angibault J-M, Lourtet B, Merlet J, Ladet S, Hewison AJM. 2011. Landscape composition influences roe deer habitat selection at both home-range and landscape scales. *Landscape Ecology*. 26: 999-1010

Morris DW. 1987. Ecological scale and habitat use. *Ecology*. 68: 362-369

Mysterud A, Ims RA .1998. Functional responses in habitat use: availability influences relative use in trade-off situations. *Ecology*. 79:1435-1441.

Mysterud A, Larsen PK, Ims RA, Østbye E. 1999a. Habitat selection by roe deer and sheep: does habitat ranking reflect resource availability? *Canadian Journal of Zoology*. 77: 776-783

Mysterud A, Lian L-B, Hjermann DØ. 1999b. Scale-dependent trade-offs in foraging by European roe deer (*Capreolus capreolus*) during winter. *Canadian Journal of Zoology*. 77: 1486-1493

Mysterud A, Østbye E. 1999c. Cover as a habitat element for temperate ungulates: effects on habitat selection and demography. *Wildlife Society Bulletin*. 27: 385-394.

Náhlík A, Sándor G, Tari T, Király G. 2009. Space use and activity patterns of red deer in a highly forested and in a patchy forest-agricultural habitat. *Acta Silv Lign Hung.* 5: 109-118.

Nilsen EB, Linnell JDC, Andersen R. 2004. Individual access to preferred habitat affects fitness components in female roe deer *Capreolus capreolus*. *Journal of Animal Ecology.* 73:44-50.

Odum EP. 1959. *Fundamentals of ecology*. WB Saunders Company, Philadelphia.

Odum EP. 1971. *Fundamental of ecology*.

Panzacchi M, Linnell JDC, Odden M, Odden J, Andersen R. 2009. Habitat and roe deer fawn vulnerability to red fox predation. *Journal of Animal Ecology.* 78:1124-1133.

R Development Core Team. 2010. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>

Saïd S, Tolon V, Brandt S, Baubet E. 2012. Sex effect on habitat selection in response to hunting disturbance: the study of wild boar. *European Journal of Wildlife Research.* 58: 107-115

Schmitz OJ. 1991. Thermal constraints and optimization of winter feeding and habitat choice in white-tailed deer. *Ecography.* 14: 104-111.

Scillitani L, Monaco A, Toso S. 2010. Do intensive drive hunts affect wild boar (*Sus scrofa*) spatial behaviour in Italy? Some evidences and management implications. *European Journal of Wildlife Research.* 56: 307-318

Sempéré AJ, Mauget R, Mauget C. 1998. Reproductive physiology of roe deer. In: Andersen R, Duncan P, Linnell JDC (ed) *The European roe deer: the biology of success*. Scandinavian University Press, Oslo, Norway, pp 189-219

Sih A. 1980. Optimal behavior: can foragers balance two conflicting demands? *Science.* 210: 1041-1043.

Theuerkauf J, Rouys S. 2008. Habitat selection by ungulates in relation to predation risk by wolves and humans in the Bialowieza forest, Poland. *Forest Ecology and Management.* 256: 1325-1332

Thomas DL, Taylor EJ. 1990. Study designs and tests for comparing resource use and availability. *The Journal of Wildlife Management*. 54: 332-330

Tufto J, Andersen R, Linnell JDC. 1996. Habitat use and ecological correlates of home range size in a small cervid: the roe deer. *Journal of Animal Ecology*. 65: 715-724

Vanpé C, Gaillard JM, Morellet N, Kjellander P, Liberg O, Delorme D, Hewison AM. 2009. Age-specific variation in male breeding success of a territorial ungulate species, the European roe deer. *Journal of Mammalogy*. 90: 661-665.

Venables WN, Ripley BD. 2002. *Modern Applied Statistics with S*. Fourth Edition. Springer, New York

Vercauteren KC, Hygnstrom SE. 1998. Effects of agricultural activities and hunting on home ranges of female white-tailed deer. *Journal of Wildlife Management*. 62: 280-285

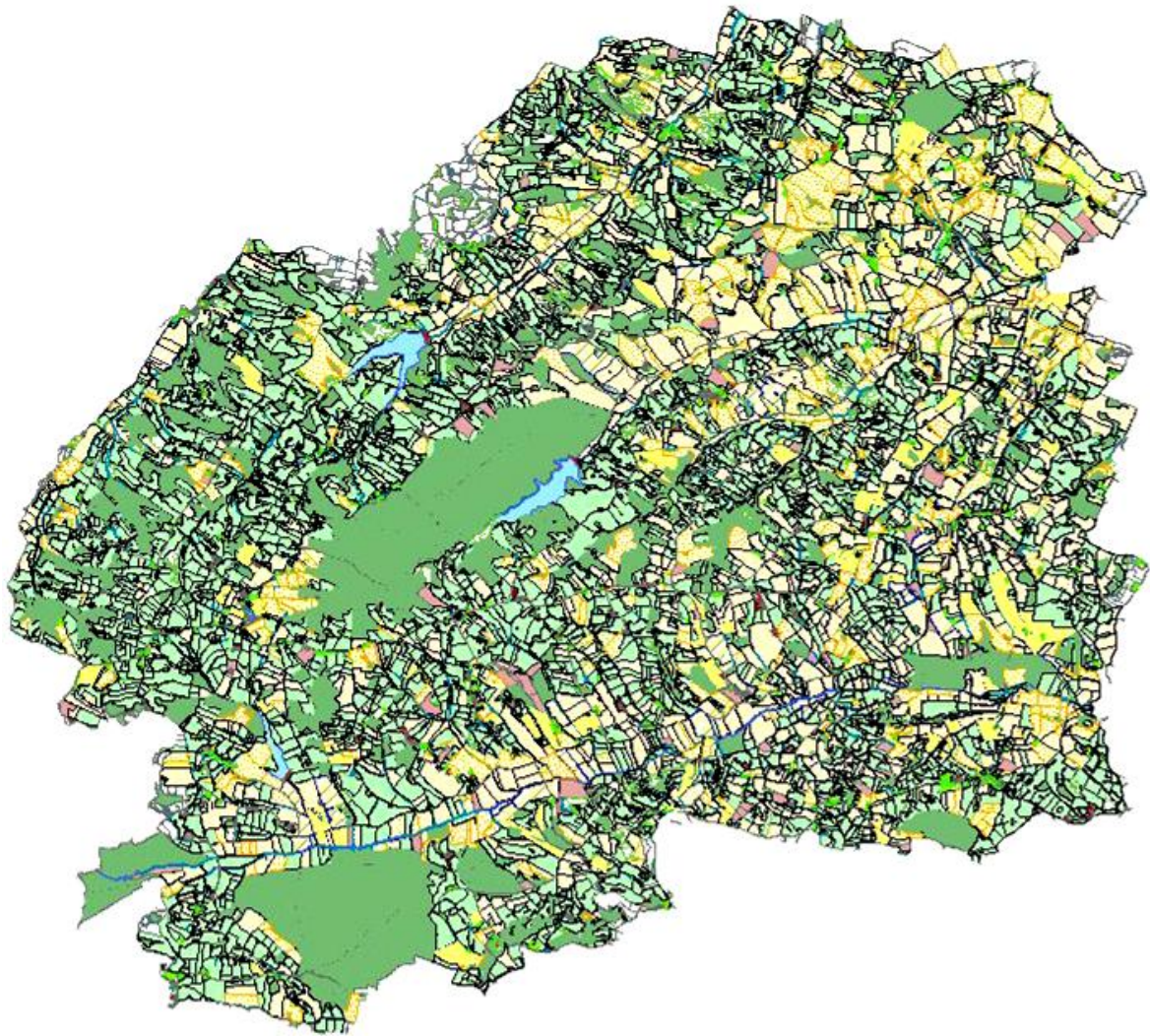
Verdolin JL. 2006. Meta-analysis of foraging and predation risk trade-offs in terrestrial systems. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 60: 457-464

Ydenberg RC, Krebs JR. 1987. The tradeoff between territorial defense and foraging in the great tit (*Parus major*). *American Zoologist*. 27: 337-346



## CHAPITRE II

### *Comment la coexistence avec les humains impacte les populations de chevreuils*





1. Impact des activités humaines sur le comportement spatial des chevreuils

**HABITAT USE UNDER PREDATION RISK: HUNTING, ROADS AND HUMAN DWELLINGS INFLUENCE THE SPATIAL BEHAVIOUR OF ROE DEER<sup>†</sup>**

NADEGE BONNOT<sup>1</sup>, NICOLAS MORELLET<sup>1</sup>, HELENE VERHEYDEN<sup>1</sup>, BRUNO CARGNELUTTI<sup>1</sup>,  
BRUNO LOURTET<sup>1</sup>, FRANÇOIS KLEIN<sup>2</sup> & A.J. MARK HEWISON<sup>1</sup>

Eur J Wildl Res  
DOI 10.1007/s10344-012-0665-8

ORIGINAL PAPER

**Habitat use under predation risk: hunting, roads and human dwellings influence the spatial behaviour of roe deer**

Nadège Bonnot • Nicolas Morellet • Hélène Verheyden •  
Bruno Cargnelutti • Bruno Lourtet • François Klein •  
A. J. Mark Hewison

<sup>1</sup> INRA, UR35, CEFS, CS 52627, 31326 Castanet-Tolosan, France

<sup>2</sup> ONCFS, CNERA Cervidés-Sanglier, 55000 Bar-le-Duc, France

<sup>†</sup> Article publié dans *European Journal of Wildlife Research*, vol.59(2) : 185-193.

## **ABSTRACT**

Wildlife populations are subjected to increasing pressure linked to human activities, which introduce multiple stressors. Recently, in addition to direct effects, it has been shown that indirect (non-lethal) effects of predation risk are predominant in many populations. Predation risk is often structured in space and time, generating a heterogeneous “landscape of fear” within which animals can minimize risks by modifying their habitat use. Furthermore, for ungulates, resource quality seems to be positively correlated with human-related sources of risk. We studied the trade-off between access to resources of high-quality and risk-taking by contrasting habitat use of roe deer during daytime with that during nighttime for 94 roe deer in a hunted population. Our first hypothesis was that roe deer should avoid human disturbance by modifying their habitat use during daytime compared to nighttime. Our results supported this, as roe deer mainly used open fields during nighttime, but used more forested habitats during daytime, when human disturbance is higher. Moreover, we found that diel patterns in habitat use were influenced by hunting disturbance. Indeed, the roe deer decreased their use of high-crops during daytime, an important source of cover and food, during the hunting season. The proximity of roads and dwellings also affected habitat use, since roe deer used open fields during daytime to a greater extent when the distance to these sources of disturbance was higher. Hence, our results suggest that roe deer resolve the trade-off between the acquisition of high-quality resources and risk avoidance by modifying their habitat use between day and night.

## **KEYWORDS**

Habitat use • Diel patterns • Hunting • Human disturbance • Predation risk • Roe deer

### INTRODUCTION

In predator-prey interaction, predators affect demography and population dynamics of their prey through direct predation (lethal effects), but also through the modification of the behavioural responses of prey to predators, or risk effects (Brown *et al.* 1999; Preisser *et al.* 2005; Creel and Christianson 2008). Predation risk is generally structured in space and time (Lima and Bednekoff 1999; Sih *et al.* 2000; Creel and Winnie 2005; Valeix *et al.* 2009) and generates a heterogeneous “landscape of fear” (Laundré *et al.* 2001; Searle *et al.* 2008) within which prey may seek to minimize their exposure to risk by modifying their behaviour. Prey can respond in various ways to predation risk: morphological (Dodson 1989; Tollrian and Harvell 1999), physiological (Bakken *et al.* 1999; Rovero *et al.* 1999; Creel *et al.* 2007) or behavioural responses have all been documented. Predation risk affects behaviour by provoking increased vigilance levels (Benhaïem *et al.* 2008; Jayakody *et al.* 2008), altered patterns of foraging, activity, and movement (Verdolin 2006; Ylönen *et al.* 2006; Keuling *et al.* 2008; Webb *et al.* 2011; E. Gottardi, unpublished data), and modifying group size (Lima 1995; Heithaus and Dill 2002; Creel and Winnie 2005) or habitat use (Blumstein and Daniel 2002; Heithaus and Dill 2002; Grignolio *et al.* 2011). However, fundamental activities, such as foraging, are often incompatible with complete avoidance of predator ranges (Lima and Dill 1990). Indeed, any shift from riskier to safer habitats to avoid predation often results in reduced diet quality (Edwards 1983; Hernández and Laundré 2005), with probable fitness consequences. The observed pattern of habitat use, therefore, represents the outcome of the many trade-offs between the costs and benefits associated with occupation of each habitat (Lima and Dill 1990; Kie 1999; Verdolin 2006).

In human-dominated landscapes, agricultural intensification and urbanisation have generated substantial spatial heterogeneity in natural habitats, including increased fragmentation of forest habitat (e.g. Robinson and Sutherland 2002). Concurrently, wild ungulate populations have increased both their density and range across Europe (Apollonio *et al.* 2010; Morellet *et al.* 2011a), often exploiting the high quality food resources provided by agricultural activity (e.g. Kjøstvedt *et al.* 1998; Abbas *et al.* 2011). These processes have lead to a decrease in the availability of refuge habitats (forest) and an increase in disturbance due to the higher proximity of human activities to wildlife (Cole *et al.* 1997; Liu

*et al.* 1999; Munns 2006; Markovchick-Nicholls *et al.* 2008). Indeed, this juxtaposition of human-dominated areas with high-quality habitats increases the probability of contact between humans and wildlife, so increasing the potential for direct lethal effects (hunting, vehicle collisions, predation by dogs, etc.), but also non-lethal disturbance effects, most notably through hunting harassment (e.g. Madsen and Fox 1995; Kilgo *et al.* 1998 ; Béchet *et al.* 2004), the presence of domestic animals (e.g. dogs and livestock) and recreational activities (e.g. Jayakody *et al.* 2008; Stankowich 2008; Webb *et al.* 2011). For example, MacArthur *et al.* (1982) found that heart rates in sheep (*Ovis canadensis*) increase due to human disturbance. Other studies have showed that human disturbance causes an increase in daily movements (in free-ranging bison, *Bos bison*, Fortin and Andruskiw 2003) or a modification of space use and flight distance (mountain gazelle, *Gazella gazelle*, Manor and Saltz 2005). Jayakody *et al.* (2011) also showed that hunting activity and recreational disturbance lead to a modification of the diet composition of red deer (*Cervus elaphus*). Hence, human disturbance can be a source of chronic stress and can affect the survival or reproduction of wildlife (Boyle and Samson 1985; Knight and Gutzwiller 1995; Tarlow and Blumstein 2007). Therefore, disturbance due to human activities can be assimilated to a form of predation risk (Frid and Dill 2002). Because the distribution of resources, refuges and human activities is heterogeneous in space and time, risk and benefits for wild ungulates also vary greatly in relation to landscape heterogeneity. Thus in human-dominated landscapes, the trade-off between resource acquisition and predation/disturbance should also vary in space and time and this may be a key factor in determining the spatial behaviour of wildlife species.

Our general aim was to explore how the trade-off between foraging for nutrient-rich resources and predation and/or disturbance avoidance determines patterns of habitat use by roe deer in relation to landscape heterogeneity. Roe deer populations have increased considerably during the last century, becoming the most abundant cervid across most of Europe and thriving in human-dominated agricultural landscapes (Hewison *et al.* 2001) due to their considerable ecological and behavioural plasticity (Linnell *et al.* 1998; Hewison *et al.* 1998, 2001). While some studies have suggested a certain tolerance of roe deer to human disturbance (Linnell and Andersen 1995), others have shown a clear avoidance of areas associated with a high level of human activity (Hewison *et al.* 2001). These somewhat

contradictory patterns could be due to a difference in the scale considered, highlighting the need to better understand the impact of human activities on roe deer behaviour at both local and landscape levels.

In the landscape of fear, habitat use should differ in relation to variations in perceived risk, notably between daytime and nighttime, and in relation to hunting activity. For example, it is commonly assumed that wild ungulates mainly use open habitats, with higher quality resources, during nighttime and more closed habitats, with less forage but a higher degree of shelter, during daytime, when human disturbance is greater (Larson *et al.* 1978; Beier and McCullough 1990; Mysterud *et al.* 1999a, 1999b; Godvik *et al.* 2009; Náhlik *et al.* 2009; Bjørneraas *et al.* 2011). In this study, we compared the patterns of habitat use between daytime and nighttime of a hunted roe deer population in a human-dominated landscape. We particularly investigated how habitat use patterns were influenced by the time of the day (day versus night), the distance from human infrastructures (dwellings and roads) and the hunting period. We first predicted that roe deer should avoid human disturbance by modifying their habitat use between daytime and nighttime, with a higher use of open forage-rich habitats during nighttime and a higher use of protective forested habitats during daytime. Second, we predicted that roe deer should avoid roads and dwellings, with a higher use of protective forested habitats when in close proximity to roads and dwellings, but to a greater degree during the daytime. And third, we predicted that the differences of habitat use between daytime and nighttime would be more pronounced during the hunting season (higher avoidance of open habitats during daytime and greater use of open habitats during nighttime).

## MATERIALS AND METHODS

### 1. Study site

This study was carried out in a 12,000 ha rural region located in the south-west of France (N 43°17, E 0°53). It is a hilly area (elevation ranging from 260 to 380m) with two large forests (672 and 463 ha) and numerous small forest patches (1265 patches with an average size of  $1.5 \pm 4.0$  ha (mean  $\pm$  SD) that cover 19.3% of the area, maximum area = 50.5

ha). The remainder of the study site consists essentially of meadows for sheep and cattle grazing (37.2%), crops (31.6%) and hedgerows (3.6%). The crops commonly sown are cereals (sorghum, corn, wheat, barley), oilseed (sunflower, soy, rape) and fodder crops (alfalfa, ryegrass).

Human pressure is high, with the human population distributed throughout the study site, in small villages, farms and isolated houses. An extensive road network covers the study site, but no major roads are present. Roe deer hunting occurs on a regular basis from the second week-end of September to the end of January (or February since 2009). During this general open season, drive hunts with dogs are organized. Hunting by stalking is also permitted from the 1<sup>st</sup> June to the end of the general hunting season, but actually roe deer are mainly stalked during the rutting period (July-August) for trophy hunting. Hence, the period during which absolutely no hunting was permitted is comprised between February (or March since 2009) and May. The roe deer density was estimated by capture-mark-visual recapture (Hewison *et al.* 2007) to average 9.3 deer/100 ha in the mixed landscape of open habitats and small woodland patches over the study period.

## **2. Data collection**

### **2.1. Roe deer capture and telemetry**

From 2003 to 2010, roe deer were caught during winter (from November to March) using drive netting. Roe deer capture and marking procedures were approved by the French administration, taking into consideration the animals' welfare according to the French law. Once a roe deer was caught, we removed the animal from the net and transferred it to a wooden retention box providing darkness and ventilation, but a minimum of space to minimize injuries and limit stress. Most of the animals caught after 2008 were tranquilized with an intra-muscular injection of acepromazine (calmivet 3cc).

Each of the 281 caught individuals was weighed (with an electronic balance to the nearest 0.1 kg), sexed and aged (in three age classes: juveniles, less than one year-old, yearling, between one and two years old and adults). Each individual was marked with two plastic ear tags and some of them (210 individuals) were equipped with a GPS collar (12 channel Lotek 3300 GPS) before being released on site. Collars were programmed to obtain the location of the roe deer with a schedule of one GPS fix every four hours (at 04:00, 08:00,

12:00, 16:00, 20:00 and 00:00 h for the first two years, i.e. 2003 and 2004) or every six hours (at 06:00, 12:00, 18:00 and 00:00 h for the following years). We performed differential correction in order to improve fix accuracy (Adrados *et al.* 2003).

Because the aim of our study was to show how habitat use of roe deer differs between day and night in relation to human disturbance and, in particular, hunting, we focused on roe deer habitat use during two short periods during autumn (September-October). That is, we considered a period of three weeks with drive hunting (“open season”, beginning two weeks after the start of the general hunting season in the second week-end of September) and a period of three weeks during which only hunting by stalking was permitted (just prior to the start of the hunting season). Because hunting by stalking is far less disturbing than hunting with dogs (Grignolio *et al.* 2011), we considered this latter period as the “closed season”. We did not, however, include a comparison with habitat use during the strict no hunting period (March to May), as this would involve too many confounding modifications regarding the biological life cycle of roe deer (males become territorial in March and females give birth in May) and the resources available.

For each animal, we used two GPS fixes per day: at 12:00 h to characterize daytime habitat use and at 00:00 h to characterize nighttime habitat use. For the analysis, we removed fixes for which the location was obviously aberrant, individuals for which the GPS monitoring stopped before the end of the open season and individuals with too great a difference in the number of fixes between daytime and nighttime (so that the absolute difference in the number of fixes between daytime and nighttime was never higher than 60% of the maximum number of fixes). Because our aim was to explore the contrast in habitat use between daytime and nighttime, we also removed “forest individuals” (those which spent more than 75% of their time in woodland) as, by definition, there was no contrast in their habitat use between day and night at the landscape scale. As a result, for the analysis of habitat use patterns, we used the GPS fixes of 94 roe deer with an average of  $67.7 \pm 7.8$  fixes (mean  $\pm$  sd) per individual (out of a possible 84 fixes during the six weeks analysed).

## 2.2. Habitat types

Habitats were split into five categories: woodland, hedgerows, meadows, crops and high-crops (see Morellet *et al.* 2011b, for more details on the GIS data processing). The “crops” category was composed of wheat (*Triticum sp.*), oat (*Avena sativa*), soybean (*Glycine max*), rape (*Brassica napus*), lucerne (*Medicago sativa*), rye (*Secale cereale*), rye-grass (*Lolium perenne*) and clover (*Trifolium sp.*). “High-crops” consisted of crops for which the height during September-October was greater than a standing roe deer, in particular, sorghum (*Sorghum bicolor*), corn (*Zea mays*) and sunflower (*Helianthus annuus*). Because sunflowers are harvested during September, we considered them as “high-crops” for the first period (closed season) and as “crops” for the second period (open season). All other habitats that were rarely, if ever, used by roe deer (such as roads, houses, water...) were not considered as a habitat type per se.

To analyse the effect of the proximity to roads and human dwellings on roe deer habitat use, we measured the distances from each fix location to the nearest road and to the nearest human dwelling (with ArcGIS 10; ESRI software, Redlands, California, USA). In these analyses, we included all national and local roads (but not trails, even those potentially used by vehicles) and all human dwellings such as houses, farms, outbuildings and yards surrounding a house (only enclosed yards).

## 3. Statistical analyses

Habitat selection is often analysed using logistic regression in the context of Resource Selection Functions (Manly *et al.* 2002). The use of logistic regression allows the evaluation of resource use in comparison to availability at a given scale (home-range, study site ...). In this study, we decided to analyse daytime and nighttime habitat use with a generalized linear mixed model with a logit link, with the time of day (day *versus* night) as the dependent variable, habitat type as an explanatory factor and the roe deer’s identity as a random factor. Contrary to previous habitat selection studies which have contrasted the use of the different habitats versus their availability, our method is not affected by habitat availability. That is, we supposed that habitat availability does not change over the course of a day, and so we analysed the choices of individuals in terms of their habitat use during daytime *versus*

nighttime. More precisely, our method consists of estimating the probability of using any given habitat during the daytime in comparison to its use during nighttime. In this case, the null hypothesis is that there is no difference in habitat use between daytime and nighttime such that the probability of using each habitat type during daytime does not differ from 0.5. For example, if an individual spends all its time in a given habitat (e.g. 84 fixes in crops), there would, by construction, be no difference between daytime and nighttime use of this habitat (42 fixes in crops during daytime and 42 fixes in crops during nighttime; probability of using crops during daytime = 0.5), as half of the fixes are taken at midday and half at midnight for each individual. Equally, if an individual spends all its daytime in a given habitat (e.g. 42 fixes in woodlands) and all its nighttime in another habitat (e.g. 42 fixes in meadows), then the daytime probability of using woodland would be 1 and the daytime probability of using meadows would be 0.

We predicted that roe deer should modify their habitat use between daytime and nighttime, with a higher proportion of time spent in woodland during daytime and a higher proportion of time spent in open habitats (meadows and crops) during nighttime. Moreover, we expected that this day-night difference in habitat use would depend on the proximity of roads and dwellings and would be more marked during the hunting period. Sex and age could also influence how roe deer modified their habitat use in relation to human disturbance. Therefore the generalized linear mixed models included the fixed effect of habitat type (five modalities: woodland, meadow, crop, high-crop and hedgerow), distance to the nearest road (continuous), distance to the nearest human dwelling (continuous), hunting season (two modalities: closed and open season) and sex and age ("sex-age") as a single variable. Because individuals monitored during autumn had aged by 8 months since winter capture (juvenile, yearling, adult), the sex-age variable comprised six modalities: adult females, adult males, sub-adult females, sub-adult males, yearling females, yearling males. The distance to the nearest road and distance to the nearest human dwelling were standardised to avoid false convergence errors. Because it does not make biological sense to analyse the effect of hunting, distance to roads, distance to human dwellings or sex-age on the time of day (day *versus* night) without considering the habitat, we considered these variables only in interaction with habitat type (two-way interactions between habitat type and the four other variables). We included two three-way interactions between habitat type, hunting season and distance to roads and between habitat type, hunting season and

distance to human dwellings, because we expected that the effect of the distance to roads or human dwellings on roe deer habitat use would differ between the open and closed seasons. We also expected that the effect of hunting, distance to roads and distance to human dwellings on roe deer habitat use would differ between sex-age classes, thus we tested the three three-way interactions between habitat type, hunting season and sex-age, between habitat type, distance to roads and sex-age and between habitat type, distance to human dwellings and sex-age. We also considered the model describing a common pattern of habitat use in the open and closed seasons, and with no effect of the distance to roads or human dwellings (model containing the factor habitat type only). Finally, we compared the above models with the constant model. The estimates of variance components were calculated with the maximum likelihood method. We used the second order Akaike's Information Criterion (AICc, AIC corrected for small sample size; Burnham and Anderson 1998) and Akaike weights to select the model with the most support among an a priori set of 34 candidate models (Table 1). The model with the lowest AICc value reflects the best compromise between precision and complexity. All generalized linear mixed models were fitted using the 'lmer' function in the library 'lme4' (Bates *et al.* 2011) implemented in R software version 2.12.1 (R Development Core Team 2010). We used the 'aictab' function in the library 'AICcmodavg' (Mazerolle 2011) to perform model selection.

## RESULTS

The model with the highest support (Table 1) contained the two-way interactions between distance to human dwellings and habitat type, between distance to roads and habitat type, between hunting season and habitat type and between sex and age (sex-age) and habitat type (AICc weight=0.55,  $\Delta$ AICc to best model=0.00,  $\Delta$ AICc to constant model=2039.31).

The roe deer exhibited very different patterns of habitat use during daytime and nighttime (Fig.1). As predicted, the dominant pattern was for higher use of woodlands during daytime (probability estimates >0.5) (Fig.2), with less use of crops and meadows (probability estimates <0.5), and, reciprocally, higher use of crops and meadows, but lower use of woodlands, during nighttime.

**Table 1**

| Models                                                                                                                                        | AICc (K)            | $\Delta AICc (w_i)$ |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------|---------------------|
| <b>Hunting <sup>x</sup> Habitat + House_distance <sup>x</sup> Habitat + Road_distance <sup>x</sup> Habitat + Sex-age <sup>x</sup> Habitat</b> | <b>6696.48 (46)</b> | <b>0.00 (0.55)</b>  |
| Hunting <sup>x</sup> Road_distance <sup>x</sup> Habitat + Sex-age <sup>x</sup> Habitat + House_distance <sup>x</sup> Habitat                  | 6698.28 (51)        | 1.81 (0.22)         |
| Hunting <sup>x</sup> House_distance <sup>x</sup> Habitat + Sex-age <sup>x</sup> Habitat + Road_distance <sup>x</sup> Habitat                  | 6699.63 (51)        | 3.15 (0.11)         |
| Sex-age <sup>x</sup> Hunting <sup>x</sup> Habitat + House_distance <sup>x</sup> Habitat + Road_distance <sup>x</sup> Habitat                  | 6701.25 (71)        | 4.78 (0.05)         |
| Constant                                                                                                                                      | 8735.79 (2)         | 2039.31 (0.00)      |

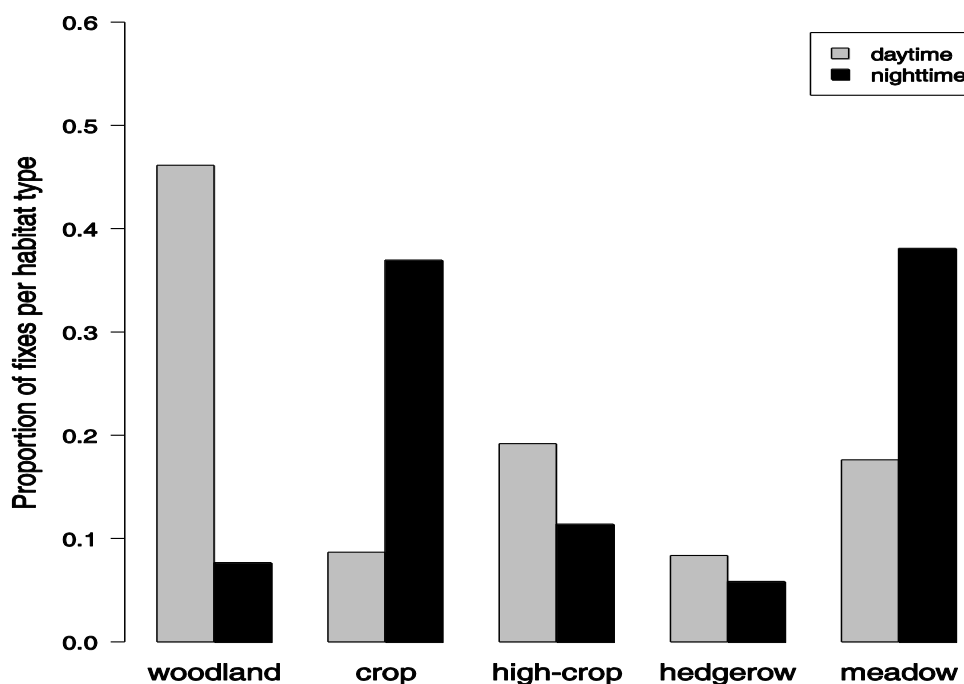
**Table 1** Summary of candidate general linear mixed models for investigating daytime (*versus* nighttime) habitat use for 94 roe deer, including the roe deer's identity as a random factor. The effects of hunting season (closed *versus* open), standardized distance to roads (Road\_distance), standardized distance to human dwellings (House\_distance) and sex-age (Sex\_age, six modalities) were included in the four two-way interactions with habitat type (five modalities) and in five three-way interactions (habitat type, hunting season and standardized distance to human dwellings - habitat type, hunting season and standardized distance to roads - habitat type, hunting season and sex-age - habitat type, standardized distance to roads and sex-age - habitat type, standardized distance to human dwellings and sex-age). Concerning the models, main effects appearing within an interaction term were also included as main terms in the models. AICc is the value of the corrected Akaike's Information Criterion and K is the number of estimated parameters for each model. The ranking of the models is based on differences in the corrected Akaike's Information Criterion ( $\Delta AICc$ ) and Akaike weights ( $w_i$ ). The best model is given in bold. Except for the constant model, models with little support ( $w_i < 0.05$ ) are not shown.

High-crops, which provide both shelter and food resources, were used proportionately more during daytime, at least during the closed season (Fig.2, grey circles). However, high-crops during the open season (Fig.2, black circles) and hedgerows were used to a similar degree during daytime and nighttime (probability estimates  $\approx 0.5$ ). Thus, the roe deer modified their habitat use in response to hunting by decreasing their use of high-crops during daytime. The average distance of a GPS fix to the nearest human dwelling was 224 m (range: 1.8 to 995.8 m) and the average distance to the nearest road was 247 m (range: 0.2 to 818.1 m). With increasing distance to human dwellings and roads (Fig.3 and Fig.4), roe deer showed an increase in the daytime use of open habitats (meadows and crops). The daytime use of high-crops was also greater with increasing distance to roads (Fig.4). Whereas the daytime use of woodlands decreased with increasing distance to human dwellings, the use of hedgerows increased (Fig.3). In contrast, the daytime use of woodlands and hedgerows did not vary with the distance to roads (Fig.4).

Of the 94 roe deer used to generate model, there were 35 adult females, 23 adult males, 7 sub-adult females, 4 sub-adult males, 15 yearling females and 10 yearling males. There was no clear pattern of daytime habitat use in relation to roe deer sex and age (Online Resource 1) although yearling females tended to use open habitats less and woodlands more during daytime compared to yearling males and adults or sub-adults, while sub-adult males used meadows less but hedgerows and crops more during daytime.

## DISCUSSION

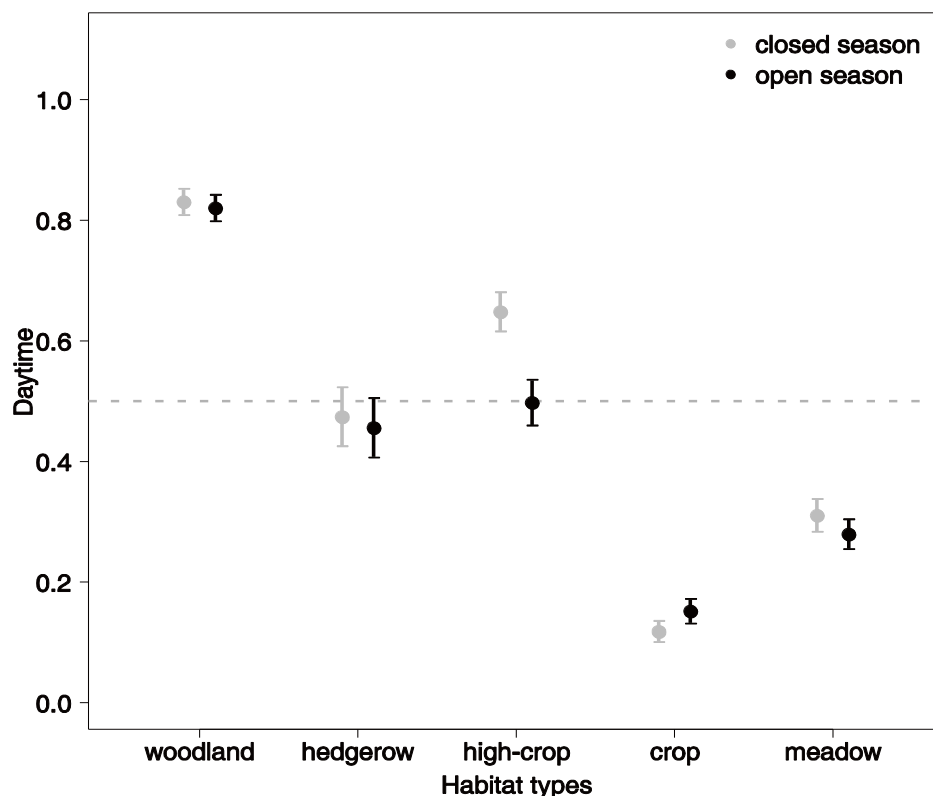
Despite the fact that humans have eliminated large carnivores over much of their range, large herbivores may still be sensitive to predation risk related to human activities, in particular, hunting, but also other forms of disturbance (Madsen and Fox 1995; Frid and Dill 2002). In this paper, we identified patterns of roe deer habitat use which were constrained by human activities at a daily temporal scale.



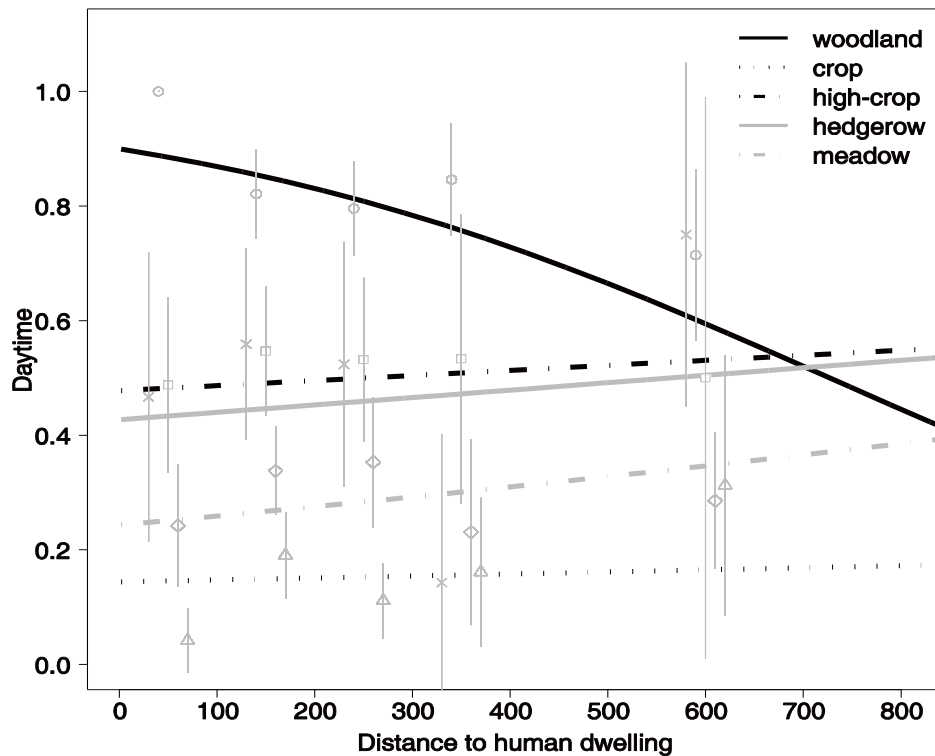
**Figure 1:** Observed proportion of GPS fixes for each habitat type during daytime (grey) and nighttime (black).

In agreement with our first prediction, we found that roe deer habitat use was markedly different between daytime and nighttime, with a higher use of protective forested habitats during daytime and a higher use of open forage-rich habitats during nighttime (Fig.1 and Fig.2). Although nocturnal activity of roe deer is globally higher than diurnal activity, they are habitually active throughout the day (Cederlund 1981; Jeppesen 1989) as their rumination cycles are relatively short (Duncan *et al.* 1998). Hence, the disproportionately high use of protective woodlands during the day is likely a consequence of the avoidance of

human disturbance as part of an anti-predator strategy (Cimino and Lovari 2003). Indeed, diurnal human activities can provoke a greater use of disturbed sites during the night (McLellan and Shackelton 1988; Hayes and Krausman 1993; Kilgo *et al.* 1998). Combining GPS data with activity data from motion sensors would be a useful next approach to differentiate the effects of disturbance from those imposed by the roe deer's natural activity rhythms for determining differences in habitat use between day and night.



**Figure 2:** Estimated daytime *versus* nighttime habitat use probabilities of roe deer as generated by the best model, for the five habitat types (woodlands, hedgerows, high-crops, crops and meadows) and for the two hunting seasons (closed, in grey and open, in black). For example, fixes located in woodland had an 80% probability of being sampled during daytime (versus 20% of fixes located in woodland sampled during nighttime), during the open or closed season. The dashed line represents a level of use that is identical between daytime and nighttime ( $p=0.5$ , null hypothesis) and bars represent the standard errors.



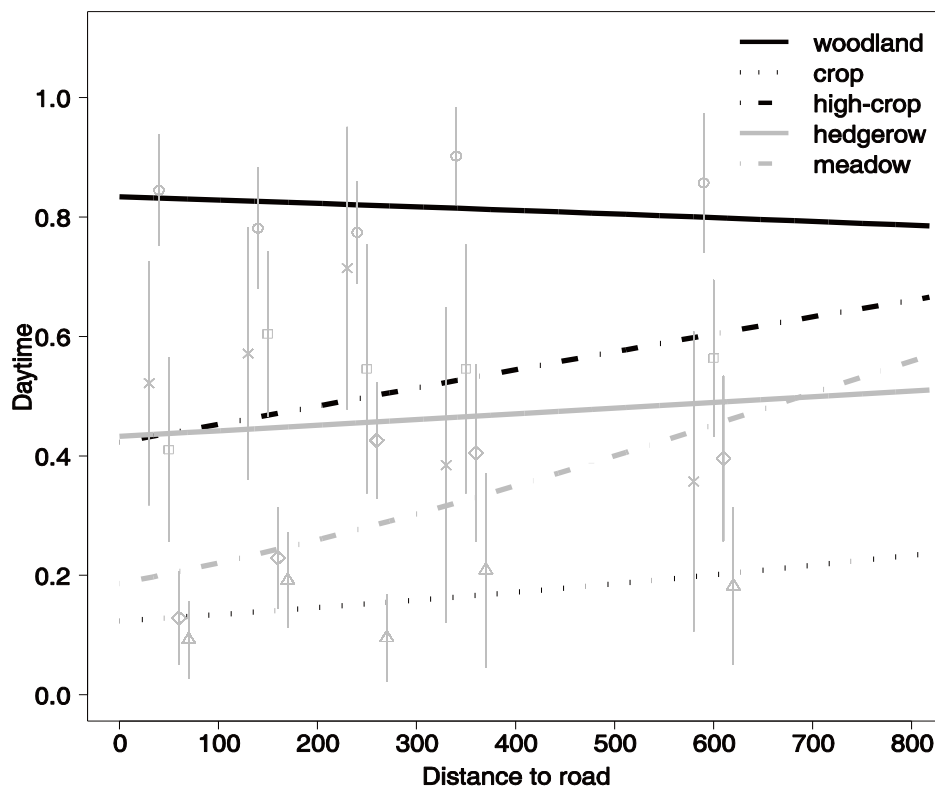
**Figure 3:** Estimated daytime versus nighttime habitat use probabilities of roe deer as generated by the best model, in relation to the distance to human dwellings for the five habitat types (woodland, hedgerow, high-crop, crop and meadow). For example, fixes located in woodland at less than 100 meters away from human dwellings had a 90% probability of being sampled during daytime, whereas the probability of being in woodland at more than 600 meters away from human dwellings decreased around 70%. Each symbol represents the probability of being in each habitat during daytime (woodland (○), crop (□), high-crop (Δ), hedgerow (x) and meadow (◇)) for several categories of distance (0-100m, 100-200m, 200-300m, 300-400m and >400m). These probabilities are plotted with their confidence intervals at 95%.

Our hypothesis that roe deer modify their habitat use between daytime and nighttime because of human disturbance is also supported by the fact that the use of open fields during the day decreased with increasing proximity to human dwellings and roads (Fig.3 and Fig.4), which supports our second prediction. That is, roe deer tended to use less open habitats during the day to a greater extent when in close proximity to sources of human disturbance and to a lesser extent when sufficiently far away from those sources. These results are coherent with previous studies which found that the proximity to potential disturbance sources, such as roads and human dwellings, modifies the spatial behaviour of cervids (Kjøstvedt *et al.* 1998; Myrsterud *et al.* 1999b; Coulon *et al.* 2008; Jiang *et al.* 2008;

Webb *et al.* 2011). Reciprocally, the proximity to human dwellings had the opposite effect on the probability that roe deer used woodland during the day. That is, the probability of a roe deer using woodland during the day increased with increasing proximity to human dwellings (Fig.3). This indicates that roe deer are able to tolerate high proximity to settlements by remaining within protective forested habitat during the day. However, proximity to roads did not modify the daytime use of woodlands in the same way (Fig.4). Although somewhat surprising at first, this result is coherent with a previous study on the same study site which found that the avoidance of roads was not influenced by woodland proximity (Coulon *et al.* 2008). As roe deer tended to avoid roads across all landscape contexts (Coulon *et al.* 2008), our results hence indicate that the effect of roads can be modified by the immediate environment and suggest that roads represent an important constraint in determining how roe deer use heterogeneous landscapes during daytime and nighttime.

In support of our third prediction, the onset of the hunting season modified roe deer habitat use to some extent. Roe deer responded to the risk of being shot and/or hunting disturbance by decreasing their daytime use of high-crops (Fig.2), which provide both shelter and food resources during the closed season, but which are regularly beaten by hunters with dogs during the open season. This result supports our prediction that roe deer modify their habitat use in response to hunting activity by concentrating their use of open forage-rich habitats during the night. However, this pattern was not observed for the use of low crops. Rather, the daytime use of low crops increased slightly during the open season compared to closed season (Fig.2), but for sub-adult and adult males only (results not shown). Because low crops fields may provide high-quality resources for roe deer during this period (with seeds and shoots present in high-quantity in the stubble of harvested fields) we speculate that this pattern could be explained by the need for male roe deer to access to high-quality resources just after the rutting period. Moreover, the use of woodlands during the day was not higher during the open season compared to the closed season, contrary to our expectation. Although the onset of the hunting season did not provoke a modification in the proportion of time roe deer spent in woodlands during daytime compared to nighttime, the roe deer did tend to spend globally more time in woodlands during the open season irrespective of the time of the day (closed season: 6.8% of the nighttime locations and 41.6% of the daytime locations were in woodlands; open season: 8.1% of the nighttime locations

and 50.5% of the daytime locations were in woodlands). This result is coherent with previous studies on ungulates which found an increase in the use of closed habitats during the hunting season, presumably to reduce vulnerability to hunting (Hayes and Krausman 1993). Indeed, hunting has been shown to modify spatial behaviour of wild animals in several ways, including home-range shifts (Vercauteren and Hygnstrom 1998), a change of resting site location (Scillitani *et al.* 2010; Saïd *et al.* 2012), and an increase in nocturnal activity (Kilgo *et al.* 1998; Náhlik *et al.* 2009).



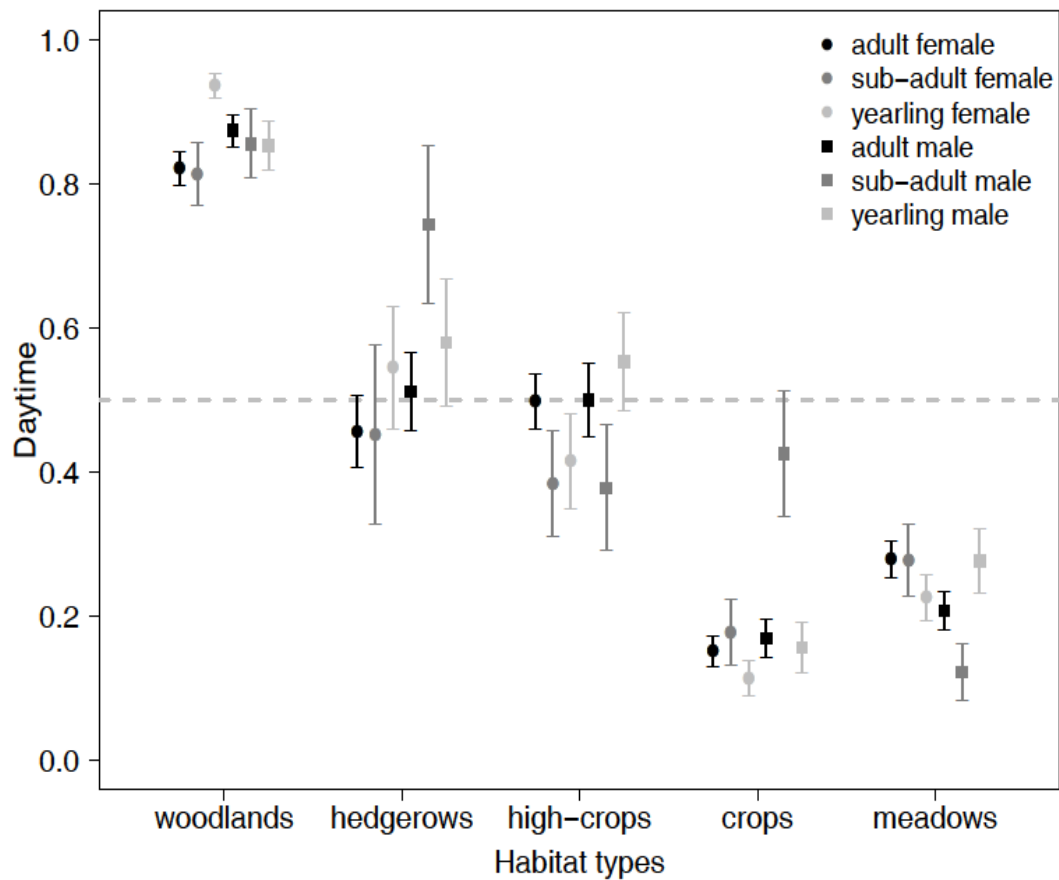
**Figure 4:** Estimated daytime *versus* nighttime habitat use probabilities of roe deer as generated by the best model, in relation to the distance to roads for the five habitat types (woodland, hedgerow, high-crop, crop and meadow). For example, fixes located in crops at less than 100 meters away from roads had a 20% probability of being sampled during daytime, whereas the probability of being in crops during daytime at more than 600 meters away from roads increased around 50%. Each symbol represents the probability of being in each habitat during daytime (woodland (o), crop (□), high-crop (Δ), hedgerow (x) and meadow (◇)) for several categories of distance (0-100m, 100-200m, 200-300m, 300-400m and >400m). These probabilities are plotted with their confidence intervals at 95%.

In human-dominated landscapes, the fragmentation of habitats increases the proximity and accessibility of humans to natural areas and hence increases wildlife-human conflicts. In our study, we demonstrated that roe deer are able to thrive in highly human-dominated landscapes by modifying their spatial behaviour. Indeed, roe deer resolve the trade-off between the acquisition of high-quality resources and risk avoidance by adapting their habitat use between day and night. Such modification in habitat use can affect the diet composition and phenotypic quality of individuals (e.g. Jayakody *et al.* 2011, on red deer). In this study, we were not able to determine whether the roe deer underwent any change of diet composition and quality. However, Benhaïem *et al.* (2008) showed, on the same study site, that the selection of feeding sites was altered by hunting, as the roe deer no longer selected feeding sites on the basis of food availability, and that vigilance levels were higher during the hunting season. Hence, foraging in the landscape of fear can have potentially important implications for animal survival, growth and reproduction and, hence, knock-on effects at the population level.

## **ACKNOWLEDGMENTS**

We would like to thank the local hunting associations, the Fédération Départementale des Chasseurs de la Haute-Garonne for allowing us to work in the Comminges, as well as all co-workers and volunteers for help collecting data. We also thank two anonymous referees for giving helpful comments on a previous version of this paper.

## APPENDIX



**Appendix 1:** Estimated daytime *versus* nighttime habitat use probabilities of roe deer as generated by the best model for the six sex-age modalities (adult females, adult males, sub-adult females, sub-adult males, yearling females and yearling males) and for the five habitat types (woodland, hedgerow, high-crop, crop and meadow). For example, fixes located in woodland had a probability superior than 80% of being sampled during daytime (versus 20% of fixes located in woodland sampled during nighttime) for all sex-age categories. The dashed line represents a level of use that is identical between daytime and nighttime ( $p=0.5$ , null hypothesis) and bars represent the standard errors.

## REFERENCES

- Abbas F, Morellet N, Hewison AJM, Merlet J, Cargnelutti B, Lourtet B, Angibault J-M, Daufresne T, Aulagnier S, Verheyden H (2011) Landscape fragmentation generates spatial variation of diet composition and quality in a generalist herbivore. *Oecologia* 167:401-411
- Adrados C, Verheyden-Tixier H, Cargnelutti B, Pépin D, Janeau G (2003) GPS approach to study fine-scale site use by wild red deer during active and inactive behaviors. *Wildl Soc Bull* 31:544-552
- Andersen R, Duncan P, Linnell JDC (1998) The European roe deer: the biology of success. Scandinavian University Press, Oslo, Norway
- Apollonio M, Andersen R, Putman RJ (2010) Present status and future challenges for European ungulate management. In: Apollonio M, Andersen R, Putman R (ed) *European Ungulates and Their Management in the 21<sup>st</sup> Century*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp 578–604
- Bakken M, Moe RO, Smith AJ, Selle G-ME (1999) Effects of environmental stressors on deep body temperature and activity levels in silver fox vixens (*Vulpes vulpes*). *Appl Anim Behav Sci* 64:141-151
- Bates D, Maechler M, Bolker B (2011) Lme4: Linear mixed-effects models using S4 classes. R package version 0.999375-41
- Béchet A, Giroux J-F, Gauthier G (2004) The effects of disturbance on behaviour, habitat use and energy of spring staging snow geese. *J Appl Ecol* 41:689-700
- Beier P, McCullough DR (1990) Factors influencing white-tailed deer activity patterns and habitat use. *Wildl Monogr* 109:3-51
- Benhaïem S, Delon M, Lourtet B, Cargnelutti B, Aulagnier S, Hewison AJM, Morellet N, Verheyden H (2008) Hunting increases vigilance levels in roe deer and modifies feeding site selection. *Anim Behav* 76:611-618

Bjørneraas K, Solberg EJ, Herfindal I, Van Moorter B, Rolandsen CM, Tremblay J-P, Skarpe C, Saether B-E, Eriksen R, Astrup R (2011) Moose *Alces alces* habitat use at multiple temporal scales in a human-altered landscape. *Wildl Biol* 17:44-54

Blumstein DT, Daniel JC (2002) Isolation from mammalian predators differentially affects two congeners. *Behav Ecol* 13:657-663

Boyle SA, Samson FB (1985) Effects of non-consumptive recreation on wildlife: A review. *Wildl Soc Bull* 13:110-116

Brown JS, Laundré JW, Gurung M (1999) The Ecology of fear: optimal foraging, game theory, and trophic interactions. *J Mammal* 80:385-399

Burnham KP, Anderson DR (1998) Model selection and inference: A practical information-theoretic approach. Springer-Verlag, New-York, New-York, USA

Cederlund G (1981) Daily and seasonal activity pattern of roe deer in a boreal habitat. *Swedish Wildl Res* 11:315-347

Cimino L, Lovari S (2003) The effects of food or cover removal on spacing patterns and habitat use in roe deer (*Capreolus capreolus*). *J Zool* 261:299-305

Cole EK, Pope MD, Anthony RG (1997) Effects of road management on movement and survival of Roosevelt elk. *J Wildl Manag* 61:1115-1126

Coulon A, Morellet N, Goulard M, Cargnelutti B, Angibault J-M, Hewison AJM (2008) Inferring the effects of landscape structure on roe deer (*Capreolus capreolus*) movements using a step selection function. *Landsc Ecol* 23:603-614

Creel S, Christianson D (2008) Relationships between direct predation and risk effects. *Trends Ecol Evol* 23:194-201

Creel S, Christianson D, Liley S, Winnie Jr JA (2007) Predation risk affects reproductive physiology and demography of elk. *Sci* 315:960

Creel S, Winnie Jr JA (2005) Responses of elk herd size to fine-scale spatial and temporal variation in the risk of predation by wolves. *Anim Behav* 69:1181–1189

Dodson S (1989) Predator-induced reaction norms. Cyclic changes in shape and size can be protective. *BioSci* 39:447-452

Duncan P, Tixier H, Hofmann RR, Lechner-Doll M (1998) Feeding strategies and digestive physiology. In: Andersen R, Duncan P, Linnell JDC (ed) *The European roe deer: the biology of success*. Scandinavian University Press, Oslo, Norway, pp 91-116

Edwards J (1983) Diet shifts in moose due to predator avoidance. *Oecologia* 60:185-189

Fortin D, Andruskiw M (2003) Behavioral response of free-ranging bison to human disturbance. *Wildl Soc Bull* 31:804-813

Frid A, Dill L (2002) Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conserv Ecol* 6(1):11

Godvik I, Loe LE, Vik J, Veiberg V, Langvatn R, Mysterud A (2009) Temporal scales, trade-offs, and functional responses in red deer habitat selection. *Ecol* 90:699-710

Grignolio S, Merli E, Bongi P, Ciuti S, Apollonio M (2011) Effects of hunting with hounds on a non-target species living on the edge of a protected area. *Biol Conserv* 144:641-649

Hayes CL, Krausman PR (1993) Nocturnal activity of female desert mule deer. *J Wildl Manag* 57:897-904

Heithaus MR, Dill LM (2002) Food availability and tiger shark predation risk influence bottlenose dolphin habitat use. *Ecol* 83:480-491

Hernández L, Laundré JW (2005) Foraging in the 'landscape of fear' and its implications for habitat use and diet quality of elk *Cervus elaphus* and bison *Bison bison*. *Wildl Biol* 11:215-220

Hewison AJM, Angibault J-M, Cargnelutti B, Coulon A, Rames J-L, Serrano E, Verheyden H, Morellet N (2007) Using radio-tracking and direct observation to estimate roe deer *Capreolus capreolus* density in a fragmented landscape: a pilot study. *Wildl Biol* 13:313-320

Hewison AJM, Vincent JP, Joachim J, Angibault JM, Cargnelutti B, Cibien C (2001) The effects of woodland fragmentation and human activity on roe deer distribution in agricultural landscapes. *Can J Zool* 79:679-689

Hewison AJM, Vincent JP, Reby D (1998) Social organization of European roe deer. In: Andersen R, Duncan P, Linnell JDC (ed) *The European roe deer: the biology of success*. Scandinavian University Press, Oslo, Norway, pp 189-219

Jayakody S, Sibbald AM, Gordon IJ, Lambin X (2008) Red deer *Cervus elaphus* vigilance behavior differs with habitat and type of human disturbance. *Wildl Biol* 14:81-91

Jayakody S, Sibbald AM, Mayes RW, Hooper RJ, Gordon IJ, Lambin X (2011) Effects of human disturbance on the diet composition of wild red deer (*Cervus elaphus*). *Eur J Wildl Res* 57:939-948

Jeppesen JL (1989) Activity patterns of free-ranging roe deer (*Capreolus capreolus*) at Kalø. *Dan Rev of Game Biol* 13:1-32

Jiang G, Zhang M, Ma J (2008) Habitat use and separation between red deer *Cervus elaphus xanthopygus* and roe deer *Capreolus pygargus bedfordi* in relation to human disturbance in the Wandashan Mountains, northeastern China. *Wildl Biol* 14:92-100

Keuling O, Stier N, Roth M (2008) How does hunting influence activity and spatial usage in wild boar *Sus scrofa* L.? *Eur J Wildl Res* 54:729-737

Kie JG (1999) Optimal foraging and risk of predation: effects on behavior and social structure in ungulates. *J Mammal* 80:1114-1129

Kilgo JC, Labisky RF, Fritzen DE (1998) Influences of hunting on the behavior of white-tailed deer: implications for conservation of the Florida panther. *Conserv Biol* 12:1359-1364

Kjøstvedt JH, Myrsterud A, Østbye E (1998) Roe deer *Capreolus capreolus* use of agricultural crops during winter in the Lier valley, Norway. *Wildl Biol* 4:23-31

Knight R, Gutzwiller K (1995) *Wildlife and recreationists: Coexistence through management and research*. Island Press, Washington, DC

Larson TJ, Rongstad OJ, Terbilcox FW (1978) Movement and habitat use of white-tailed deer in Southcentral Wisconsin. *J Wildl Manag* 42:113-117

Laundré JW, Hernandez L, Altendorf KB (2001) Wolves, elk, and bison: reestablishing the "landscape of fear" in Yellowstone National Park, USA. *Can J Zool* 79:1401-1409

Lima SL (1995) Back to the basics of anti-predatory vigilance: the group-size effect. *Anim Behav* 49:11-20

Lima SL, Bednekoff PA (1999) Temporal variation in danger drives antipredator behavior: the predation risk allocation hypothesis. *Am Nat* 153:649-659

Lima SL, Dill LM (1990) Behavioural decisions made under the risk of predation: A review and prospectus. *Can J Zool* 68:619-640

Linnell JDC, Andersen R (1995) Site tenacity in roe deer: short-term effects of logging. *Wildl Soc Bull* 23:31-35

Linnell JDC, Duncan P, Andersen R (1998) The European roe deer: A portrait of a successful species. In: Andersen R, Duncan P, Linnell JDC (ed) *The European roe deer: the biology of success*. Scandinavian University Press, Oslo, Norway, pp 11-22

Liu J, Ouyang Z, Taylor WW, Groop R, Tan Y, Zhang H (1999) A framework for evaluating the effects of human factors on wildlife habitat: the case of giant pandas. *Conserv Biol* 13:1360-1370

MacArthur RA, Geist V, Johnston RH (1982) Cardiac and behavioral responses of mountain sheep to human disturbance. *J Wildl Manag* 46:351-358

Madsen J, Fox AD (1995) Impacts of hunting disturbance on waterbirds - a review. *Wildl Biol* 1:193-207

Manly BFJ, McDonald LL, Thomas DL, McDonald TL, Erickson W (2002) *Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies*, 2nd edn. Kluwer Press, New-York, New-York, USA

Manor R, Saltz D (2005) Effects of human disturbance on use of space and flight distance of mountain gazelles. *J Wildl Manag* 69:1683-1690

Markovchick-Nicholls L, Regan HM, Deutschman DH, Widyanata A, Martin B, Noreke L, Hunt TA (2008) Relationships between human disturbance and wildlife land use in urban habitat fragments. *Conserv Biol* 22: 99-109

Mazerolle MJ (2011) AICcmodavg: Model selection and multimodel inference based on (Q)AIC(c). R package version 1.19

McLellan BN, Shackleton DM (1988) Grizzly bears and resource-extraction industries: effects of roads on behaviour, habitat use and demography. *J Appl Ecol* 25:451-460

Morellet N, Klein F, Solberg E, Andersen R (2011a) The census and management of populations of ungulates in Europe. In: Putman R, Apollonio M, Andersen R (ed) *Ungulate management in Europe: problems and practices*. Cambridge University Press, Cambridge, UK pp 106–143

Morellet N, Van Moorter B, Cargnelutti B, Angibault J-M, Lourtet B, Merlet J, Ladet S, Hewison AJM (2011b) Landscape composition influences roe deer habitat selection at both home-range and landscape scales. *Landscape Ecol* 26:999-1010

Munns WR (2006) Assessing risks to wildlife populations from multiple stressors: Overview of the problem and research needs. *Ecol Soc* 11:23

Mysterud A, Larsen PK, Ims RA, Østbye E (1999a) Habitat selection by roe deer and sheep: does habitat ranking reflect resource availability? *Can J Zool* 77:776-783

Mysterud A, Lian L-B, Hjermann DØ (1999b) Scale-dependent trade-offs in foraging by European roe deer (*Capreolus capreolus*) during winter. *Can J Zool* 77:1486-1493

Náhlik A, Sándor G, Tari T, Király G (2009) Space use and activity patterns of red deer in a highly forested and in a patchy forest-agricultural habitat. *Acta Silv Lign Hung* 5:109-118

Preisser E, Bolnik D, Benard M (2005) Scared to death ? The effects of intimidation and consumption in predator-prey interactions. *Ecol* 86:501-509

R Development Core Team (2010) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0

Robinson RA, Sutherland WJ (2002) Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *J Appl Ecol* 39:157-176

Rovero F, Hughes RN, Chelazzi G (1999) Cardiac and behavioural responses of mussels to risk of predation by dogwhelks. *Anim Behav* 58:707-714

Saïd S, Tolon V, Brandt S, Baubet E (2012) Sex effect on habitat selection in response to hunting disturbance: the study of wild boar. *Eur J Wildl Res* 58:107-115

Scillitani L, Monaco A, Toso S (2010) Do intensive drive hunts affect wild boar (*Sus scrofa*) spatial behaviour in Italy? Some evidences and management implications. *Eur J Wildl Res* 56:307-318

Searle KR, Stokes CJ, Gordon IJ (2008) When foraging and fear meet: Using foraging hierarchies to inform assessments of landscapes of fear. *Behav Ecol* 19:475-482

Sih A, Ziemba R, Harding KC (2000) New insights on how temporal variation in predation risk shapes prey behavior. *Trends Ecol Evol* 15:3-4

Stankowich T (2008) Ungulate flight responses to human disturbance: A review and meta-analysis. *Biol Conserv* 141:2159-2173

Tarlow EM, Blumstein DT (2007) Evaluating methods to quantify anthropogenic stressors on wild animals. *Appl Anim Behav Sci* 102: 429-451

Tollrian R, Harvell CD (1999) The evolution of inducible defenses: current ideas. In: Tollrian R, Harvell CD (ed) *The Ecology and Evolution of Inducible Defenses*. Princeton University Press, Princeton, pp 306-321

Valeix M, Loveridge AJ, Chamaillé-Jammes S, Davidson Z, Murindagomo F, Fritz H, MacDonald DW (2009) Behavioral adjustments of African herbivores to predation risk by lions: Spatiotemporal variations influence habitat use. *Ecol* 90:23-30

Vercauteren KC, Hygnstrom SE (1998) Effects of agricultural activities and hunting on home ranges of female white-tailed deer. *J Wildl Manag* 62:280-285

Verdolin JL (2006) Meta-analysis of foraging and predation risk trade-offs in terrestrial systems. *Behav Ecol Sociobiol* 60:457-464

Webb SL, Dzialak MR, Harju SM, Hayden-Wing LD, Winstead JB (2011) Effects of human activity on space use and movement patterns of female elk. *Wildl Soc Bull* 35:261-269

Ylönen H, Eccard JA, Jokinen I, Sundell J (2006) Is the antipredatory response in behaviour reflected in stress measured in faecal corticosteroids in a small rodent? *Behav Ecol Sociobiol* 60:350-358



**2. Impact des activités humaines sur le comportement alimentaire des chevreuils**

**COMPORTEMENT SPATIAL ET ALIMENTAIRE DANS LE PAYSAGE DE LA PEUR:  
MISE EN EVIDENCE DU COMPROMIS ENTRE RISQUES ET ACQUISITION DES  
RESSOURCES EN UTILISANT LES GIVING UP DENSITIES**

NADEGE BONNOT<sup>1</sup>, HELENE VERHEYDEN<sup>1</sup>, NICOLAS MORELLET<sup>1</sup>, CHLOE MONESTIER<sup>1</sup>, JOËL  
MERLET<sup>1</sup>, NICOLAS CEBE<sup>1</sup>, JEAN-LUC RAMES<sup>1</sup>, BRUNO LOURTET<sup>1</sup>, BRUNO CARGNELUTTI<sup>1</sup>,  
MARIE-LINE MAUBLANC<sup>1</sup>, FRANÇOIS KLEIN<sup>2</sup> & A.J. MARK HEWISON<sup>1</sup>

<sup>1</sup> INRA, UR35, CEFS, CS 52627, 31326 Castanet-Tolosan, France

<sup>2</sup> ONCFS, CNERA Cervidés-Sanglier, 55000 Bar-le-Duc, France

## RESUME

Alors que les populations sauvages sont de plus en plus soumises aux pressions liées aux activités humaines, des études récentes ont montré que les effets non létaux de la prédation et des dérangements peuvent fortement impacter les populations proies, et parfois même outrepasser les effets létaux de la prédation. Les animaux sont souvent confrontés à devoir compromettre l'acquisition de ressources de qualité avec l'évitement du risque de prédation. Ainsi, les stratégies comportementales anti-prédatrices adoptées face à la peur du risque de prédation, peuvent grandement conditionner le comportement alimentaire des proies. Les variations spatiales et temporelles du risque de prédation génèrent un paysage de la peur hétérogène pour les proies et devraient modifier la façon dont les individus résolvent le compromis via leur comportement spatial et alimentaire. Nous avons étudié comment les chevreuils d'une population vivant dans des conditions semi-naturelles compromettent leur alimentation et leur utilisation des habitats ouverts riches en ressources dans le paysage de la peur. Pour cela, nous avons mesurés les « giving-up densities » (GUDs) dans des patchs artificiels de nourriture mis à disposition des chevreuils. Ces GUDs, ainsi que le comportement spatial d'utilisation des habitats fermés et ouverts (*via* des données GPS), ont été utilisés pour estimer le niveau d'appréhension des chevreuils en fonction des variations spatiales et temporelles de l'intensité du risque. Nous avons notamment prédit que l'éloignement au couvert et l'application d'un dérangement anthropique durant la journée devraient intensifier le risque perçu par les chevreuils et donc réduire leur consommation dans les patchs d'alimentation. De même, nous avons supposé que les habitats ouverts seraient moins utilisés lorsque ceux-ci sont dérangés durant la journée. Nos résultats tendent à montrer l'existence d'un paysage de la peur chez le chevreuil, l'utilisation des habitats ouverts risqués étant réduite lorsque le risque est plus important (i.e. durant la journée et lorsque les prairies sont dérangées). La consommation sur les patchs d'alimentation semble également impactée par le niveau de risque, l'éloignement à la lisière affectant parfois de façon importante le comportement alimentaire.

Cependant, les résultats obtenus varient de façon importante entre les deux répétitions de l'expérience durant deux années consécutives et doivent donc être interprétés avec précaution. De plus, une légère variation inter-individuelle a été observée

dans l'utilisation des habitats ouverts de nuit. Cela suggère que la variabilité inter-individuelle peut jouer un rôle dans la façon dont les individus gèrent le compromis entre risques et ressources dans le paysage de la peur. Ces variations observées dans le comportement spatial devraient également être prises en compte dans le comportement alimentaire sur les patches d'alimentation, par des observations visuelles des chevreuils. Les résultats obtenus doivent donc être approfondis afin de déterminer comment le paysage de la peur chez les chevreuils évolue en fonction des variations spatio-temporelles des risques et des ressources disponibles et des caractéristiques individuelles.

### **MOTS CLES :**

Paysage de la peur • GUDs • Comportement alimentaire • Utilisation des patches •  
Dérangement humain • Risque de prédation

## INTRODUCTION

Dans leur processus d'acquisition des ressources, les animaux devraient s'alimenter de façon à maximiser l'apport d'énergie via l'alimentation ou minimiser le temps passé à acquérir une quantité fixe d'énergie (Charnov 1976 ; Pyke *et al.* 1977). Parce que les habitats riches en ressources sont également généralement les habitats les plus risqués (Sih 1980 ; Lima *et al.* 1985), les animaux doivent faire un compromis entre l'acquisition de ressources de bonne qualité, pour obtenir de l'énergie suffisante à leur maintien, leur croissance, leur survie et leur reproduction, et l'évitement du risque de prédation (Sih 1980 ; Krebs 1980 ; Lima & Dill 1990). Dans ce cadre, Brown (1988) décrit le comportement d'exploitation d'un patch d'alimentation que devrait adopter des individus soumis au risque de prédation. Afin de maximiser sa valeur adaptative, un individu devrait quitter un patch d'alimentation à partir du moment où le coût dû au fait de rester dans le patch dépasse le bénéfice obtenu par l'acquisition des ressources. Le coût associé à chaque patch est déterminé par la somme des coûts métaboliques, des opportunités manquées et du risque de prédation. Ainsi, le taux de nourriture consommée sur un patch d'alimentation devrait représenter une mesure des coûts associés à ce patch, tels qu'ils sont perçus par les consommateurs. Ce taux de consommation peut être quantifié par les GUDs (*Giving Up Densities* ; Brown 1988), i.e. la quantité de nourriture restante dans un patch d'alimentation après que le consommateur ait cessé de s'y approvisionner. Les GUDs représentent donc une mesure des coûts relatifs associés à chaque patch d'alimentation.

Alors que l'impact de la prédation est généralement étudié via ses effets directs (létaux) sur la démographie des populations proies, des effets indirects (non-létaux) peuvent également influencer la démographie et la dynamique des populations, *via* l'altération du comportement des proies (Lima 1998 ; Creel & Christianson 2008). En effet, les stratégies anti-prédatrices adoptées pour réduire le risque de prédation peuvent altérer le succès reproducteur (Ruxton & Lima 1997 ; Creel *et al.* 2007), la vulnérabilité des proies à d'autres prédateurs (Losey & Denno 1998 ; Eklov & van Kooten 2001), ou encore leur efficacité alimentaire (Brown *et al.* 1999 ; Morrison 1999 ; Fortin *et al.* 2004) des proies. De nombreux exemples ont ainsi montré que le risque de prédation pouvait modifier les patrons d'activités (Verdolin 2006 ; Keuling *et al.* 2008 ; voir Annexe II), les patrons d'utilisation ou de

sélection des habitats (Heithaus & Dill 2002 ; Hernández & Laundré 2005; Tolon *et al.* 2009 ; Grignolio *et al.* 2011 ; Bonnot *et al.* 2013, chapitre I) ou encore le comportement de vigilance (Lima 1987 ; Frid & Dill 2002 ; Fortin *et al.* 2004 ; Benhaïem *et al.* 2008). Le concept d'« écologie de la peur » intègre ces notions de réponses comportementales des proies face au stress et à la peur engendrés par les prédateurs et les conséquences de ces réponses en termes de reproduction et de survie individuelle (Brown 1999). Ces altérations du comportement peuvent en effet être coûteuses pour les individus, par exemple l'intensification du comportement de vigilance durant une phase d'alimentation peut réduire le taux d'acquisition de ressources alimentaires (Fortin *et al.* 2004). Ainsi, l'intensité du changement des comportements face aux variations spatiales et/ou temporelles du risque de prédation a souvent été utilisée comme un indicateur du risque de prédation perçu par les proies (Lima & Dill 1990). En effet, le risque de prédation est généralement structuré dans l'espace et dans le temps, générant ainsi un « paysage de la peur » hétérogène pour les proies (Laundré *et al.* 2001 ; Altendorf *et al.* 2001). Le paysage de la peur permet d'observer comment la peur peut altérer le comportement spatial d'un animal soumis au risque de prédation, de même que de visualiser la façon dont les individus compromettent leur alimentation au profit de l'évitement du risque de prédation (Laundré *et al.* 2001 ; Searle *et al.* 2008 ; Laundré *et al.* 2010).

Les GUDs représentant une mesure des différents coûts associés à un patch d'alimentation, ils peuvent donc être utilisés pour déterminer le paysage de la peur, à partir du moment où les coûts métaboliques ou dus aux opportunités manquées sont connus ou contrôlés. Les coûts métaboliques sont déterminés par l'énergie dépensée par un animal pour réaliser son activité d'alimentation (Eckert *et al.* 1988), et peuvent être contrôlés en fournissant aux animaux des patches d'alimentation similaires sous des conditions climatiques équivalentes. De plus, lorsqu'un animal exploite un patch d'alimentation, il ne peut s'alimenter sur un autre patch au même moment, ni réaliser d'autres activités potentiellement importantes pour sa valeur adaptative, telles que chercher un partenaire sexuel, se reproduire ou se reposer (« opportunités manquées »). Les coûts liés aux opportunités alimentaires manquées peuvent être contrôlés en fournissant simultanément différents patches d'alimentation aux mêmes animaux. La variation des GUDs en fonction des variations spatiales du risque de prédation permet alors de mesurer le compromis que font

les individus dans leur alimentation pour le risque de prédation (Laundré *et al.* 2001 ; Brown & Kotler 2004). Par exemple, van der Merwe & Brown (2008) ont pu mettre en évidence un paysage de la peur chez les écureuils de terre du Cap (*Xerus inauris*) à l'aide des variations spatiales des GUDs. Ils ont ainsi pu montrer que le paysage de la peur était déterminé par la proximité des terriers des écureuils à des chemins utilisés par l'homme et l'ouverture du paysage.

Du fait de la croissance démographique et géographique des populations humaines et de leurs besoins en énergie et en ressources, la faune sauvage subit une pression anthropique grandissante. En effet, les activités humaines sont la source de nombreuses altérations des habitats naturels, que ce soit par l'introduction de pesticides, l'introduction d'espèces exotiques ou la modification des paysages du fait des activités agricoles et urbaines (Munns 2006). Les activités humaines peuvent fortement impacter la survie et/ou la reproduction des individus et peuvent donc être considérées comme une forme de risque de prédation (Frid & Dill 2002). Les paysages anthropisés sont donc caractérisés par une forte hétérogénéité spatiale des habitats naturels et une importante fragmentation, notamment des habitats forestiers (e.g. Robinson & Sutherland 2002 ; Sotherton 1998 ; Benton *et al.* 2003).

Parallèlement à cela, les espèces d'ongulés sauvages européennes s'accroissent et s'étendent géographiquement (Apollonio *et al.* 2010 ; Morellet *et al.* 2011a), jusqu'à occuper parfois des paysages très diversifiés. C'est le cas notamment des populations de chevreuils, qui ont colonisé ces dernières décennies des habitats variés et notamment des paysages dominés par l'homme (Danilkin & Hewison 1996 ; Linnell *et al.* 1998), dans lesquels ils exploitent les ressources de qualité fournies par les parcelles cultivées (Duncan *et al.* 1998 ; Hewison *et al.* 2009 ; Abbas *et al.* 2011). La cohabitation entre les populations humaines et de chevreuils augmente donc l'exposition de ces derniers aux risques de prédation et de dérangements dus aux activités humaines. Les chevreuils doivent alors faire des compromis dans leur comportement spatial, entre l'utilisation de milieux agricoles riches en ressources mais plus soumis au risque de prédation et de dérangements anthropiques, et l'utilisation d'habitats forestiers plus protecteurs mais également plus pauvres en termes de ressources. Du fait que le chevreuil soit un « income breeder » avec une faible masse corporelle (plus petit cervidé européen), ses besoins journaliers en énergie et en nutriments sont importants

(Andersen *et al.* 1998, 2000). Ainsi, les populations de chevreuils devraient être particulièrement sensibles au risque de prédation pouvant affecter son alimentation. Diverses études ont montré l'impact des activités humaines sur le comportement spatial des chevreuils (Hewison *et al.* 2001 ; Cimino & Lovari 2003 ; Benhaïem *et al.* 2008 ; Coulon *et al.* 2008 ; Jiang *et al.* 2009 ; voir chapitre I & II.1).

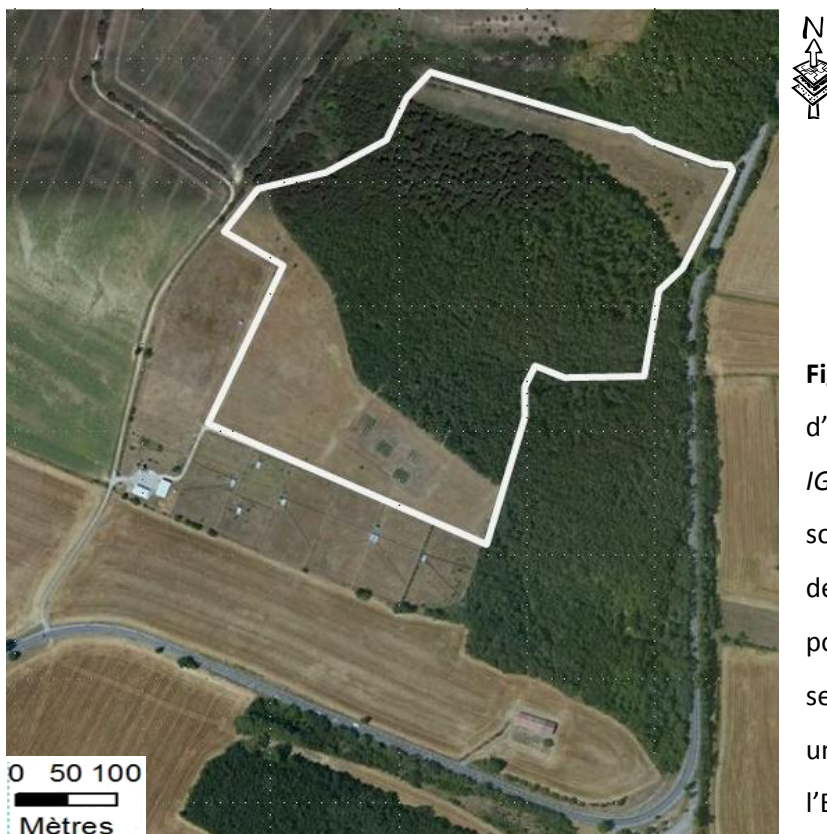
Dans notre étude nous nous sommes intéressés à la façon dont les individus résolvent le compromis entre risque et acquisition des ressources pour des niveaux variables de risque dans l'espace et dans le temps. Afin de tester l'effet des variations spatio-temporelles sur la façon dont les individus gèrent le compromis entre l'acquisition des ressources et l'évitement des risques, nous avons utilisé les GUDs, en fournissant des patches artificiels de nourriture à une population de chevreuils vivant dans des conditions semi-naturelles. La quantité de nourriture restante dans les divers patches d'alimentation, répartis selon une grille, nous permet de déterminer l'effort d'alimentation fourni par les individus pour l'exploitation de chaque patch. La population étant également suivie à l'aide de colliers GPS, les patrons d'utilisation des habitats peuvent être comparés aux comportements alimentaires des chevreuils dans leur exploitation des patches d'alimentation.

En alternant des périodes avec ou sans perturbation anthropique, nous pouvons voir comment l'intensification du risque de prédation altère les patrons d'alimentation observés dans les patches alimentaires. Ainsi, nous nous attendons à observer une variation spatiale de l'effort d'alimentation, avec des GUDs plus élevés à mesure que les patches d'alimentation sont éloignés de l'habitat forestier refuge (i.e. plus de nourriture restante et donc moins d'effort fourni pour l'exploitation des patches éloignés). De même, nous supposons que l'intensification du risque de prédation, générée par les dérangements anthropiques provoqués durant la journée, affecte à la fois le comportement spatial et alimentaire des chevreuils, par une diminution de l'utilisation des milieux ouverts plus risqués par rapport au couvert forestier et une réduction de l'effort d'alimentation dans les patches artificiels (i.e. GUDs plus élevés).

## MATERIELS ET METHODES

### 1. Site d'étude

La population de chevreuils étudiée est une population en semi-liberté située dans un enclos de l'INRA à Gardouch (Haute-Garonne ; Fig. 1). Elle est composée de 11 chevreuils en 2011 (4 femelles adultes, 3 mâles adultes et 4 juvéniles) et de 15 chevreuils en 2012 (4 femelles adultes, 3 mâles adultes et 8 juvéniles) répartis dans cet enclos de 14,2 ha, dont 8,9 ha de bois entouré de deux prairies de 1,4 et 3,9 ha, respectivement au Nord et au Sud du bois (Fig.1). Le bois est majoritairement composé de chênes (*Quercus pubescens*). D'autres espèces plus rares sont également présentes, telles que l'érable champêtre (*Acer campestre*), l'alisier des bois (*Sorbus torminalis*), l'aubépine monogyne (*Crataegus monogyna*), l'épine noire (*Prunus spinosa*), l'égantier des chiens (*Rosa canina*), le cornouiller sanguin (*Cornus sanguine*), et la viorne lantane (*Viburnum lantana*). Le sous-bois est dominé par du lierre rampant (*Hedera helix*), des ronces (*Rubus sp.*), du troène commun (*Ligustrum vulgare*), du petit-houx (*Ruscus aculeatus*) et dans une moindre mesure par de la garance voyageuse (*Rubia peregrine*), du laurier des bois (*Daphne laureola*) et du chèvrefeuille des bois (*Lonicera periclymenum*).

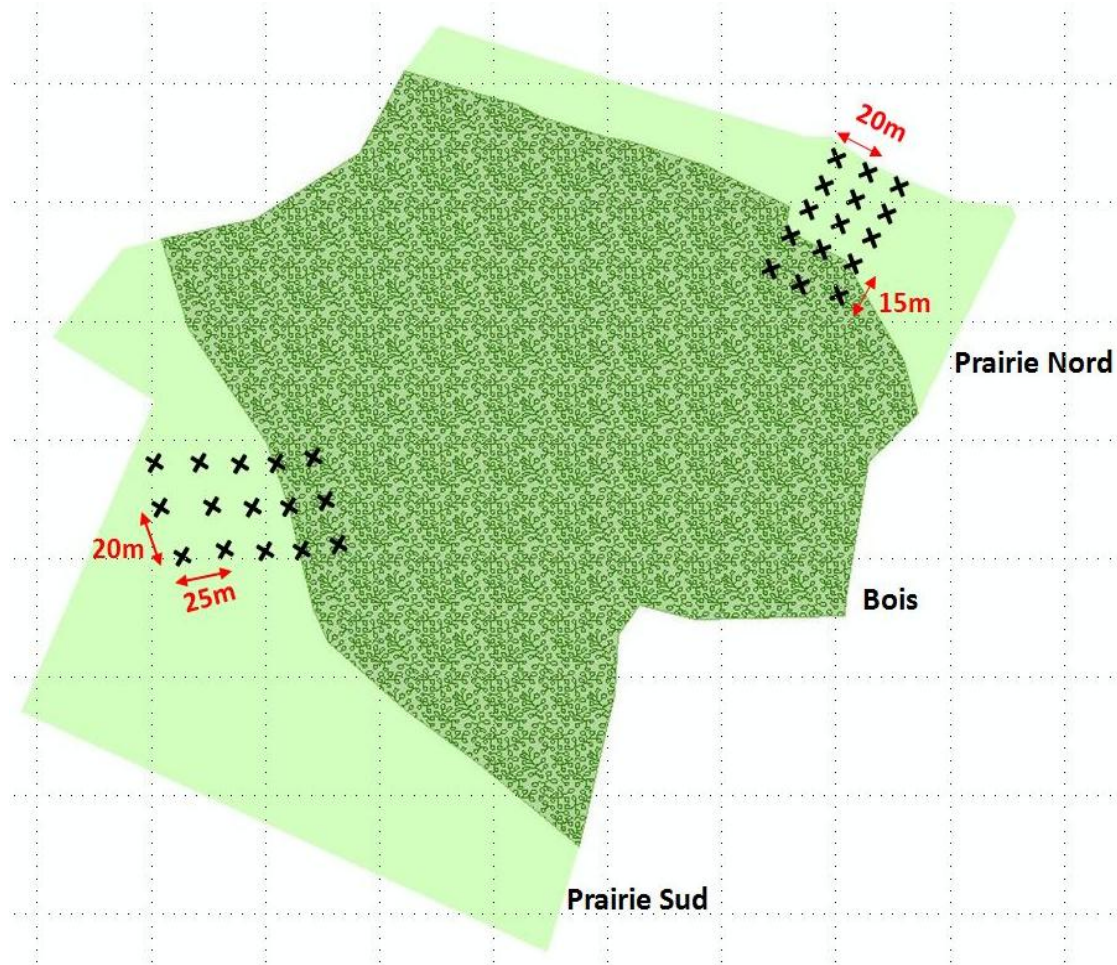


**Figure 1 :** Image satellite du site d'étude de Gardouch (source IGN France 2013). En blanc, sont représentés les contours de l'enclos dans lequel la population de chevreuils vit en semi-liberté. On peut distinguer une route qui longe l'enclos à l'Est.

Cette population de chevreuils n'est pas chassée. Cependant l'enclos se situe à proximité de routes fréquentées et d'habitations humaines et les chevreuils peuvent potentiellement être dérangés par les activités humaines, des chiens rodant autour de l'enclos ou le bruit des voitures.

### 2. Protocole des GUDs

Les GUDs représentent la quantité de nourriture restante dans un patch après qu'un animal ait cessé de s'y alimenter. Basé sur cette quantité de nourriture restante, les GUDs représentent le choix d'un individu (en tout cas du dernier individu à s'être alimenté sur le patch) entre rester ou partir du patch d'alimentation. Cette décision devrait être influencée par le niveau de peur des individus, et donc normalement le niveau de risque associé au patch d'alimentation choisi. Dans notre cas, nous avons mis à disposition des chevreuils des patches d'alimentation composés de dix glands, une ressource appétante et énergétique pour le chevreuil (Abbas *et al.* 2011), notamment durant les mois d'hiver. Suivant la méthode préconisée par Kotler *et al.* 1994, les glands sont mélangés à un substrat non comestible (ici des billes d'argiles) afin d'instaurer un coût à la recherche de la ressource. Le tout (glands et substrat) est disposé dans des mangeoires, chacune représentant un patch d'alimentation. Quinze patches d'alimentation sont répartis dans les deux prairies de l'enclos sur cinq lignes parallèles de trois patches chacune, plus ou moins distantes de la lisière de la forêt (Fig. 2). En effet, le bois représentant un habitat protecteur, l'augmentation de la distance à la lisière du bois devrait augmenter le sentiment d'insécurité et donc l'intensité du risque de prédation perçu par les chevreuils. Dans chaque prairie, nous avons donc placé une ligne dans le bois, une en lisière (1m du bois) et les trois autres lignes à des distances croissantes de la lisière. Dans la prairie du Nord, les lignes sont distantes de 25 mètres les unes des autres (26m, 51m et 76m du bois pour les lignes en milieu ouvert), tandis que pour la prairie du Sud, qui est beaucoup moins large, les lignes sont distantes de 15 mètres (16m, 31m et 46m du bois). Sur une même ligne, un écart de 20 mètres est respecté entre chaque patch (Fig. 2). La distance entre les patches et les lignes a été choisie de telle sorte que les patches soient visibles les uns par rapport aux autres et que les chevreuils puissent aisément passer de l'un à l'autre, tout en ayant un coût à changer de patch d'alimentation.



**Figure 2:** Schéma du dispositif expérimental implanté dans le site d'étude. Chaque croix noire représente un patch d'alimentation (une mangeoire). En rouge sont indiquées les distances séparant chaque patch au sein des deux prairies.

Afin de mesurer la quantité de nourriture restante dans chaque patch d'alimentation (GUDs), le nombre de glands restant dans chaque patch est comptabilisé tous les mardis, mercredis, jeudis et vendredis matins pendant la durée de l'expérience (8 semaines). Les patches d'alimentation étant remplis de dix glands au crépuscule, la veille de chaque relevé. Ainsi les ressources sont disponibles tout au long de la nuit, lorsque les chevreuils sortent le plus en milieu ouvert pour se nourrir. Les GUDs ne pouvant pas être relevés le week-end, aucune ressource n'a été mise à disposition des chevreuils entre le vendredi après-midi et le lundi matin de chaque semaine. En 2012, nous avons amélioré le dispositif en posant des couvercles sur les mangeoires et en les retirant au crépuscule, pour éviter que d'autres

animaux que les chevreuils (oiseaux, rongeurs) ne puissent prélever des glands dans les mangeoires avant que le dispositif ne soit entièrement mis en place.

Afin d'observer si l'augmentation du niveau de risque modifie l'alimentation des chevreuils dans les patchs d'alimentation, nous avons appliqué un dérangement sonore diurne tous les jours (excepté le week-end) durant quatre semaines consécutives. Chaque prairie est dérangée indépendamment durant deux semaines consécutives (*i.e.* les deux prairies ne sont jamais dérangées en même temps). En 2011, le dérangement a d'abord été appliqué sur la prairie Nord, et ensuite sur la prairie Sud, et inversement en 2012 (*i.e.*, deux premières de dérangement ont été réalisées dans la prairie Sud et les deux dernières dans la prairie Nord). Pour appliquer le dérangement, une personne marchait le long de la lisière du bois avec un enregistreur numérique relié à un amplificateur diffusant des sons et des voix humaines durant 1h minimum chaque matin et chaque après-midi. Le dérangement est appliqué durant la journée, afin de correspondre aux conditions environnementales rencontrées en milieu naturel par les chevreuils, *i.e.* des dérangements anthropiques (activités agricoles, trafic, promenades, ...) essentiellement présents durant la journée

### 3. Télémétrie et données GPS

Les chevreuils de l'enclos sont capturés deux fois par an (en Mars et en Octobre) afin de relever des mesures morphométriques, physiologiques et comportementales, de leur administrer un anti-parasitaire et d'équiper les adultes de colliers GPS. Pour contrôler la densité de la population, les jeunes de l'année (nés en Mai 2010) ont été retirés de la population lors de la capture de Mars 2011, ce qui explique le nombre de jeunes différents entre les deux expérimentations en 2011 et 2012. Les jeunes présents dans la population lors de la répétition de l'expérimentation en Janvier 2012 sont donc les faons nés dans l'enclos en Mai 2011.

Parmi les chevreuils présents dans l'enclos, les sept adultes sont équipés de colliers GPS (12 channel Lotek 3300 GPS) en 2011 et 2012. Tout au long de l'expérimentation sur les GUDs (de Janvier à Mars), les colliers sont programmés pour obtenir les localisations GPS des

chevreuils selon différentes programmations en fonction de l'année ou de la période du mois. Pour la suite des analyses, nous avons considéré les localisations enregistrées tous les jours à 12 :00h et à 00 :00h. Dans le but d'améliorer la précision des localisations GPS, nous avons réalisé une correction différentielle pour chaque point disponible (Adrados *et al.* 2003).

Parce que nous nous attendons à observer un effet du dérangement sonore sur l'utilisation de l'habitat par les chevreuils, nous avons déterminé l'utilisation de l'habitat pour chaque période du protocole (sans dérangement, dérangement dans la prairie du Nord, dérangement dans la prairie du Sud) et selon la période de la journée (jour ou nuit). Dans ce but, nous avons identifié l'habitat (bois, prairie Nord ou prairie Sud) et mesuré la distance au bois pour chaque localisation GPS (avec un logiciel de système d'informations géographiques : ArcGIS 10; ESRI, Redlands, California, USA). De la même façon, nous avons aussi mesuré la distance de chaque localisation GPS à la limite de l'enclos. Du fait de l'erreur GPS (même après correction), certaines localisations GPS sont situées en dehors de l'enclos. Qu'elles soient situées à l'intérieur ou à l'extérieur de l'enclos, toutes les localisations GPS sont potentiellement soumises à la même erreur. Pour les analyses suivantes, nous avons donc décidé de supprimer les localisations GPS situées à une distance de plus de 20 mètres (erreur GPS moyenne) à l'extérieur de l'enclos, correspondant à 1.7% du nombre total de localisations GPS.

#### **4. Analyses statistiques**

##### **a. Analyse des GUDs**

Afin de tester les variations dans la consommation des ressources dans les patchs d'alimentation, nous avons utilisé des modèles linéaires généralisés avec une fonction de lien logit, avec la proportion de ressources consommées comme variable dépendante (*i.e.* nombre de glands consommés/10, le nombre de glands disponibles). Parce que nous supposons que l'intensité du risque de prédation, déterminé par l'éloignement des patchs d'alimentation au bois et la présence d'un dérangement diurne dans les prairies, a un effet sur la consommation des ressources dans les patchs, nous avons inclus la variable distance à la lisière en effet fixe dans le modèle en tant que variable discrète (cinq modalités

représentant les différentes distances à la lisière, soit entre 0 et 46 m pour la prairie Nord et 0 et 76 m pour la prairie Sud), ainsi que la période de dérangement (trois modalités : sans dérangement, dérangement dans la prairie du Nord, dérangement dans la prairie du Sud). Enfin, puisque l'expérience a été réalisée à deux reprises à un an d'intervalle, nous avons inclus l'année dans le modèle afin de contrôler pour les différences inter-annuelles éventuelles. Parce que nous nous attendons à ce que le dérangement n'ait pas le même effet sur la consommation des ressources selon l'éloignement au bois, nous avons testé la double interaction entre la période de dérangement et la distance au bois, et également la triple interaction entre la période de dérangement, la distance au bois et l'année d'échantillonnage.

Du fait que le dispositif expérimental n'est pas tout à fait similaire entre les deux prairies testées (différentes distances entre les patchs d'alimentation), nous avons décidé d'analyser la consommation des ressources dans les patchs séparément pour les deux prairies.

Pour chaque prairie, nous avons comparé l'ensemble des modèles testés grâce au critère d'information d'Akaike (AICc ; Burnham & Anderson 1998). La valeur d'AICc la plus faible reflète le meilleur compromis entre la précision et la complexité du modèle. Les modèles ont été réalisés à l'aide de la fonction 'glm' dans le logiciel d'analyses statistiques R (R Core Team 2010).

### **b. Analyse des suivis GPS**

Afin de comparer les GUDs avec l'utilisation du bois et des prairies par les chevreuils de l'enclos, nous avons analysé les suivis des sept individus adultes équipés de colliers GPS sur la durée de l'expérience. Pour cela, nous avons utilisé des multinomiaux avec les habitats en variable dépendante (trois modalités : bois, prairie Nord, prairie Sud) en fonction de la période de la journée (deux modalités : jour et nuit) et de la présence du dérangement durant la journée (trois modalités : période sans dérangement, dérangement dans la prairie Nord et dérangement dans la prairie Sud). Parce que les différences entre les individus peuvent jouer un rôle dans la distribution des individus dans l'espace, nous avons voulu tester l'importance de ces variations inter-individuelles sur les patrons d'utilisation des

habitats, en incluant un effet individu (identité des sept animaux suivis) en effet fixe dans le modèle. Parce que nous nous attendons à ce que l'effet du dérangement sur le comportement spatial puisse différer selon la sensibilité au stress des individus et selon la période de la journée, nous avons testé la triple interaction entre le dérangement, la période de la journée et l'identité de l'individu, ainsi que les doubles interactions qui en découlent.

Ces analyses ont été réalisées indépendamment pour les deux années d'échantillonnage afin de pouvoir comparer les patrons d'utilisation des habitats pour les mêmes individus sur les deux années consécutives de l'expérience et afin de ne pas trop complexifier les modèles en ajoutant une variable supplémentaire.

Pour chaque année, nous avons donc comparé l'ensemble des modèles grâce au critère d'information d'Akaike (AICc ; Burnham & Anderson 1998). La valeur d'AICc la plus faible reflète le meilleur compromis entre la précision et la complexité du modèle. L'ensemble des modèles a été réalisé à l'aide de la fonction 'multinom' de la librairie 'nnet' (Venables & Ripley 2002) du logiciel R (R Core Team 2010).

## **RESULTATS**

### **1. GUDs**

Quelle que soit la prairie considérée (Nord ou Sud), le modèle sélectionné par le critère d'AICc au sein des deux jeux de modèles est le plus complet (prairie Nord : AICc=9280, AICc weights=1, prairie Sud : AICc=7108, AICc weights=1), soit celui combinant les effets de la distance au bois, du dérangement et de l'année d'échantillonnage en interaction triple (Table 1).

**Table 1**

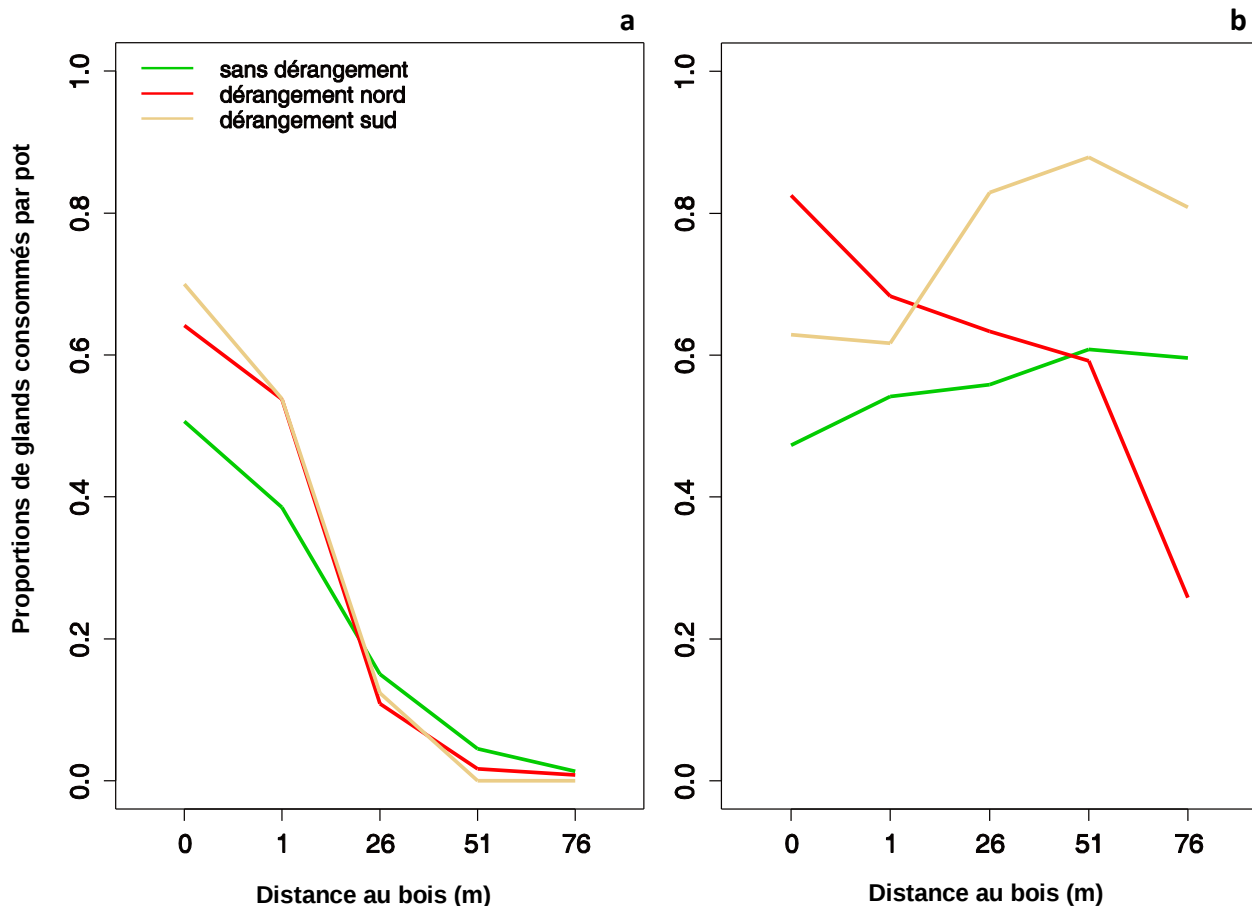
| Modèles                                                              | Prairie Sud |               |          | Prairie Nord |               |          |
|----------------------------------------------------------------------|-------------|---------------|----------|--------------|---------------|----------|
|                                                                      | AICc        | $\Delta$ AICc | poids    | AICc         | $\Delta$ AICc | poids    |
| dérangement x dist_bois x année                                      | <b>7108</b> | <b>0,0</b>    | <b>1</b> | <b>9280</b>  | <b>0,0</b>    | <b>1</b> |
| dérangement x dist_bois + dist_bois x année +<br>dérangement x année | 7180        | 71,9          | 0        | 9309         | 28,7          | 0        |
| dérangement x dist_bois + dist_bois x année                          | 7199        | 91,3          | 0        | 9397         | 117,2         | 0        |
| dist_bois x année + dérangement                                      | 7398        | 289,9         | 0        | 9405         | 124,8         | 0        |
| dist_bois x année                                                    | 7534        | 426,4         | 0        | 9520         | 240,1         | 0        |
| dérangement x dist_bois + dérangement x année                        | 8269        | 1161,5        | 0        | 9616         | 336,1         | 0        |
| dérangement x dist_bois + année                                      | 8296        | 1188,5        | 0        | 9634         | 354,0         | 0        |
| dérangement x année + dist_bois                                      | 8419        | 1310,6        | 0        | 9701         | 421,1         | 0        |
| dérangement + année + dist_bois                                      | 8451        | 1343,6        | 0        | 9717         | 437,4         | 0        |
| année + dist_bois                                                    | 8576        | 1468,4        | 0        | 9731         | 451,6         | 0        |
| dérangement x année                                                  | 9089        | 1980,9        | 0        | 9748         | 467,8         | 0        |
| dérangement + année                                                  | 9119        | 2011,2        | 0        | 9829         | 549,3         | 0        |
| année                                                                | 9235        | 2127,4        | 0        | 9867         | 588,9         | 0        |
| dérangement x dist_bois                                              | 9857        | 2749,2        | 0        | 10105        | 825,3         | 0        |
| dérangement + dist_bois                                              | 9989        | 2881,0        | 0        | 10185        | 904,7         | 0        |
| dist_bois                                                            | 10161       | 3053,3        | 0        | 10214        | 933,8         | 0        |
| dérangement                                                          | 10556       | 3448,4        | 0        | 10291        | 1011,2        | 0        |
| nul                                                                  | 10719       | 3610,6        | 0        | 10329        | 1049,0        | 0        |

**Table 1 :** Table récapitulative des différents modèles linéaires généralisés pour analyser la variation de la proportion de nourriture consommée par patch d'alimentation sur les deux prairies (Nord et Sud indépendamment), en fonction de la période de dérangement (sans dérangement, dérangement prairie Nord, dérangement prairie Sud), de l'éloignement au bois ("dist\_bois") et de l'année d'échantillonnage. Les modèles sont classés en fonction de leur valeur d'AICc. Les meilleurs modèles selon les critères de sélection d'Akaike sont indiqués en gras. L'AICc est la valeur du critère d'information d'Akaike corrigé pour les petits échantillons. Le classement est basé sur les  $\Delta$ AICc, correspondant à la différence entre la valeur d'AICc d'un modèle donné et le meilleur modèle sélectionné et les poids d'Akaike. Les modèles sélectionnés pour chaque prairie sont indiqués en gras.

Considérant tout d'abord la prairie Sud (Fig. 3), nous pouvons observer un effet marqué de la distance au bois en 2011 sur l'effort d'exploitation des patchs d'alimentation, les patchs les plus éloignés étant les moins consommés (et donc les GUDs les plus élevés), avec une consommation quasiment nulle au-delà de 50 mètres du refuge (Fig. 3a).

Cependant ce patron n'est pas observé aussi clairement en 2012, notamment car la distance au bois ne semble affecter la consommation au sein des patchs d'alimentation de la prairie Sud que lorsqu'un dérangement est induit dans la prairie Nord (Fig. 3b). Au contraire, la consommation tend à augmenter avec la distance à la lisière, notamment lorsque un dérangement est induit durant la journée dans cette même prairie. Des taux de consommation plus importants lors des dérangements sont également observables en 2011 dans les patchs d'alimentation les plus proches de la lisière, cependant cela s'inverse pour les patchs les plus éloignés du bois (Fig. 3a). En 2012, les taux de consommation les plus importants sur les patchs d'alimentation de la prairie Sud sont observés lorsque celle-ci est dérangée durant la journée (Fig. 3b).

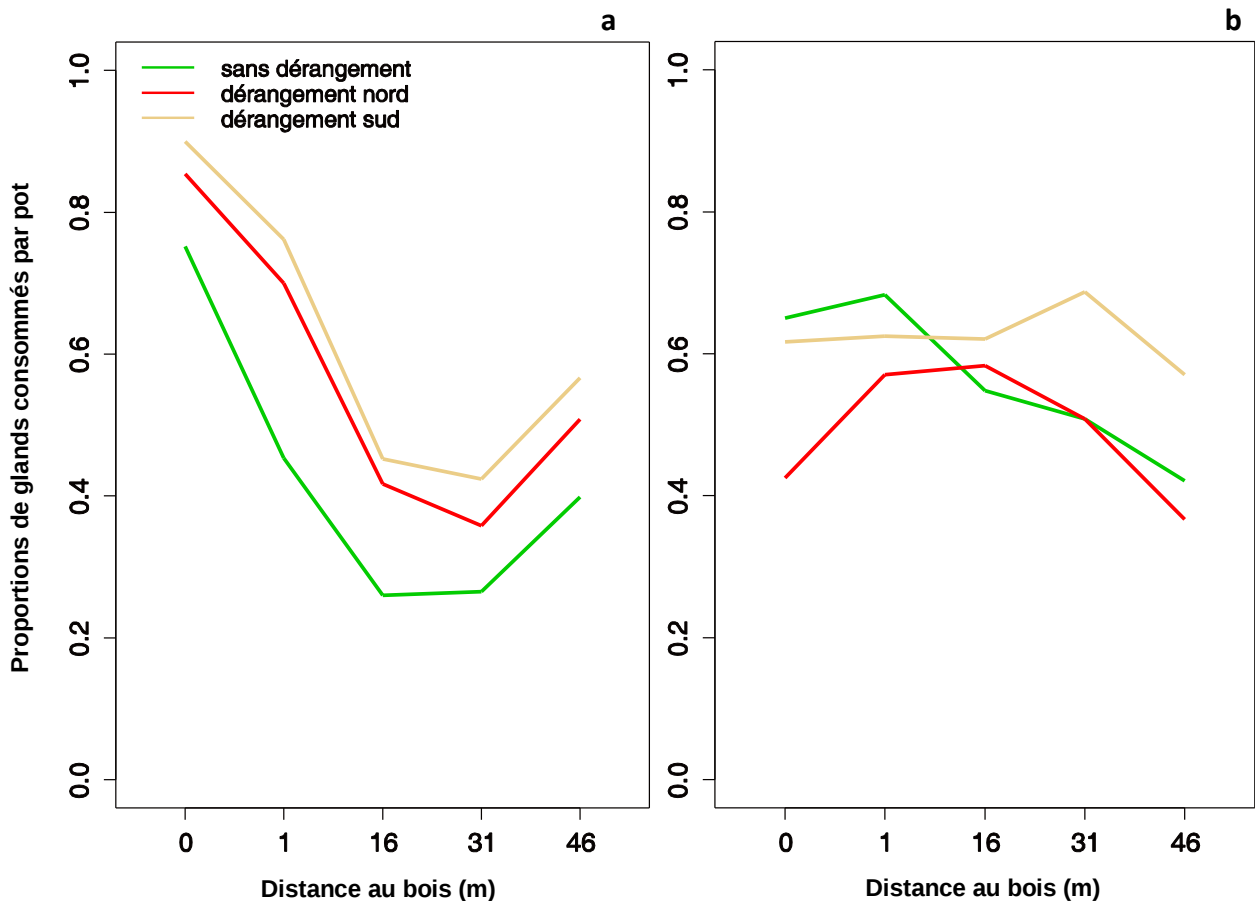
**Figures 3**



**Figs 3 a, b :** Représentation des proportions de glands consommés par patch d'alimentation, estimées à partir du modèle sélectionné dans la prairie Sud, en fonction de la distance au bois et de la période de dérangement, pour les deux années d'échantillonnage (a) 2011 et (b) 2012.

Concernant la prairie Nord, des similitudes par rapport à la prairie Sud peuvent être observées, notamment un effet marqué de la distance au bois sur la consommation en 2011 (Fig. 4a), soit une diminution de la consommation au sein des patches d'alimentation au fur et à mesure de l'éloignement au bois, excepté pour la dernière ligne de patches la plus distante (46m). Là encore, la consommation semble globalement plus élevée lors des périodes de perturbation par rapport à la période sans dérangement en 2011. En 2012, un effet de la distance au bois est visible lors des périodes sans dérangement et de dérangement dans la prairie Sud et la consommation est globalement plus importante parmi les patches de la prairie Nord lorsqu'un dérangement y est induit durant la journée (Fig. 4b).

**Figures 4**



**Figs 4 a, b :** Représentation des proportions de glands consommés par patch d'alimentation dans la prairie Nord, estimées à partir du modèle sélectionné, en fonction de la distance au bois et de la période de dérangement, pour les deux années d'échantillonnage (a) 2011 et (b) 2012.

## 2. Suivis GPS

Pour l'année 2011, le modèle sélectionné par le critère d'AICc est le modèle avec l'interaction entre la période de la journée (jour *versus* nuit) et la période de dérangement et l'individu en effet simple (AICc=541,2 ; AICc weights=0,4 ; Table 2). Les modèles incluant ces mêmes variables en effet simple et seulement les variables période de la journée et individu en effet simple diffèrent peu du modèle sélectionné (respectivement AICc=542,1 ; AICc weights=0,3 et AICc=542,3 ; AICc weights=0,2 ; Table 2). Pour l'année 2012, le modèle sélectionné par le critère d'AICc est le modèle incluant les effets simples de la période de la journée (jour *versus* nuit) et de la période de dérangement (AICc=610,3 ; AICc weights=0,5 ; Table 2). Ce modèle diffère peu de celui incluant seulement l'effet de la période de la journée (AICc=610,9 ; AICc weights=0,4 ; Table 2).

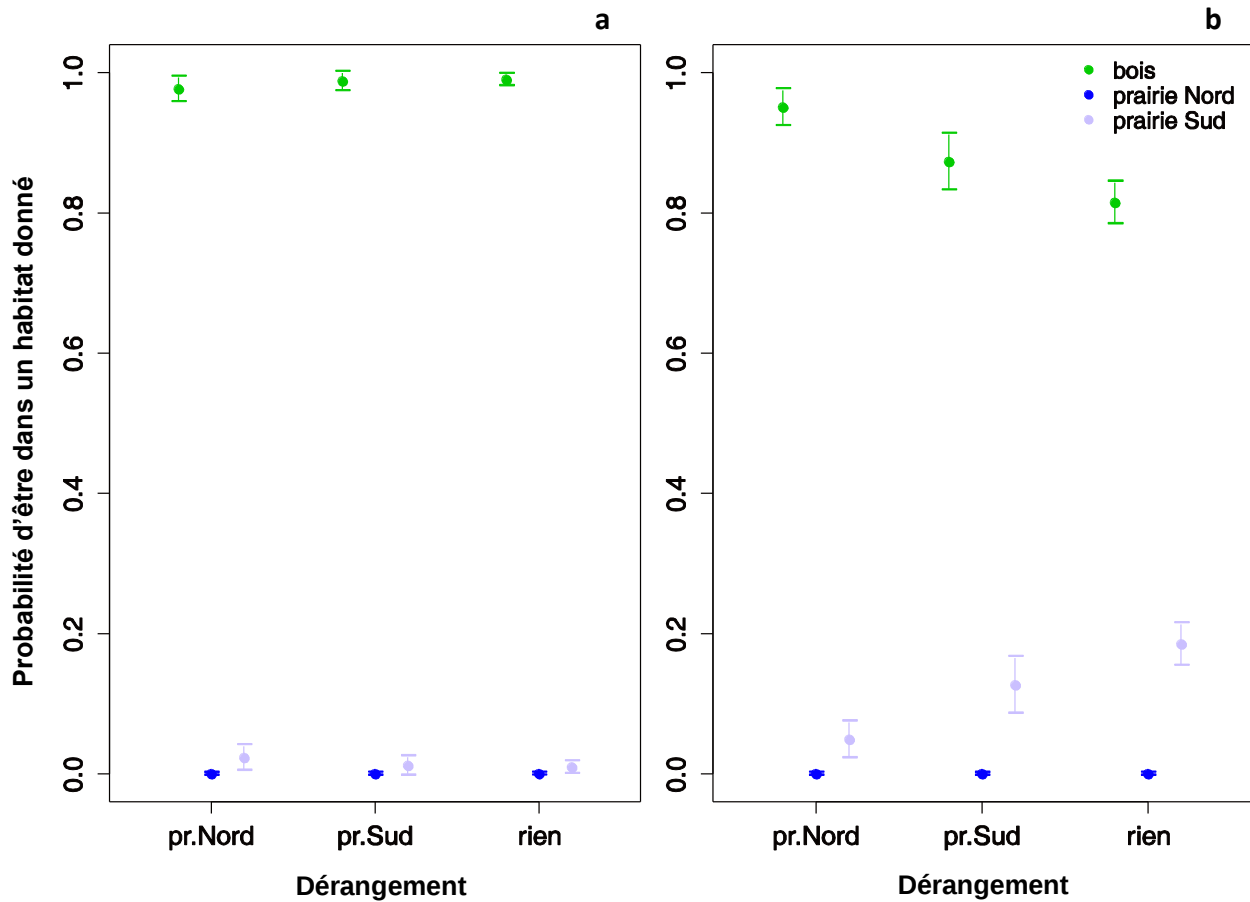
En 2011 comme en 2012, l'utilisation des habitats est différente entre le jour et la nuit, la probabilité d'utiliser le bois étant moins importante durant la nuit que de jour, comme attendu (Figs 5 et 6). En effet, les chevreuils tendent à moins utiliser le bois durant la nuit, au profit notamment de la prairie Sud. La différence entre jour et nuit pour l'utilisation de la prairie Nord est faible, étant globalement très peu utilisée. Les chevreuils utilisant très fortement le bois durant la journée, l'effet de la période de dérangement n'est logiquement visible que la nuit, lorsque les chevreuils utilisent plus les prairies. Ainsi en 2011, l'utilisation du bois est plus faible, et celle de la prairie Sud est plus forte, lorsqu'aucun dérangement n'a été induit durant la journée. L'utilisation du bois de nuit est cependant plus élevée lorsque les prairies sont dérangées durant la journée, et particulièrement lors du dérangement de la prairie Nord (Fig. 5), soit les deux premières semaines de dérangement (sur les quatre semaines consécutives). Les variations entre individus sont légères, mais quelques individus utilisent effectivement moins le bois et plus la prairie Sud que d'autres.

Table 2

| Modèles                                                             | 2011         |               |             | 2012         |               |             |
|---------------------------------------------------------------------|--------------|---------------|-------------|--------------|---------------|-------------|
|                                                                     | AICc         | $\Delta$ AICc | poids       | AICc         | $\Delta$ AICc | poids       |
| <b>dérangement x journée + individu</b>                             | <b>541,2</b> | <b>0,0</b>    | <b>0,41</b> | 625,2        | 14,9          | 0,00        |
| dérangement + journée + individu                                    | 542,1        | 0,9           | 0,27        | 618,3        | 8,1           | 0,01        |
| journée + individu                                                  | 542,3        | 1,1           | 0,23        | 616,6        | 6,4           | 0,02        |
| dérangement x journée                                               | 545,5        | 4,2           | 0,05        | 616,7        | 6,4           | 0,02        |
| <b>dérangement + journée</b>                                        | 546,6        | 5,4           | 0,03        | <b>610,3</b> | <b>0,0</b>    | <b>0,54</b> |
| journée                                                             | 548,9        | 7,7           | 0,01        | 610,9        | 0,6           | 0,40        |
| dérangement x journée + journée x individu                          | 552,8        | 11,5          | 0,00        | 636,2        | 25,9          | 0,00        |
| journée x individu + dérangement                                    | 553,5        | 12,3          | 0,00        | 628,9        | 18,6          | 0,00        |
| journée x individu                                                  | 553,6        | 12,4          | 0,00        | 626,7        | 16,4          | 0,00        |
| dérangement x individu + journée                                    | 586,3        | 45,1          | 0,00        | 642,8        | 32,6          | 0,00        |
| dérangement x individu + dérangement x journée                      | 586,7        | 45,4          | 0,00        | 651,1        | 40,8          | 0,00        |
| dérangement + individu                                              | 588,0        | 46,8          | 0,00        | 664,8        | 54,6          | 0,00        |
| individu                                                            | 589,0        | 47,8          | 0,00        | 664,3        | 54,0          | 0,00        |
| dérangement                                                         | 590,6        | 49,4          | 0,00        | 657,5        | 47,2          | 0,00        |
| nul                                                                 | 593,9        | 52,7          | 0,00        | 658,6        | 48,3          | 0,00        |
| dérangement x individu + individu x journée                         | 601,3        | 60,1          | 0,00        | 654,4        | 44,1          | 0,00        |
| dérangement x individu + individu x journée + dérangement x journée | 606,0        | 64,8          | 0,00        | 654,9        | 44,6          | 0,00        |
| dérangement x individu                                              | 632,3        | 91,1          | 0,00        | 689,7        | 79,4          | 0,00        |
| dérangement x individu x journée                                    | 680,7        | 139,5         | 0,00        | 734,1        | 123,8         | 0,00        |

**Table 2:** Table récapitulative des différents modèles multinomiaux pour analyser l'utilisation des différents habitats (bois, prairie Nord et prairie Sud) pour les deux années d'échantillonnage (2011, 2012), en fonction de la période de dérangement (sans dérangement, dérangement prairie Nord, dérangement prairie Sud), de la période de la journée (jour, nuit) et de l'identité des individus. Les modèles sont classés en fonction de leur valeur d'AICc. Les meilleurs modèles selon les critères de sélection d'Akaike pour 2011 et 2012 sont indiqués en gras. L'AICc est la valeur du critère d'information d'Akaike corrigé pour les petits échantillons. Le classement est basé sur les  $\Delta$ AICc, correspondant à la différence entre la valeur d'AICc d'un modèle donné et le meilleur modèle sélectionné et les poids d'Akaike. Dans le tableau, les modèles sont classés en fonction de leur rang pour l'année 2011. Les modèles sélectionnés pour chaque année d'échantillonnage sont indiqués en gras.

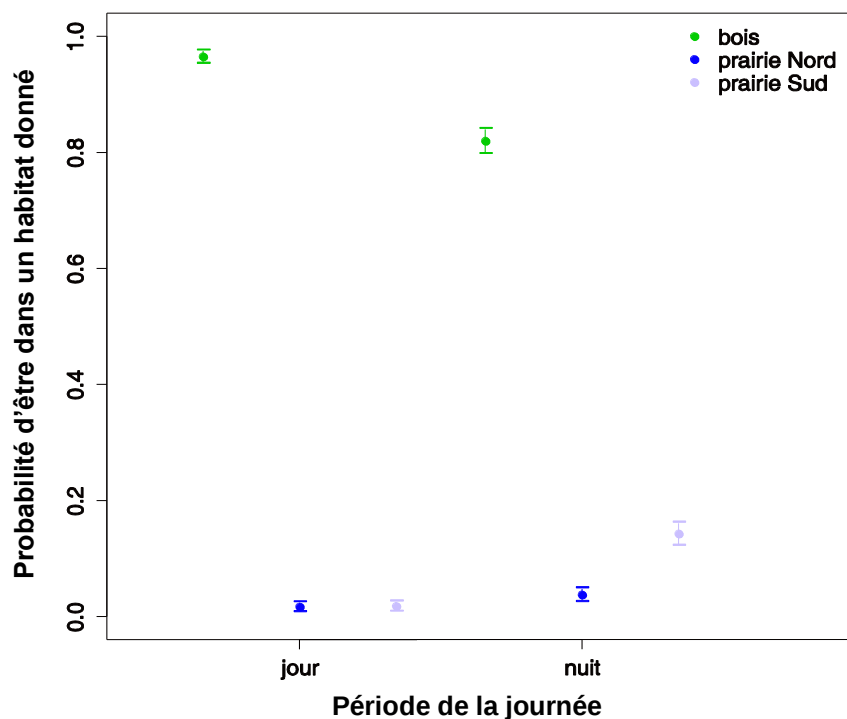
Figures 5



**Figs 5 a, b** : Probabilités d'utiliser un habitat donné (bois, prairie Sud ou prairie Nord) estimées à partir du modèle sélectionné, en fonction de la période de la journée **(a)** jour et **(b)** nuit, et de la période de dérangement : rien (aucun dérangement), pr.Nord (dérangement dans la prairie Nord), pr.Sud (dérangement dans la prairie Sud).

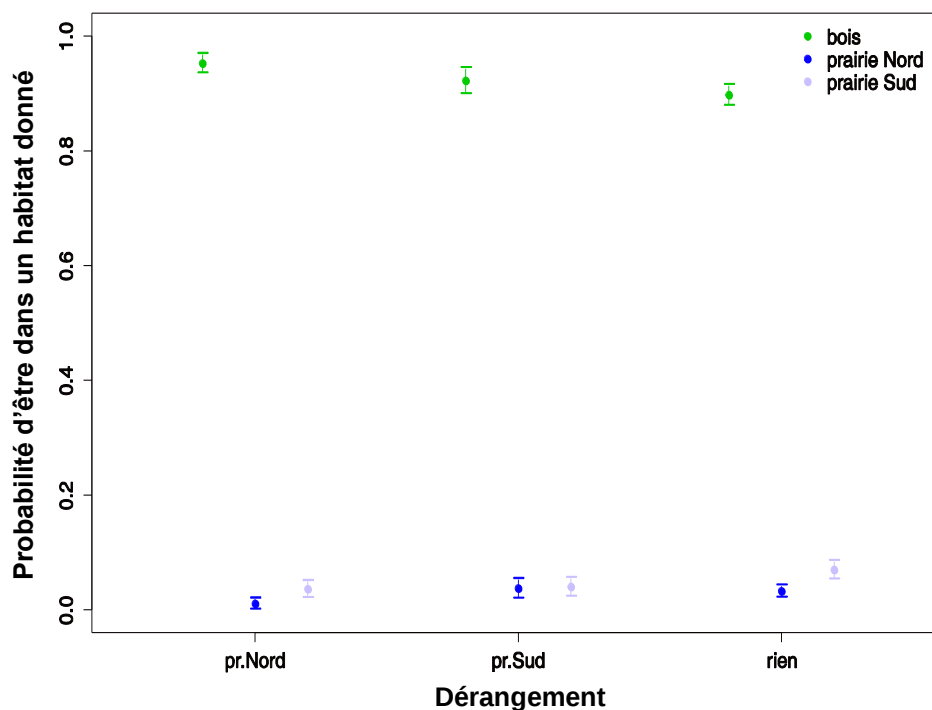
En 2012, l'effet du dérangement est relativement faible, cependant, là encore les chevreuils utilisent moins le bois et plus les prairies (notamment la prairie Sud) lorsqu'aucun dérangement n'est induit durant la journée (Fig. 7). Le dérangement de la prairie Nord, soit durant les deux dernières semaines de dérangement, semble plus affecter les chevreuils, dans le sens où ils utilisent fortement le bois à cette période. Lorsque la prairie Sud est dérangée, les chevreuils tendent à utiliser autant la prairie Sud que la prairie Nord.

Figure 6



**Fig. 6:** Probabilités d'utiliser un habitat donné (bois, prairie Sud ou prairie Nord) estimées à partir du modèle sélectionné, en fonction de la période de la journée (jour vs nuit).

Figure 7



**Fig. 7:** Probabilités d'utiliser un habitat donné (bois, prairie Sud ou prairie Nord) estimées à partir du modèle sélectionné, en fonction de la période de dérangement : rien (sans dérangement), pr.Nord (dérangement de la prairie Nord), pr.Sud (dérangement de la prairie Sud).

## DISCUSSION

Ce n'est qu'assez récemment que l'importance des effets non-létaux sur les proies est reconnue pour être autant, voire même plus influante que les effets directs létaux de la prédation (Brown 1999). Les chevreuils, en colonisant des habitats fortement anthropisés ces dernières décennies, se retrouvent de plus en plus confrontés aux activités anthropiques (Danilkin & Hewison 1996 ; Hewison *et al.* 2001). L'impact de ces dérangements liés aux activités humaines, peut donc être potentiellement important sur le comportement spatial et d'alimentation des proies (Lima & Dill 1990). Ainsi, le paysage de la peur peut être influencé par les variations spatiales et temporelles de ces dérangements humains.

Nous avons testé comment l'induction d'un dérangement pouvait impacter le comportement alimentaire des chevreuils au sein du paysage. En milieu naturel, les chevreuils sont plus généralement soumis aux dérangements durant la journée, du fait des activités anthropiques. Nous avons reproduit ce patron en induisant un dérangement sonore uniquement durant la journée et nous avons analysé comment les patrons d'alimentation nocturnes ont été modifiés. Nous avons supposé que le bois représentait un habitat protecteur pour les chevreuils de cette population, comme en milieu naturel, et que le niveau de risque perçu devrait augmenter avec la lisière. Le fait que les chevreuils utilisent de façon importante le bois, notamment durant la journée lorsque les perturbations sont potentiellement plus importantes, confirme la valeur refuge du milieu boisé (Figs 5, 6). L'effet de la distance à la lisière sur l'effort d'alimentation est effectivement observé en 2011, suggérant une augmentation du risque de prédation perçu par les chevreuils avec l'éloignement au bois (Fig. 3a, 4a). Alors que l'effort d'alimentation diminue avec la distance à la lisière jusqu'à devenir quasiment nul dans la prairie Sud (Fig.3a), dans la prairie Nord les patches d'alimentation les plus distants sont autant exploités que les patches situés au milieu de la prairie (Fig. 4a). Ce patron surprenant peut être expliqué par le fait qu'une autre lisière est disponible à proximité de ces patches d'alimentation, à l'extérieur de l'enclos (Fig. 1). La proximité de cette lisière pourrait renforcer le sentiment de sécurité des animaux et donc l'effort d'alimentation sur ces patches.

Cependant, les patrons d'alimentation obtenus lors de la répétition de l'expérience en 2012 ne confirment pas les patrons observés précédemment. Alors que l'éloignement à la lisière semble effectivement avoir un impact négatif sur la consommation au sein des patchs d'alimentation des deux prairies lorsque la prairie Nord est soumise à un dérangement durant la journée (Figs 3b, 4b), et également au sein de la prairie Nord lorsqu'aucun dérangement n'est induit (Fig. 3b), l'effet inverse est parfois observé avec une augmentation de la consommation dans les patchs au fur et à mesure de l'éloignement à la lisière, notamment lorsque la prairie Sud est dérangée. Cela suggère que la prairie Sud est moins risquée pour les chevreuils que la prairie Nord. En effet, les dérangements appliqués dans la prairie Sud, ne semble pas affecter la consommation des chevreuils dans les patchs d'alimentation. Ce résultat semble confirmé par les suivis GPS des chevreuils adultes sur la durée de l'expérimentation. En effet, la prairie Nord est moins utilisée par les chevreuils durant la nuit que la prairie Sud (Figs 5, 6). De plus, lorsque la prairie Nord est dérangée durant la journée, les chevreuils tendent à rester dans le bois, y compris la nuit. En effet, l'utilisation des prairies la nuit par les chevreuils est affectée par les dérangements appliqués durant la journée, les chevreuils sortant plus dans les prairies lorsqu'il n'y a pas eu de dérangement et utilisant plus le bois lorsqu'un dérangement est présent durant la journée, notamment dans la prairie Nord. Ces résultats suggèrent donc que la prairie Nord est moins utilisée par les chevreuils du fait qu'elle soit plus risquée, peut-être à cause de la proximité de la route dans cette prairie, ou encore du manque de visibilité du fait qu'elle soit étroite. Pour autant, la plus grande facilité à pouvoir se réfugier rapidement dans le milieu boisé couvert devrait être plus sécurisant pour les chevreuils. Les taux de consommation dans les patchs d'alimentation au sein de la prairie Nord sont globalement plus faibles que dans la prairie Sud en 2012, confirmant un risque plus important associée à cette prairie. Cependant, en 2011, les taux de consommation sont globalement plus importants dans la prairie Nord que dans la prairie Sud. La difficulté à interpréter ces résultats du fait de l'incohérence des patrons observés en 2011 et 2012, peut être en partie expliquée de différentes manières.

Les individus adultes étant identiques entre les deux répétitions de l'expérience, une habitude au dispositif pourrait rendre l'exploitation des patchs d'alimentation moins coûteuse. Une habitude des chevreuils au dispositif devrait également résulter en une

augmentation globale des taux d'alimentation entre 2011 et 2012 et une utilisation des milieux ouverts accrue, tout du moins durant la nuit. En effet, les taux d'alimentation dans les patchs d'alimentation sont globalement plus élevés en 2012 qu'en 2011. Cependant, les chevreuils n'utilisent pas plus les prairies en 2012, au contraire. Il semble donc peu probable que ces différences inter-annuelles résultent d'une habitude des chevreuils au dispositif expérimental.

En 2011, des geais avaient été observés à proximité des mangeoires, et des marques sur les glands nous ont laissé supposer que ces oiseaux pouvaient potentiellement s'alimenter sur les patchs mis à disposition des chevreuils. Afin d'éviter cela, nous avons amélioré le dispositif expérimental en 2012 en couvrant les mangeoires, rendant l'accès aux ressources impossibles jusqu'à ce qu'une personne ne vienne les découvrir au crépuscule. Le fait d'empêcher l'accès aux ressources pour d'autres espèces, accompagné du fait que les patrons changent de façon conséquente entre les deux années, peut laisser penser que les patrons d'alimentation observés en 2011 résultaient à la fois de l'effort alimentaire des chevreuils mais également des geais. Nous ne pouvons donc pas conclure que le paysage de la peur observé en 2011 résultait uniquement des comportements alimentaires et spatiaux adoptés par les chevreuils.

Les ressources disponibles dans le bois et dans les prairies sont généralement faibles à cette période de l'année (janvier-février). Cependant, selon les années, la production de glands et la disponibilité des ronces et autres ressources trouvées dans le bois peuvent varier. L'hiver 2012 a été globalement plus froid que l'hiver 2011, ceci peut donc expliquer l'augmentation de la consommation globale sur les deux prairies en 2012 et que l'intensité des risques (distances à la lisière, dérangement) affectent moins le comportement alimentaire des chevreuils, qui doivent potentiellement prendre plus de risques pour acquérir des ressources de qualité du fait de la faible disponibilité des ressources et des conditions climatiques plus rudes.

Ainsi, bien qu'il soit difficile de conclure sur ces résultats, des éléments nous permettent de suggérer que l'effort d'alimentation varie spatialement en fonction de la variation du niveau de risque. Le comportement spatial des individus semble notamment

contraint par les variations temporelles du niveau de risque (jour vs nuit, accumulation du dérangement). Cependant, ces patrons d'utilisation des habitats varient également en fonction des individus. Alors que les GUDs permettent de délimiter un paysage de la peur pour une population donnée, la variabilité inter-individuelle pourrait expliquer l'absence de patrons marqués. En effet, les différences inter-individuelles peuvent impacter la façon dont l'alimentation est compromise pour la sécurité (Martin & Réale 2008a, b ; chapitre III). Ainsi, certains individus qui utilisent globalement plus les milieux ouverts pourraient être moins sensibles à l'éloignement au refuge, ou au contraire y être plus sensible.

De nombreuses études sur les ongulés ont pu mettre en évidence un paysage de la peur en fonction de l'intensité du compromis que font les individus pour leur sécurité (Hernandez & Landré 2005 ; Shrader *et al.* 2008 ; Hochman & Kotler 2007 ; Rieucou *et al.* 2008). Afin de mieux comprendre la façon dont les chevreuils gèrent le compromis entre l'acquisition des ressources et l'évitement des risques, il pourrait être intéressant de répéter cette expérience et de combiner les GUDs obtenus et les patrons d'utilisation des habitats observés, à des observations du comportement de vigilance par exemple. En effet, décrire les comportements anti-prédateurs adoptés par les individus pourrait permettre de mieux comprendre comment les individus perçoivent leur environnement et les variations du risque de prédation dans celui-ci.

## REFERENCES

- Abbas F, Morellet N, Hewison AJM, Merlet J, Cargnelutti B, Lourtet B, Angibault J-M, Daufresne T, Aulagnier S, Verheyden H. 2011. Landscape fragmentation generates spatial variation of diet composition and quality in a generalist herbivore. *Oecologia*. 167:401-411.
- Adrados C, Verheyden-Tixier H, Cargnelutti B, Pépin D, Janeau G. 2003. GPS approach to study fine-scale site use by wild red deer during active and inactive behaviors. *Wildlife Society Bulletin*. 31:544-552.
- Altendorf KB, Laundré JW, López González CA, Brown JS. 2001. Assessing effects of predation risk on foraging behavior of mule deer. *Journal of Mammalogy*. 82 : 430-439.
- Andersen R, Duncan P, Linnell JDC. 1998. The European roe deer: the biology of success. Scandinavian University Press, Oslo, Norway.
- Andersen R, Gaillard J-M, Linnell JD, Duncan P. 2000. Factors affecting maternal care in an income breeder, the European roe deer. *Journal of Animal Ecology*. 69 : 672-682.
- Apollonio M, Andersen R, Putman RJ. 2010. Present status and future challenges for European ungulate management. In: Apollonio M, Andersen R, Putman R (ed) *European Ungulates and Their Management in the 21<sup>st</sup> Century*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp 578–604.
- Benhaïem S, Delon M, Lourtet B, Cargnelutti B, Aulagnier S, Hewison AJM, Morellet N, Verheyden H. 2008. Hunting increases vigilance levels in roe deer and modifies feeding site selection. *Animal Behaviour*. 76:611-618.
- Benton TG, Vickery JA, Wilson JD. 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key ? *Trends in Ecology & Evolution*. 18 : 182-188.
- Bonnot N, Morellet N, Verheyden H, Cargnelutti B, Lourtet B, Klein F, Hewison AJM. 2013. Habitat use under predation risk: hunting, roads and human dwellings influence the spatial behaviour of roe deer. *European Journal of Wildlife Research*. 59: 185-193.
- Brown JS. 1988. Patch use as an indicator of habitat preference, predation risk, and competition. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 22: 37-47.

Brown JS. 1999. Vigilance, patch use and habitat selection: foraging under predation risk. *Evolutionary Ecology Research*. 1: 49-71.

Brown JS, Kotler BP. 2004. Hazardous duty pay and the foraging cost of predation. *Ecology Letters*. 7: 999-1014.

Brown JS, Laundré JW, Gurung M. 1999. The ecology of fear: optimal foraging, game theory, and trophic interactions. *Journal of Mammalogy*. 80:385-399.

Burnham KP, Anderson DR. 1998. Model selection and inference: A practical information-theoretic approach. Springer-Verlag, New-York, New-York, USA .

Charnov EL. 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical population biology*. 9: 129-136.

Cimino L, Lovari S. 2003. The effects of food or cover removal on spacing patterns and habitat use in roe deer (*Capreolus capreolus*). *Journal of Zoology*. 261:299-305

Coulon A, Morellet N, Goulard M, Cargnelutti B, Angibault J-M, Hewison AJM. 2008. Inferring the effects of landscape structure on roe deer (*Capreolus capreolus*) movements using a step selection function. *Landscape Ecology*. 23:603-614

Creel S, Christianson D. 2008. Relationships between direct predation and risk effects. *Trends in Ecology and Evolution*. 23:194-201.

Creel S, Christianson D, Liley S, Winnie Jr JA. 2007. Predation risk affects reproductive physiology and demography of elk. *Science*. 315:960.

Danilkin A, Hewison AM. 1996. Behavioural ecology of Siberian and European roe deer. London: Chapman & Hall.

Duncan P, Tixier H, Hofmann RR, Lechner-Doll M. 1998. Feeding strategies and digestive physiology. In: Andersen R, Duncan P, Linnell JDC (ed) *The European roe deer: the biology of success*. Scandinavian University Press, Oslo, Norway, pp 91-116.

Eckert R, Randall D, Burggren W, French K. 1988. *Animal Physiology: Mechanisms and Adaptations*, Fourth edition. Freeman WH, New York.

Fortin D, Boyce MS, Merrill EH, Fryxell JM. 2004. Foraging costs of vigilance in large mammalian herbivores. *Oikos*. 107: 172-180.

Frid A, Dill L. 2002. Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conservation Ecology*. 6(1):11

Grignolio S, Merli E, Bonghi P, Ciuti S, Apollonio M. 2011. Effects of hunting with hounds on a non-target species living on the edge of a protected area. *Biological Conservation*. 144:641-649.

Heithaus MR, Dill LM. 2002. Food availability and tiger shark predation risk influence bottlenose dolphin habitat use. *Ecology*. 83:480-491.

Hernández L, Laundré JW. 2005. Foraging in the 'landscape of fear' and its implications for habitat use and diet quality of elk *Cervus elaphus* and bison *Bison bison*. *Wildlife Biology*. 11:215-220.

Hewison AJM, Morellet N, Verheyden H, Daufresne T, Angibault aJ-M, Cargnelutti B, Merlet J, Picot D, Rames J-L, Joachim J, Lourtet B, Serrano E, Bideau E, Cebe N. 2009. Landscape fragmentation influences winter body mass of roe deer. *Ecography*. 32: 1062-1070.

Hewison AJM, Vincent JP, Joachim J, Angibault JM, Cargnelutti B, Cibiën C. 2001. The effects of woodland fragmentation and human activity on roe deer distribution in agricultural landscapes. *Canadian Journal of Zoology*. 79:679-689.

Hochman V, Kotler BP. 2007. Patch use, apprehension, and vigilance behavior of Nubian Ibex under perceived risk of predation. *Behavioral Ecology*. 18: 368-374.

Jiang G, Zhang M, Ma J. 2008. Habitat use and separation between red deer *Cervus elaphus xanthopygus* and roe deer *Capreolus pygargus bedfordi* in relation to human disturbance in the Wandashan Mountains, northeastern China. *Wildlife Biology*. 14: 92-100.

Keuling O, Stier N, Roth M. 2008. How does hunting influence activity and spatial usage in wild boar *Sus scrofa* L.? *European Journal of Wildlife Research*. 54:729-737.

Kotler BP, Ayal Y, Subach A. 1994. Effects of predatory risk and resource renewal on the timing of foraging activity in a gerbil community. *Oecologia*. 100: 391-396.

Krebs JR. 1980. Optimal foraging, predation risk and territory defence. *Ardea*. 68 : 83-90.

Laundré JW, Hernández L, Altendorf KB. 2001. Wolves, elk, and bison: reestablishing the "landscape of fear" in Yellowstone National Park, USA. *Canadian Journal of Zoology*. 79:1401-1409.

Laundré JW, Hernández L, Ripple WJ. 2010. The landscape of fear: ecological implications of being afraid. *Open Ecology Journal*. 3: 1-7.

Lima SL. 1987. Distance to cover, visual obstructions, and vigilance in house sparrows. *Behaviour*. 102: 3-4.

Lima SL. 1998. Nonlethal effects in the ecology of predator-prey interactions. *Bioscience*. 25-34.

Lima SL, Dill LM. 1990. Behavioural decisions made under the risk of predation: A review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*. 68:619-640.

Lima SL, Valone TJ, Caraco T. 1985. Foraging-efficiency-predation-risk trade-off in the grey squirrel. *Animal Behaviour*. 33: 155-165.

Linnell JDC, Duncan P, Andersen R. 1998. The European roe deer: A portrait of a successful species. In: Andersen R, Duncan P, Linnell JDC (ed) *The European roe deer: the biology of success*. Scandinavian University Press, Oslo, Norway, pp 11-22.

Martin J, Réale D. 2008a. Animal temperament and human disturbance: Implications for the response of wildlife to tourism. *Behavioural Processes*. 77:66-72.

Martin J, Réale D. 2008b. Temperament, risk assessment and habituation to novelty in eastern chipmunks, *Tamias striatus*. *Animal Behaviour*. 75:309-318.

Morellet N, Klein F, Solberg E, Andersen R. 2011. The census and management of populations of ungulates in Europe. In: Putman R, Apollonio M, Andersen R (ed) *Ungulate management in Europe: problems and practices*. Cambridge University Press, Cambridge, UK pp 106–143

Munns WR. 2006. Assessing risks to wildlife populations from multiple stressors: Overview of the problem and research needs. *Ecological Society*. 11:23.

Pyke GH, Pulliam HR, Charnov EL. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Quarterly Review of Biology*. 137-154.

R Development Core Team. 2010. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0.

Rieucou G, Vickery WL, Doucet GJ, Laquerre B. 2007. An innovative use of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) foraging behavior in impact studies. Canadian Journal of Zoology. 85: 839-846.

Robinson RA, Sutherland WJ. 2002. Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. Journal of Applied Ecology. 39:157-176.

Ruxton GD, Lima SL. 1997. Predator-induced breeding suppression and its consequences for predator-prey population dynamics. Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences. 264: 409-415.

Searle KR, Stokes CJ, Gordon IJ. 2008. When foraging and fear meet: Using foraging hierarchies to inform assessments of landscapes of fear. Behavioral Ecology. 19:475-482.

Shrader AM, Brown JS, Kerley GI, Kotler BP. 2008. Do free-ranging domestic goats show 'landscapes of fear'? Patch use in response to habitat features and predator cues. Journal of Arid Environments. 72 : 1811-1819.

Sih A. 1980. Optimal behavior: can foragers balance two conflicting demands? Science. 210:1041-1043.

Sotherton NW. 1998. Land use changes and the decline of farmland wildlife: an appraisal of the set-aside approach. Biological Conservation. 83 : 259-268.

Tolon VTV, Dray SDS, Loison ALA, Zeileis AZA, Fischer CFC, Baubet EBE. 2009. Responding to spatial and temporal variations in predation risk: space use of a game species in a changing landscape of fear. Canadian journal of zoology. 87: 1129-1137.

Van der Merwe M, Brown JS. 2008. Mapping the landscape of fear of the Cape Ground Squirrel (*Xerus inauris*). Journal of Mammalogy. 89: 1162-1169.

Venables WN, Ripley BD. 2002. Modern Applied Statistics with S. Fourth Edition. Springer, New York.

Verdolin JL. 2006. Meta-analysis of foraging and predation risk trade-offs in terrestrial systems. Behavioral Ecology and Sociobiology. 60:457-464.



*Brocard se nourrissant de glands dans un patch d'alimentation au crépuscule. © N. Cèbe*



**3. Impact des activités humaines sur le stress ressenti par les populations de chevreuils**

**VARIATIONS DES NIVEAUX DE STRESS EN FONCTION DE LA COMPOSITION ET DE LA STRUCTURE DU PAYSAGE CHEZ LE CHEVREUIL ?**

NADEGE BONNOT<sup>1</sup>, HELENE VERHEYDEN<sup>1</sup>, THOMAS ROEDL<sup>1</sup>, MARTIN DEHNHARD<sup>1</sup>, NICOLAS MORELLET<sup>1</sup>, BRUNO CARGNELUTTI<sup>1</sup>, BRUNO LOURTET<sup>1</sup>, FRANÇOIS KLEIN<sup>3</sup> & A.J. MARK HEWISON<sup>1</sup>

<sup>1</sup> INRA, UR35, CEFS, CS 52627, 31326 Castanet-Tolosan, France

<sup>2</sup> IZW, Institute for Zoo and Wildlife Research, PF 601103, D-10252, Berlin, Germany

<sup>3</sup> ONCFS, CNERA Cervidés-Sanglier, 55000 Bar-le-Duc, France

## RESUME

Les populations naturelles sont de plus en plus soumises à des stress multiples. Avec la croissance démographique des populations humaines, les sources de stress anthropiques sont devenues importantes pour la faune sauvage. Les dosages dans les fèces des taux de métabolites des glucocorticoïdes (MGC) sécrétés durant un stress, représentent un moyen efficace et non-invasif d'évaluer l'activité du système hypothalamo-hypophyso-surrénalien, et donc le stress. Sur le long-terme, le stress peut avoir des effets délétères sur les capacités immunitaires, la reproduction et la survie des individus. Dans cette étude, nous nous sommes intéressés aux variations des taux de MGC fécaux d'une population de chevreuils dans un paysage agricole hétérogène et fortement anthropisé. Nous avons notamment émis l'hypothèse que les taux de MGC varient en fonction de la composition et de la structure du paysage expérimenté par les individus, et ce à deux échelles, une locale et une plus large. Conformément à notre hypothèse, les taux de MGC varient en fonction de l'ouverture du paysage sur une large échelle et de la proportion d'habitats fermés (bois), ouverts (cultures, prairies) et sources de dérangements anthropiques (routes, habitations) à une échelle plus fine. Cependant, ces variations sont légères et devraient être confortées sur un échantillonnage plus large. De même, nous avons testé l'effet du sexe qui tend à montrer que les mâles ont des taux de MGC plus élevés que les femelles. Enfin, nous avons testé l'effet de la variation temporelle, au sein d'une année en fonction du nombre de jours écoulés et entre les années d'échantillonnages. Ces variables sont celles qui expliquent le plus les variations des taux de MGC mesurés, avec des différences importantes entre les années d'échantillonnage. Au sein d'une année, les taux de MGC sont plus élevés sur les mois de Décembre et Janvier, correspondant aux mois les plus froids sur notre site d'étude.

Ce patron complexe des variations des taux de MGC, expliqué majoritairement par une variation entre les années d'échantillonnage, nous amène à prendre avec précaution les résultats obtenus dans cette étude. D'autres facteurs, intégrant notamment des caractéristiques individuelles telles que la personnalité, pourraient nous permettre de mieux appréhender les variations des taux de MGC ainsi que l'importance de la variabilité inter-individuelle. Notre étude permet cependant d'illustrer la complexité des patrons de variations des taux de MGC des populations d'ongulés sauvages dans le paysage du stress.

### INTRODUCTION

Le stress est un terme assez général qui implique la réponse d'un organisme face à une menace. Plus particulièrement, le stress peut être défini chez les animaux comme la réponse physiologique et comportementale d'un organisme face à la présence ou la perception d'un ou plusieurs stimuli stressant (Greenberg *et al.* 2002). Ainsi, une mesure du stress peut être obtenue via les modifications physiologiques et comportementales qui résultent de la confrontation de l'individu à un stimulus stressant dans son effort pour maintenir l'organisme dans un état stable d'homéostasie, i.e. la capacité de l'organisme à maintenir les paramètres physico-chimiques (glycémie, température, ...) relativement constants (Bernard 1878 ; Cannon 1914 ; von Borell 2001).

Du fait de l'expansion démographique et géographique des populations humaines, les populations d'animaux sauvages subissent une pression humaine grandissante de par l'introduction de nombreuses et diverses sources de stress dans l'environnement (Munns 2006). En effet, les modifications soudaines du paysage, l'introduction d'espèces exotiques, les échanges de pathogènes avec la faune domestique, l'apport de toxiques et les dérangements provoqués par les activités humaines représentent autant de sources potentielles de stress pour la faune sauvage (Munns 2006). La survie des individus d'une espèce dépend largement de la façon dont ils réagissent à de telles menaces dans leur environnement. En effet, de tels facteurs peuvent impacter directement la survie des organismes, par exemple par le développement de maladies liées à la mise en contact avec un nouveau pathogène. Cependant, ils peuvent également avoir un effet indirect sur les individus, de par le détournement de ressources énergétiques vers la réponse au stress au détriment d'autres voies métaboliques, telles que la croissance ou la reproduction, ou encore par l'altération du comportement des animaux vers l'évitement (e.g. évitement des habitats risqués) ou la gestion des facteurs de stress (e.g. automédication anti-parasitaire) au détriment d'autres comportements importants pour leur valeur adaptative (alimentation, recherche d'un partenaire sexuel) (e.g. Creel *et al.* 2005 ; Creel *et al.* 2007 ; Benhaïem *et al.* 2008).

En 1999, Brown introduit le concept d'Ecologie de la peur, qui consiste à étudier le comportement des animaux en réponse au risque de prédation (effets indirects non-létaux)

et leur conséquence en termes de valeur adaptative individuelle. Des études récentes ont ainsi mis en lumière l'enjeu de considérer de tels effets indirects (non-létaux) sur les populations proies, ceux-ci dépassant souvent l'impact des effets directs létaux (Creel & Christianson 2008). Face à un risque ou un stress, les animaux peuvent ainsi adopter différentes stratégies comportementales. Par exemple, des individus peuvent sélectionner des habitats riches en ressources dans lesquels les sources de stress sont plus importantes, alors que d'autres vont éviter les habitats stressant pour sélectionner des habitats plus sûrs mais moins riches en termes de ressources (Chapitre III ; Martin & Réale 2008). Ces stratégies comportementales peuvent représenter des coûts conséquents pour les organismes (dans notre exemple, un coût alimentaire du fait de l'évitement des habitats risqués riches en ressources) et avoir des répercussions importantes sur la valeur adaptative des individus. De nombreux exemples ont ainsi permis d'illustrer l'impact des effets indirects du risque de prédation sur les patrons d'activité (Keuling *et al.* 2008 ; Ohashi *et al.* in press), d'utilisation des habitats (Blumstein & Daniel 2002; Heithaus & Dill 2002 ; Bonnot *et al.* 2013) ou encore sur les patrons d'alimentation (Verdolin 2006; Ylönen *et al.* 2006). Certaines de ces études ont mis en évidence l'impact physiologique et phénotypique de telles stratégies comportementales, la perte de poids étant l'une des conséquences les plus connues (Lima 1986 ; Pérez-Triset *al.* 2004). Récemment, Creel *et al.* (2007) ont pu corrélérer la pression de prédation (induite par les loups, *Canis lupus*), les stratégies anti-prédatrices adoptées (vigilance, utilisation des habitats, alimentation, agrégation) et les capacités reproductrices (taux de progestérone dans les fèces et taux de recrutement des faons) de cerfs élaphe femelles (*Cervus elaphus*).

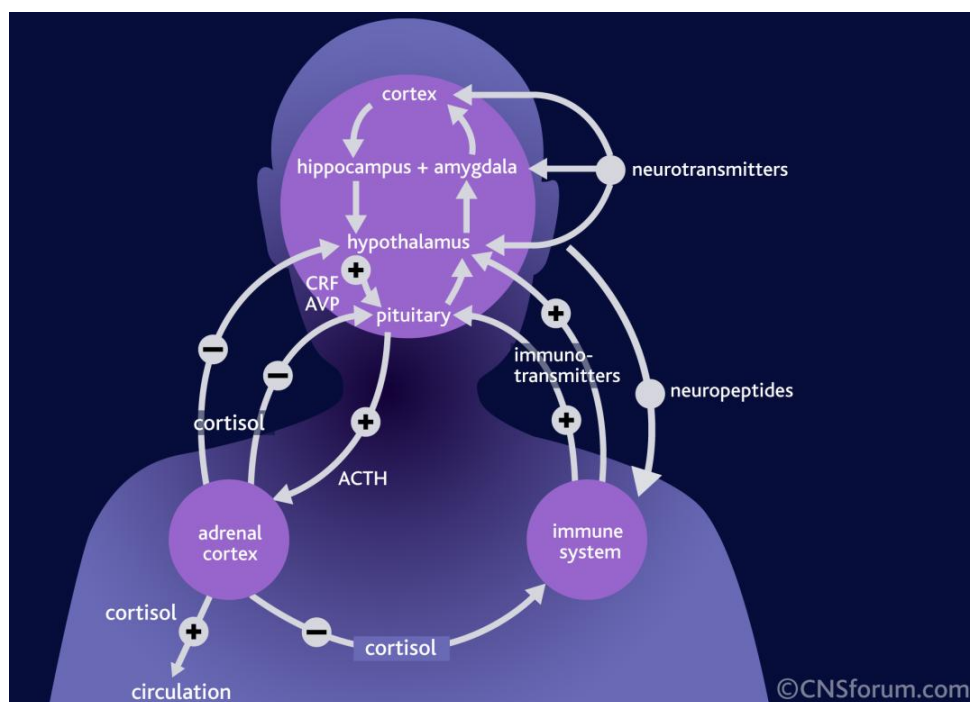
Le stress permet donc aux individus de réagir à une situation perturbante, en procurant à l'organisme l'énergie nécessaire à une réaction rapide et efficace. En effet, dès qu'un stress apparaît, cela engendre l'activation de l'hypothalamus, qui va lui-même activer le système nerveux sympathique autonome ce qui provoque la sécrétion d'adrénaline par les glandes surrénales. Lorsqu'elle est activée par un stress, l'adrénaline est une hormone responsable notamment de l'augmentation de la pression artérielle, permettant un afflux sanguin vers les muscles, du rythme cardiaque, de la température corporelle, du rythme respiratoire et



provoque la dilatation des pupilles. L'ensemble de ces réactions permet de réagir rapidement et efficacement à un stress donné, c'est la phase d'urgence. Si l'agent stressant perdure, le système endocrinien prend la relève pour mobiliser des énergies de l'ensemble du corps. C'est la phase de résistance. A ce moment-là, l'hypothalamus sécrète le CRH (*Corticotropin-Releasing Hormone*) qui induit la sécrétion d'ACTH (*AdrenoCorticoTropin Hormone*) par l'hypophyse. L'ACTH active les glandes surrénales qui sécrètent alors les glucocorticoïdes. Le cortisol, ou hydrocortisone, est un des deux glucocorticoïdes sécrétés naturellement par les organismes, avec la cortisone. Ces hormones sont responsables de la gestion des situations de stress et de l'allostase, soit la capacité de l'organisme à maintenir une certaine stabilité dans le changement, par exemple *via* la transformation des matières grasses en sucre pour fournir à l'organisme l'énergie dont il a besoin pour faire face au stress.

La réponse normale au stress, auxquelles appartiennent ces deux phases d'urgence et de résistance, fait partie intégrante de la gamme de variation normale de l'organisme. Parce que l'organisme n'a pas des réserves d'énergie inépuisables, si le facteur de stress persiste, le stress chronique peut induire une altération de l'allostase. Pour rétablir les conditions basales, les glucocorticoïdes, et notamment le cortisol circulant, ont un effet de rétrocontrôle inhibiteur du système hypothalamo-hypophysaire *via* l'inhibition de la CRH et de l'ACTH (Fig. 1). Cependant, le cortisol induit également une inhibition du système immunitaire. Ainsi, une sécrétion constante de glucocorticoïdes dans l'organisme suite à des expositions répétées au stress (stress chronique), peut donc induire des effets délétères au long terme sur les capacités neurocognitives, immunitaires et physiologiques des organismes. Par exemple, les stress sociaux chroniques induits par des comportements agressifs répétés entre conspécifiques, peuvent affecter la reproduction des individus par l'intermédiaire de modifications profondes du système hormonal (Marchlewska-Koj 1997). Il a ainsi été montré que le comportement agressif entre conspécifiques, accru au sein de populations à fortes densités, pouvait retarder la maturation sexuelle des juvéniles et diminuer le succès reproducteur des adultes chez diverses espèces de rongeurs (Marchlewska-Koj 1997).

Figure 1



**Fig. 1 :** Représentation schématique du système de sécrétion du cortisol, impliquant l'axe hypothalamo-hypophyso-surrénalien et les hormones CRH et ACTH. Sont également représentées les boucles de rétrocontrôle négatif du cortisol sur l'axe hypothalamo-hypophysaire et sur le système immunitaire (en couleur). Schéma issu de CNSforum.com, Lundbeck Institute.

En Europe, la plupart des populations d'ongulés sauvages connaissent une expansion démographique et géographique importante ces dernières décennies (Apollonio *et al.* 2010 ; Andersen *et al.* 1998). Du fait de la croissance concomitante des populations humaines, les confrontations entre hommes et ongulés sauvages sont de plus en plus fréquentes, et les activités humaines sont devenues une source importante de dérangement et de stress pour les populations sauvages (Munns 2006 ; Frid & Dill 1990). En effet, l'urbanisation et l'intensification de l'agriculture répondent à l'augmentation des activités anthropiques et aux besoins toujours plus importants des hommes en ressources, notamment dans les paysages agricoles modernes dominés par la présence humaine (Sotherton 1998 ; Benton *et al.* 2003). Ces phénomènes sont accompagnés d'une diminution de la disponibilité des habitats refuges (bois) pour la faune sauvage et d'une augmentation des dérangements liés à la proximité des activités anthropiques (Robinson & Sutherland 2002 ; Munns 2006 ;

Markovchick-Nicholls *et al.* 2008). La forte hétérogénéité spatiale et la fragmentation des habitats, notamment boisés, peuvent représenter des sources importantes de stress pour la faune sauvage, créant un paysage du stress hétérogène (Laundré *et al.* 2001 ; Banks *et al.* 2007)

Dans notre étude, nous nous sommes intéressés au niveau de stress dans une population de chevreuils, dont les individus occupent des paysages variés en termes de structure et de composition des habitats. Tout comme des mesures du comportement spatial et alimentaire peuvent permettre de définir un « paysage de la peur » pour les populations (Laundré *et al.* 2001), nous avons voulu mettre en évidence un « paysage du stress » dans une population de chevreuils vivant dans un milieu fortement anthropisé, via une mesure physiologique du stress (taux de métabolites fécaux des glucocorticoïdes). L'analyse des métabolites des glucocorticoïdes dans les fèces est une méthode non-invasive qui permet de mesurer l'activité adrénocorticale des individus, et donc leur stress. La population de chevreuil étudiée vit dans un paysage agricole anthropisé et hétérogène, fournissant un gradient de paysages très contrastés en termes d'ouverture du milieu. Selon la proportion et la fragmentation des milieux boisés, nous pouvons distinguer trois types de secteurs allant du secteur totalement boisé à un secteur très ouvert avec très peu de milieux boisés, en passant par un secteur intermédiaire composé de réseaux de bois et de haies fragmentés. Nous avons donc prédit que les chevreuils vivant dans les milieux les plus ouverts doivent avoir un taux de cortisol plus élevé que les individus occupant des milieux plus boisés et donc moins soumis aux dérangements provoqués par les activités humaines. De plus, les chevreuils occupant des zones ouvertes avec de fortes proportions d'infrastructures anthropiques (routes, habitations humaines) devraient être plus soumis à des stress réguliers et donc avoir des niveaux de cortisol plus élevés. Dans notre étude nous nous sommes intéressés à deux échelles spatiales, une échelle locale, au niveau du domaine vital, représentative des habitats utilisés quotidiennement par le chevreuil et une échelle plus large, au niveau des secteurs, représentative de l'ensemble des habitats disponibles pour les chevreuils dans un environnement relativement proche. Nous avons également testé l'effet du sexe sur les taux des métabolites fécaux des glucocorticoïdes, sous l'hypothèse qu'il n'y ait pas de différence entre les sexes, du fait du faible dimorphisme de l'espèce. Nous avons aussi testé l'effet du temps (en termes de jour) sur les quelques mois

sur lesquels s'étalent l'échantillonnage (entre Novembre et Mars). Cette période étant relativement stable du point de vue du cycle de reproduction du chevreuil et du risque de prédation (chasse jusque fin février), nous ne nous attendons pas spécialement à observer un effet du temps sur les variations des taux des métabolites des glucocorticoïdes.

Ce travail pourrait nous permettre de mettre en évidence un paysage global du stress pour les populations de grands herbivores soumis aux activités anthropiques et ainsi de mieux comprendre le rôle du stress dans le fonctionnement des populations sauvages.

## **MATERIELS ET METHODES**

### **1. Site d'étude et population**

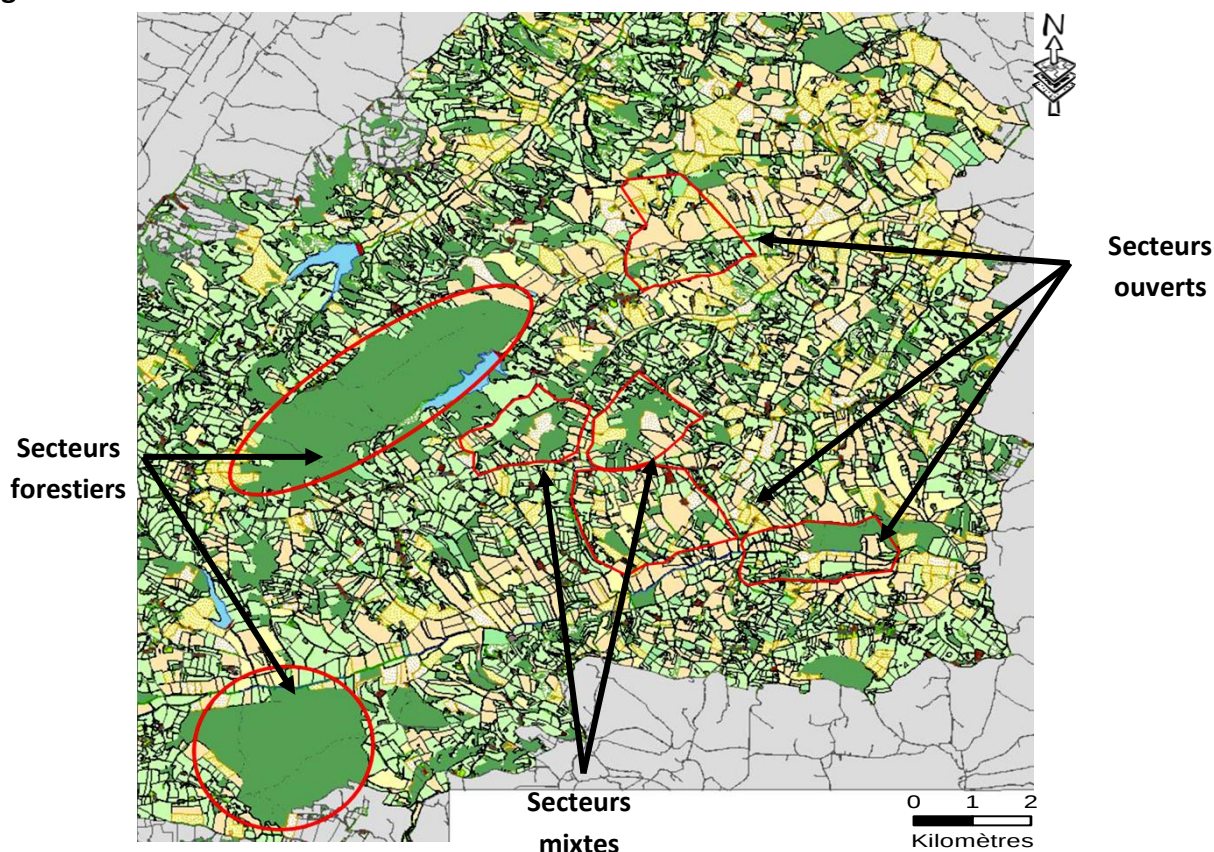
La population de chevreuils étudiée est située dans un site d'environ 12000 ha dans une zone rurale des vallées et coteaux de Gascogne dans le Sud-Ouest de la France (N43°17, E0°53). Le site d'étude appartient à une plateforme LTSER (*Long-Term Socio-Ecological Research*) qui en fait un site d'intérêt pour différentes études écologiques et sociales sur le long-terme et à grande échelle spatiale. Ainsi, la population de chevreuils sur ce site est suivie depuis plus de 15 ans. Ce suivi nous a permis notamment d'observer l'augmentation de l'abondance des chevreuils sur le site. Aujourd'hui la densité de chevreuils est estimée à environ 9,3 chevreuils pour 100 ha en milieu ouvert par capture-marquage-recapture (Hewison *et al.* 2007). En milieu forestier la densité est plus forte, nous l'estimons à plus de 30 chevreuils pour 100 ha, mais la mesure est moins fiable qu'en milieux ouverts (Hewison *et al.* 2007).

Depuis 2001, des captures hivernales sont organisées afin de poser des colliers GPS (*Global Positioning System*) ou VHF (*Very High Frequency*) sur les chevreuils capturés. Ces captures sont également l'occasion de prélever un certain nombre de mesures morphologiques et physiologiques, notamment chaque individu est pesé, sexé et l'âge est estimé (en classes d'âge : juvéniles <1an, sub-adultes 1-2ans et adultes >=2ans). En 2008, 2010 et 2011, des fèces ont été récoltées pour doser le taux de métabolites de

glucocorticoïdes (cortisol ; cf ci-dessous 2. Récolte des fèces et Analyse des métabolites fécaux des glucocorticoïdes). Tous les individus sont ensuite relâchés dans leur milieu naturel et ceux équipés d'un collier GPS ou VHF peuvent être suivis tout au long de l'année.

Le site d'étude est composé de deux massifs forestiers (Fabas et Mauboussin, 672 et 463 hectares respectivement) et d'une quantité importante de petits patches forestiers (environ 1300 patches d'une taille moyenne de  $1.5 \pm 4.0$  ha) qui couvrent environ 20% de la surface du site mais réparties d'une façon très hétérogène (Fig. 2). Le reste du site d'étude est marqué par les activités humaines, notamment agricoles et d'élevage, et est composé majoritairement de prairies pour le fourrage des animaux d'élevage (37.2%) et de cultures (31.6%). Les haies occupent environ 4% de la surface totale. Les plantes cultivées sont assez diversifiées et sont communément représentées par le sorgho (*Sorghum bicolor*), le maïs (*Zea mays*), le blé (*Triticum sp.*), l'orge (*Avena sativa*), le tournesol (*Helianthus annuus*), le colza (*Brassica napus*), le soja (*Glycine max*), la luzerne (*Medicago sativa*) et le ray-grass (*Lolium perenne*). Le site d'étude est divisé en trois secteurs contrastés, reflétant différents type de paysages, au sein desquels les chevreuils sont capturés sur 7 sites de captures entre Janvier et Février (Fig. 2). Avant 2009, le secteur forestier était représenté par le site de la forêt de Fabas au Nord du site d'étude. A partir de 2009, les captures en milieu forestier ont été faites sur le site de la forêt de Mauboussin, plus au Sud. Le secteur mixte est représenté par deux sites de capture partiellement boisés, composés à 21% de bois et à 72% de prairies et cultures. Enfin, le secteur ouvert est représenté par trois sites de capture dans des milieux majoritairement agricoles avec peu de bois. Dans ce dernier secteur, la proportion de bois ne représente que 8% de la surface totale, alors que 80% sont occupés par les prairies et les cultures.

Figure 2



**Fig.2** : Représentation cartographiée des sept sites de captures de chevreuil (délimités en rouge) échantillonnés depuis 2008 répartis en trois secteurs différents représentatifs de l'ouverture du paysage (vert foncé : bois, vert clair : prairie, jaune : culture) (N 43°17, E 0°53).

Sur l'ensemble du site, la présence humaine est importante, que ce soit sous la forme de petits villages, de fermes ou de maisons isolées. Les chevreuils sont donc soumis à une forte pression anthropique du fait des activités humaines et des infrastructures mises en place pour leur réalisation. Ainsi, le réseau routier, composé notamment de routes secondaires, est important et couvre l'ensemble du site d'étude. La population de chevreuils est également chassée par battues à partir du second dimanche de Septembre et jusque fin Février. En été, le Chevreuil peut également être chassé à l'approche ou à l'affût (entre le 1<sup>er</sup> Juin et l'ouverture générale de la chasse).

### 2. Récolte des fèces et Analyse des métabolites fécaux des glucocorticoïdes

Durant trois années (2008, 2010 et 2011), des échantillons de fèces ont été récoltés suivant deux méthodes. La première a permis de récolter les échantillons de 141 individus différents capturés lors des captures hivernales entre Décembre et Mars de chaque année. La seconde consistait à récolter des fèces d'individus observés en milieu naturel. Suivant cette méthode, 64 individus différents ont été échantillonnés entre Novembre et Avril. Pour éviter la dégradation des métabolites du cortisol dans les fèces, seuls des échantillons frais ont été récoltés. Une fois les fèces récoltées, elles sont conservées au frais, dans une glacière avec des pains de glace, le temps de les déposer dans un congélateur à environ -18°C, en attendant l'analyse. Les échantillons sont analysés par une méthode immuno-enzymatique (EIA) qui permet de mesurer la densité de 11,17-dioxoandrostanes, un groupe de métabolites du cortisol, dans 0,5 g de fèces (voir Dehnhard *et al.* 2001 pour plus de détails sur la méthode). Cette méthode a été testée et validée sur le chevreuil. Suivant une expérience menée par Dehnhard *et al.* (2001), le pic de métabolites du cortisol est atteint entre 6h et 22h après un évènement stressant, avec une moyenne de 9h. Le retour à un niveau basal de métabolites de cortisol dans les fèces se fait en environ 30h. Ainsi le dosage de métabolites dans les fèces représente le statut hormonal des animaux avant l'évènement de capture ou avant le dérangement de l'observation. Contrairement au dosage du cortisol dans le sang qui fournit un niveau de stress instantané, la mesure des métabolites du cortisol dans les fèces permet d'obtenir le niveau global de stress accumulé par l'animal sur les précédentes heures et représente une mesure plus appropriée du niveau de stress basal des animaux échantillonnés.

### 3. Analyses spatiales

Afin de décrire la composition du paysage, nous nous sommes intéressés à deux échelles spatiales : à l'environnement local des individus, au sein de leur domaine vital, et à une échelle plus large correspondant aux secteurs de captures (cf Fig.2). L'occupation du sol de chaque parcelle (dont les limites ont été créées à partir de photographies aériennes) est renseignée chaque année après visite sur le terrain dans un système d'information géographique (ArcView GIS 3.3 ESRI 2002). Cela nous permet donc d'obtenir la composition

en habitats (bois, haies, cultures, prairies) d'une surface donnée. Les différents types d'habitats ont été classés en trois catégories : 'couvert' (regroupant les bois et les haies), 'ouvert' (regroupant les cultures, les prairies, les jachères et les friches) et 'humain' (regroupant les facteurs anthropiques, soient les proportions de routes et d'habitations humaines et toutes les infrastructures humaines).

Sur l'échelle la plus large, au niveau des secteurs de capture, la composition en habitats a été décrite pour l'ensemble de l'aire couverte par le site de capture sur lequel le chevreuil a été capturé (Fig. 2). Cela permet de refléter l'ensemble des habitats potentiellement disponibles pour un individu dans et à proximité de son lieu de vie habituel. Dans les analyses, nous avons utilisé le secteur défini selon trois modalités : fermé, mixte et ouvert (Fig. 2), basées sur ces compositions en habitats.

A une échelle locale, pour rendre compte de l'environnement proche expérimenté par les chevreuils, nous avons décidé de décrire la composition en habitats du paysage sur une aire circulaire de 20 ha au sein du domaine vital du chevreuil. Cette surface correspond à la taille moyenne de l'aire centrale (Kernel à 50%) des domaines vitaux hivernaux (entre Novembre et Mars) estimés pour l'ensemble des individus échantillonnés et équipés de colliers GPS sur la zone d'étude, à l'aide de la librairie 'adehabitat' (Calenge 2006) du logiciel R (R Development Core Team 2010). Pour rendre compte au mieux de l'environnement dans lequel vivent les chevreuils, nous centrons cette surface sur le barycentre du lieu de vie des individus. Ainsi, cette surface décrit l'environnement expérimenté par les chevreuils dans un rayon de 252 mètres autour du barycentre de leurs localisations. Ce barycentre est calculé différemment selon que les individus sont équipés de colliers GPS ou VHF. Les colliers GPS (12 Channel Lotek 3300) sont programmés pour obtenir une localisation GPS toutes les six heures (à 06:00, 12:00, 18:00 et 00:00 h GMT). Afin d'améliorer la précision des localisations obtenues, une correction différentielle est tout d'abord appliquée (Adrados *et al.* 2003). Pour la suite des analyses, nous avons également retiré du jeu de données les localisations GPS visiblement aberrantes, les événements de dispersion pour les jeunes individus qui font une dispersion natale, et les huit premiers jours de suivis après l'évènement de capture (du fait d'une altération potentielle du comportement spatial des animaux à cause du stress important occasionné par la capture, Morellet *et al.* 2009). Les coordonnées du barycentre

de l'ensemble des données GPS récoltées en hiver (entre Octobre et Mars) sont ensuite déterminées pour chaque individu, en calculant simplement la moyenne des latitudes et la moyenne des longitudes des localisations GPS. Pour les individus équipés de colliers VHF, le barycentre est placé manuellement sur une carte en fonction des localisations effectuées lors du suivi des individus. Nous avons comparé les estimations manuelles (VHF) et calculées (GPS) des barycentres pour 20 animaux pour lesquels nous avons à la fois un suivi VHF et GPS, ceci afin de nous assurer que le biais entre les deux méthodes d'estimation n'était pas trop important. Ce qui est le cas, vu que l'écart moyen entre les barycentres suivant les deux types d'estimation est d'environ 300 mètres en moyenne ( $\pm 210$  mètres).

Certains individus n'ont pas été suivis par GPS ou par VHF sur la même année que les échantillonnages de cortisol. Le Chevreuil étant un animal sédentaire et fidèle à son territoire la majorité de sa vie, si des individus ont été équipés d'un collier GPS ou VHF dans les années précédentes, nous avons estimé le barycentre sur ces anciens suivis, à condition que l'animal n'ait pas changé de catégorie d'âge (passé de juvénile à adulte).

#### 4. Analyses statistiques

Notre but était de tester l'effet des composantes du paysage sur les niveaux de stress des chevreuils. Pour cela, nous avons corrélié les dosages de métabolite du cortisol dans les fèces aux composantes du paysage à deux échelles spatiales, au niveau local et au niveau du secteur de capture. Avant toute analyse, nous avons transformé les données de dosages des métabolites du cortisol par une transformation logarithmique afin que nos données suivent une distribution normale.

Premièrement, nous avons utilisé des modèles additifs généralisés (Hastie & Tibshirani 1990) pour tester si les niveaux de métabolites du cortisol varient en fonction de la composition du paysage à l'échelle du secteur de capture (trois modalités reflétant le gradient d'ouverture du paysage disponible sur le site d'étude : ouvert, mixte, fermé) et du sexe (deux modalités : mâle et femelle). Afin de tenir compte de la variation des niveaux de cortisol dans le temps, nous avons également inclus dans les modèles une variable 'jour', transformée par une fonction *spline* de lissage, représentant le nombre de jours écoulés depuis la date du premier échantillonnage. Enfin, nous avons voulu contrôler l'effet de

l'année d'échantillonnage (trois modalités : 2008, 2010 ou 2011). Chaque variable a été intégrée comme variable simple, et nous n'avons pas testé d'interactions puisque nous n'avons pas d'hypothèses biologiques associées. Ces modèles ont également été comparés au modèle nul (Table 1).

A l'échelle plus locale, les mêmes modèles ont été réalisés, où l'on a inclus des variables de proportions des différents habitats disponibles dans l'aire de 20 ha dans le cœur du lieu de vie des chevreuils, à la place des secteurs. Ces proportions ont été regroupées en trois modalités : '%couvert', '%ouvert' et '%humain'. Ainsi, nous avons testé la variation du cortisol en fonction des proportions de ces trois catégories d'habitats dans l'environnement, du sexe, de l'année d'échantillonnage et du nombre de jours écoulés depuis le début de l'échantillonnage (variable jour lissée par une fonction *spline*) (Table 2).

Pour chaque jeu de modèles, nous avons utilisé le critère d'information d'Akaike (AICc; Burnham & Anderson 1998) pour comparer et sélectionner le meilleur modèle compte tenu des critères de sélection (Table 1 et Table 2). La valeur la plus faible d'AICc reflète le meilleur compromis entre la précision et la complexité du modèle. Nous avons également considéré tous les modèles associés à des valeurs d'AICc dont la différence avec la valeur d'AICc du meilleur modèle est inférieure à 2 ( $\Delta AICc$ , Table 1 et Table 2). Tous les modèles additifs généralisés ont été réalisés à l'aide de la fonction 'gam' disponible sous la librairie 'mgcv' (Wood 2011) implémenté dans le logiciel R (R Core Team 2010).

## RESULTATS

### 1. Variation des glucocorticoïdes à l'échelle des secteurs de capture

#### • Echantillonnage 2008-2010-2011

Du fait de données manquantes pour certains échantillons, 162 individus ont été utilisés dans cette analyse, dont 59 mâles et 103 femelles. Parmi les secteurs, le secteur ouvert est le plus largement échantillonné avec 81 individus prélevés, les secteurs mixte et fermé sont respectivement représentés par 39 et 42 échantillons.

La sélection parmi les 8 modèles additifs généralisés testés (Table 1) a révélé que le modèle le plus supporté par les critères de sélection d'Akaike est le modèle contenant l'effet de l'année, en plus de l'effet du temps ('jour') (AICc=242,11). Nous avons également considéré le modèle contenant l'effet du sexe, en plus des variables 'année' et 'jour', puisque la différence de l'AICc avec le meilleur modèle est inférieure à 2 (AICc = 243,76). La variation des niveaux de cortisol en fonction du nombre de jours écoulés depuis le début de l'échantillonnage montrent que les dosages les plus bas sont observés sur la période entre mi-novembre et mi-décembre (Fig. 3). Au contraire une nette augmentation est observée à partir de mi-février.

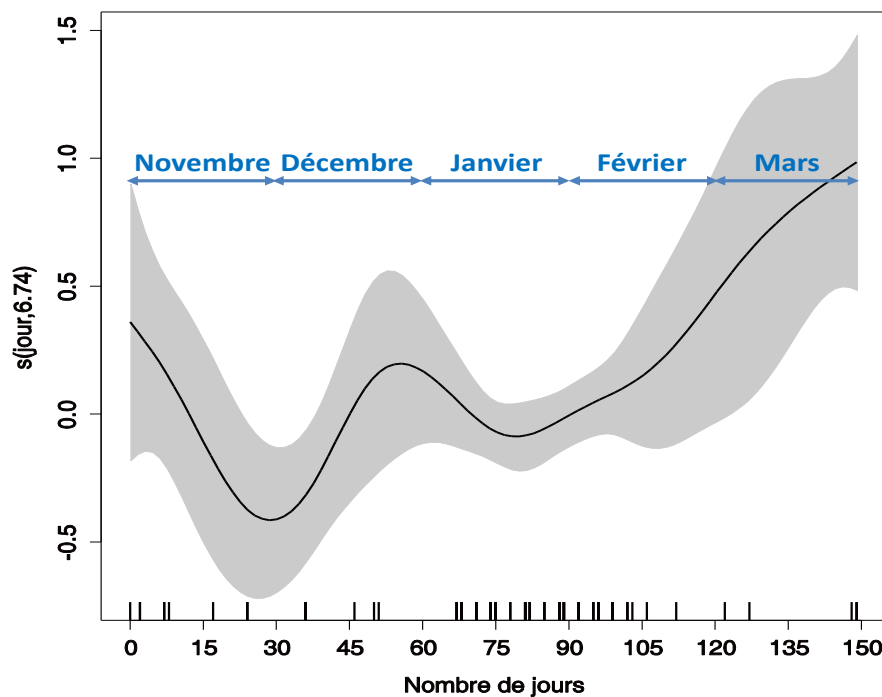
| Echantillonnage 2008-2010-2011   |               |               | Echantillonnage 2010-2011 |               |
|----------------------------------|---------------|---------------|---------------------------|---------------|
| Modèles                          | AICc          | $\Delta$ AICc | AICc                      | $\Delta$ AICc |
| <b>s(jour) + année</b>           | <b>242,11</b> | <b>0,00</b>   | <b>129,72</b>             | <b>0,00</b>   |
| <b>s(jour) + année + sexe</b>    | <b>243,76</b> | <b>1,65</b>   | <b>130,80</b>             | <b>1,08</b>   |
| <b>s(jour) + année + secteur</b> | 246,68        | 4,57          | <b>131,51</b>             | <b>1,79</b>   |
| s(jour) + année + sexe + secteur | 248,35        | 6,24          | 132,04                    | 2,32          |
| s(jour) + secteur                | 353,08        | 110,97        | 139,42                    | 9,71          |
| s(jour) + sexe + secteur         | 353,93        | 111,82        | 140,07                    | 10,4          |
| s(jour)                          | 355,09        | 112,98        | 136,44                    | 6,72          |
| s(jour) + sexe                   | 356,42        | 114,31        | 135,44                    | 5,72          |

**Table 1:** Table récapitulative des différents modèles additifs généralisés testés pour analyser la variation du cortisol en fonction du nombre de jours écoulés (*s(jour)*, le 's' représente la transformation *spline* de lissage), du sexe (mâle, femelle), du secteur (ouvert, mixte et fermé) et de l'année d'échantillonnage (2008, 2010, 2011). Les modèles sont classés en fonction de leur valeur d'AICc. Les classements pour l'analyse comprenant toutes les années d'échantillonnage (2008, 2010 et 2011) ainsi que pour l'analyse sur 2010 et 2011 seulement sont récapitulés. Les meilleurs modèles selon les critères de sélection d'Akaike sont indiqués en gras. Le  $\Delta$ AICc correspond à la différence entre les valeurs d'AICc par rapport au modèle sélectionné.

Les modèles montrent également que les patrons de cortisol varient en fonction de l'année d'échantillonnage et également en fonction du sexe dans une moindre mesure. En effet, nous avons une importante différence dans les niveaux de cortisol selon l'année d'échantillonnage, avec des valeurs bien inférieures pour l'année 2008, et les plus fortes en 2011 (Fig. 4). Les mâles tendent également à avoir des niveaux de cortisol plus élevés que les femelles, mais cette différence est minime (Fig. 4).

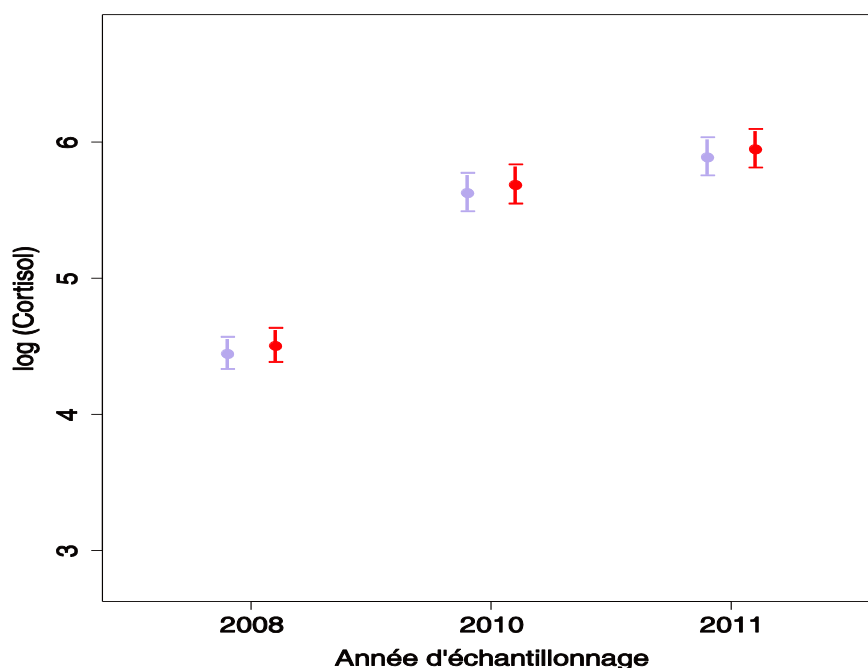
Compte tenu de la variation importante entre les échantillons récoltés en 2008 et ceux récoltés en 2010-2011, nous avons voulu observer les patrons de variations des niveaux de cortisol au sein des années 2010-2011, afin de s'assurer que cette différence entre les années ne masque pas d'autres patrons plus subtils.

**Figure 3**



**Fig. 3 :** Représentation de la variation des dosages de cortisol en fonction du nombre de jours écoulés dans l'année depuis le premier échantillonnage. Sur l'axe des ordonnées, la variable  $s(\text{jour}, 6.74)$ , i.e. le nom de la variable indépendante 'jour' lissée par une fonction *spline* avec le nombre de degrés de liberté, représente les niveaux de cortisol prédits, lissés et centrés.

Figure 4



**Fig. 4 :** Variation des dosages de cortisol, transformés par une fonction logarithmique, en fonction de l'année d'échantillonnage en abscisse et du sexe des individus (femelles en violet et mâles en rouge).

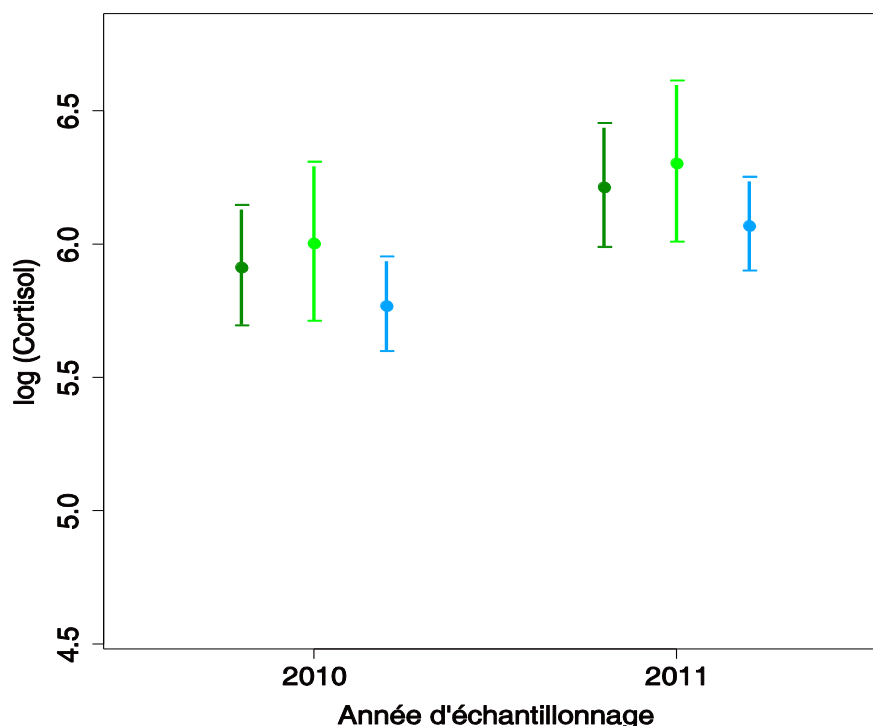
#### • Echantillonnage 2010-2011

En ne retenant que les échantillons prélevés en 2010 et 2011, 95 individus peuvent être utilisés pour les analyses, dont 60 femelles et 35 mâles. Les secteurs ouverts, mixte et fermé sont respectivement représentés par 36, 33 et 26 échantillons.

Parmi les modèles testés, identiques à ceux des analyses précédentes sur l'ensemble des années d'échantillonnage, la sélection de modèles par AICc retient le même modèle que précédemment comme étant le meilleur, soit le modèle incluant l'effet du temps ('jour') et l'effet de l'année d'échantillonnage (Table 1). Les modèles incluant en l'effet du sexe d'une part (AICc=130,8), et l'effet du secteur de capture d'autre part (AICc=131,5), sont également considérés puisque leurs valeurs d'AICc associées est proche de celle du meilleur modèle (<2). Là encore, nous pouvons observer que les mâles ont des taux de cortisol légèrement plus élevés que les femelles (résultats non montrés). De même, la variation entre les années d'échantillonnage va dans le sens d'une augmentation des niveaux de cortisol en 2011 par rapport à 2010 (Fig. 5). En considérant le troisième modèle sélectionné, le secteur de

capture, représentatif d'un paysage expérimenté par les chevreuils à large échelle, a un effet sur les patrons de variation dans les niveaux de cortisol. En effet, les niveaux de cortisol semblent légèrement plus élevés dans le secteur mixte, notamment par rapport au secteur le plus ouvert dans lequel on retrouve les niveaux les moins élevés, ce qui était contraire à notre hypothèse initiale.

**Figure 5**



**Fig. 5 :** Variation des dosages de cortisol (transformés par une fonction logarithmique) selon le secteur de capture représentatif d'un gradient d'ouverture du paysage : fermé (boisé ; vert foncé), mixte (partiellement boisé ; vert clair) ou ouvert (très fragmenté et composé majoritairement de cultures ; bleu) et selon l'année d'échantillonnage.

## 2. Variation du cortisol à échelle locale

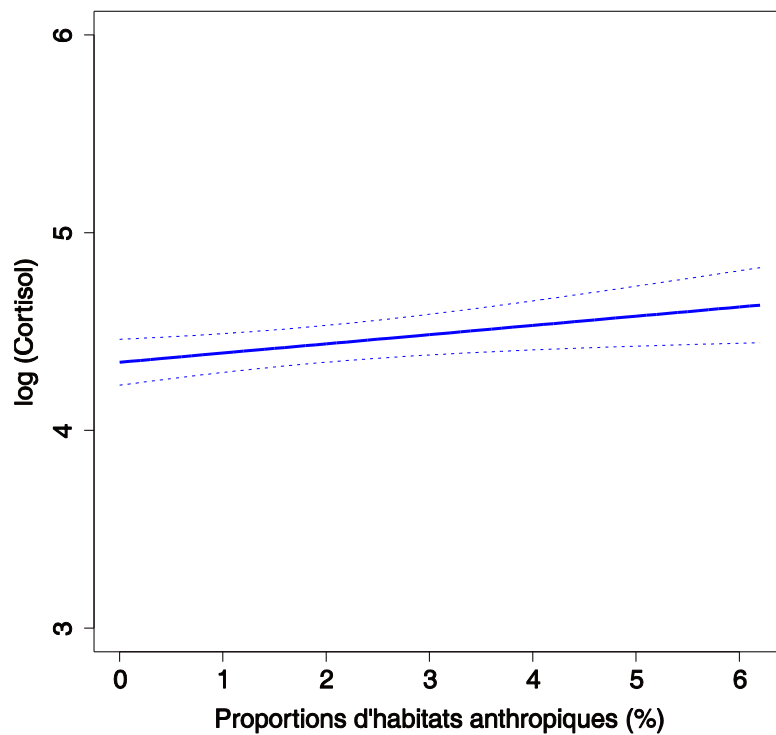
### • Echantillonnage 2008-2010-2011

Les analyses effectuées à une échelle plus locale, tenant compte non plus d'un secteur relativement large dans lequel plusieurs chevreuils ont été capturés mais du cœur du domaine vital de chaque individu, ont été réalisées sur 135 individus pour lesquels des données GPS ou VHF étaient disponibles, dont 88 femelles et 48 mâles. Le nombre

d'échantillons récoltés est assez homogène entre les années : respectivement 51, 40 et 44 en 2008, 2010 et 2011.

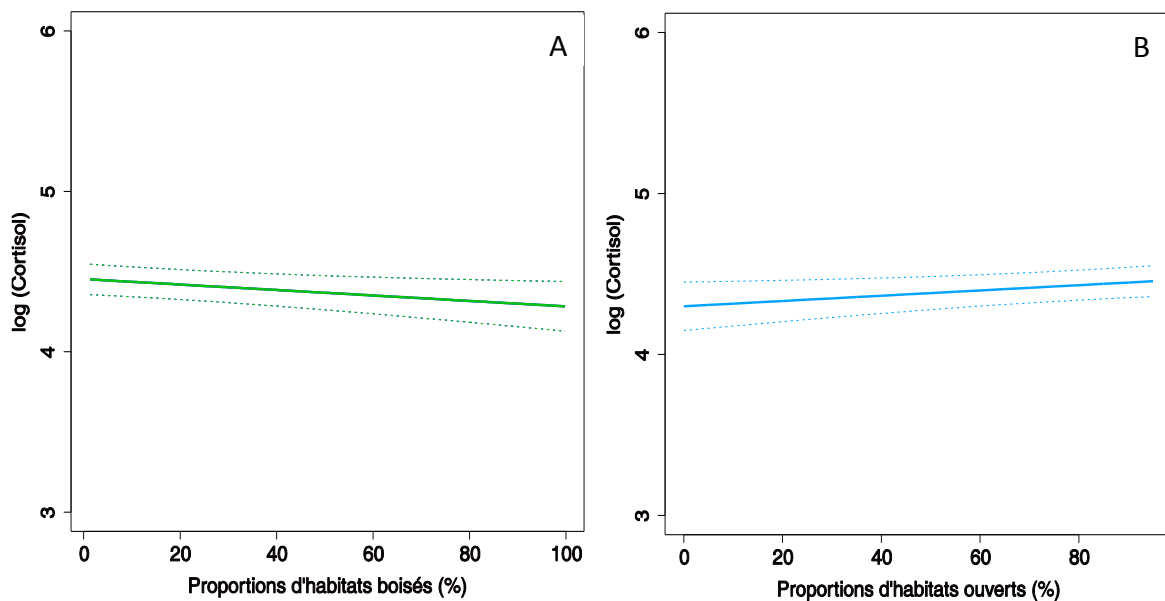
Parmi les 26 modèles additifs généralisés testés (Table 2), celui incluant la période de l'année ('jour') et l'année d'échantillonnage en effets simples est le plus supporté par les critères de sélection d'Akaike ( $AICc=206,9$  ; Table 2). Les modèles contenant respectivement les proportions d'habitats anthropiques ( $AICc=208,0$ ), les proportions d'habitats boisés ( $AICc=208,1$ ), les proportions d'habitats ouverts ( $AICc=208,3$ ) et le sexe ( $AICc=208,3$ ), en plus des variables 'jour' et 'année', sont également considérés puisqu'ils ont un  $\Delta AICc < 2$  (Table 2). Comme observé précédemment, les niveaux de cortisol varient de façon importante entre les différentes années d'échantillonnage ( $2008 < 2010 < 2011$ ). De même, l'effet du sexe est totalement comparable à celui observé dans les précédents modèles à plus large échelle, avec les mâles ayant des niveaux de cortisol légèrement plus élevés que les femelles. Le deuxième modèle sélectionné révèle un effet de la proportion des habitats anthropiques dans l'aire de 20ha au sein du cœur du lieu de vie des chevreuils sur la variation des niveaux de cortisol (Fig. 6). Comme prédit, on peut en effet observer une augmentation des niveaux de cortisol avec l'augmentation des proportions d'habitats anthropiques dans l'environnement local, correspondant à une variation d'environ 30 ng/g de la concentration des métabolites des glucocorticoïdes dans les fèces. De même, les niveaux de cortisol mesurés tendent à diminuer avec la proportion de bois et à augmenter avec la proportion de milieux ouverts dans l'environnement local (Fig. 7A et B). Ces résultats vont dans le sens de nos prédictions, mais les variations observées sont légères, de l'ordre de 15 ng/g. De même que pour l'analyse sur les secteurs, du fait de la variation importante entre les échantillons récoltés en 2008 et ceux récoltés en 2010-2011, nous avons voulu observer les patrons de variations des niveaux de cortisol au sein des années 2010-2011 seulement.

**Figure 6**



**Fig. 6 :** Variation des dosages de cortisol (transformés par une fonction logarithmique) selon la proportion d'habitats anthropiques (infrastructures humaines) dans l'environnement local des chevreuils.

**Figures 7**

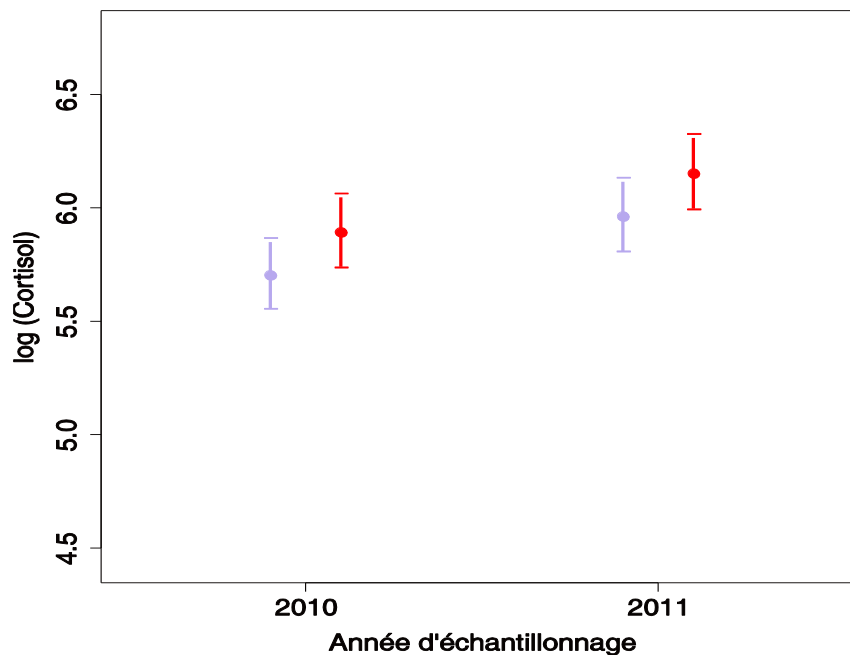


**Fig. 7 A et B :** Variation des dosages de cortisol (transformés par une fonction logarithmique) selon la proportion d'habitats boisés (A) et ouverts (B) dans l'environnement local des chevreuils.

• Echantillonnage 2010-2011

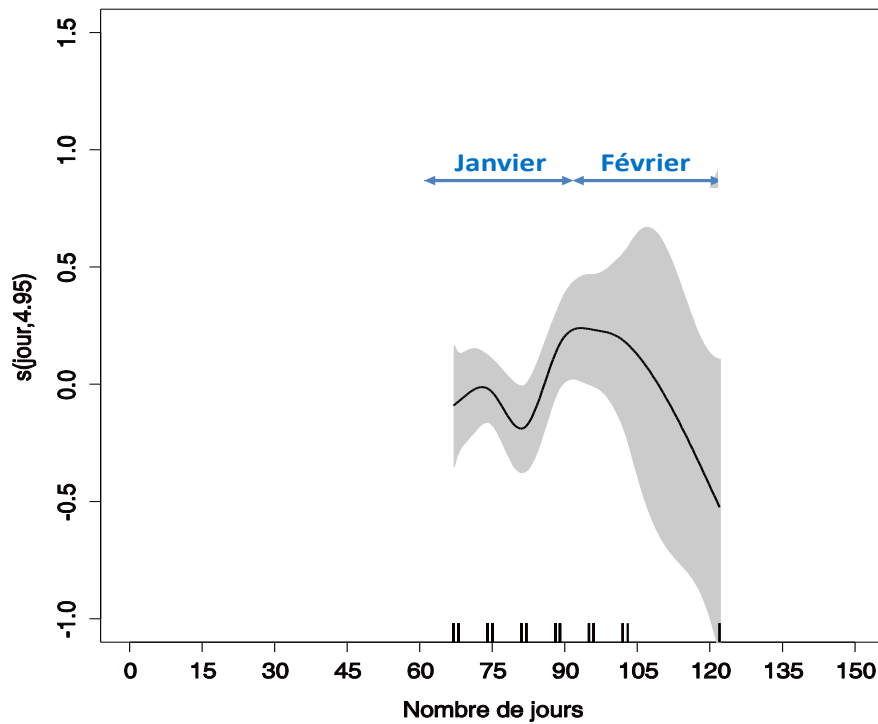
En ne retenant que les échantillons prélevés en 2010 et 2011 pour les analyses faites à une échelle locale, nous disposons de 84 individus, dont 54 femelles et 30 mâles. Parmi les modèles testés, identiques à ceux des analyses comprenant également l'année d'échantillonnage 2008, la sélection de modèles par AICc sélectionne le modèle incluant l'effet du temps ('jour'), l'effet de l'année et l'effet du sexe, comme étant le meilleur modèle (AICc=118,7 ; Table 1). Le modèle incluant seulement l'effet du temps ('jour') et de l'année peut également être considéré (AICc=119,3). Aucun effet des variables d'habitats n'est retenu. Comme observé précédemment, les niveaux de cortisol varient entre les années d'échantillonnage (2010<2011 ; Fig. 8) et entre les sexes (femelles<mâles ; Fig. 8). La différence entre les sexes semble cependant légèrement plus marquée que lors des analyses précédentes. En ce qui concerne les patrons de variation du cortisol dans le temps (i.e., en fonction du nombre de jours écoulés ; Fig. 9), ils diffèrent légèrement. En effet, on ne retrouve pas l'augmentation observée à partir de mi-février (jour n° 105) dans les analyses précédentes, puisque les dosages de cortisol tendent à diminuer entre mi-février et début mars (jours 105 à 120 ; Fig. 9).

**Figure 8**



**Fig. 8 :** Variation des dosages de cortisol, transformés par une fonction logarithmique, en fonction de l'année d'échantillonnage et du sexe des individus (femelles en violet et mâles en rouge).

Figure 9



**Fig. 9 :** Représentation de la variation des dosages de cortisol en fonction du nombre de jours écoulés dans l'année depuis le premier échantillonnage. Sur l'axe des ordonnées, la variable  $s(\text{jour}, 7.95)$ , i.e. le nom de la variable indépendante 'jour' lissée par une fonction *spline* avec le nombre de degrés de libertés, représente les niveaux de cortisol prédits, lissés et centrés.

| Echantillonnage 2008-2010-2011                        |               |               | 2010-2011     |               |
|-------------------------------------------------------|---------------|---------------|---------------|---------------|
| Modèles                                               | AICc          | $\Delta$ AICc | AICc          | $\Delta$ AICc |
| <b>s(jour) + année</b>                                | <b>206,18</b> | <b>0,0</b>    | <b>119,27</b> | <b>0,6</b>    |
| s(jour) + année + %Humain                             | 207,11        | 0,9           | 121,03        | 2,3           |
| s(jour) + année + %Boisé                              | 207,21        | 1,0           | 121,29        | 2,6           |
| s(jour) + année + %Ouvert                             | 207,39        | 1,2           | 121,59        | 2,9           |
| <b>s(jour) + année + sexe</b>                         | <b>207,51</b> | <b>1,3</b>    | <b>118,70</b> | <b>0,0</b>    |
| s(jour) + année + %Boisé + %Humain                    | 209,02        | 2,8           | 123,58        | 4,9           |
| s(jour) + année + % Ouvert + %Humain                  | 209,05        | 2,9           | 123,73        | 5,0           |
| s(jour) + année + % Ouvert + % Boisé                  | 209,59        | 3,4           | 121,41        | 2,7           |
| s(jour) + année + % Ouvert + % Boisé + %Humain        | 211,59        | 5,4           | 124,14        | 5,4           |
| s(jour) + année + sexe + % Ouvert + % Boisé + %Humain | 212,63        | 6,5           | 124,46        | 5,8           |
| s(jour) + %Boisé                                      | 307,41        | 101,2         | 126,01        | 7,3           |
| s(jour) + % Ouvert                                    | 307,79        | 101,6         | 126,15        | 7,5           |
| s(jour) + sexe + %Boisé                               | 307,99        | 101,8         | 125,03        | 6,3           |
| s(jour) + sexe + % Ouvert                             | 308,28        | 102,1         | 125,22        | 6,5           |
| s(jour)                                               | 308,70        | 102,5         | 123,57        | 4,9           |
| s(jour) + %Humain                                     | 308,99        | 102,8         | 124,75        | 6,1           |
| s(jour) + %Boisé + %Humain                            | 309,06        | 102,9         | 127,46        | 8,8           |
| s(jour) + % Ouvert + %Humain                          | 309,18        | 103,0         | 127,44        | 8,8           |
| s(jour) + sexe                                        | 309,37        | 103,2         | 122,76        | 4,1           |
| s(jour) + % Ouvert + % Boisé                          | 309,69        | 103,5         | 126,22        | 7,5           |
| s(jour) + sexe + %Boisé + %Humain                     | 309,78        | 103,6         | 126,85        | 8,2           |
| s(jour) + sexe + %Humain                              | 309,80        | 103,6         | 124,12        | 5,4           |
| s(jour) + sexe + %Ouvert + %Humain                    | 309,84        | 103,7         | 126,90        | 8,2           |
| s(jour) + sexe + %Ouvert + % Boisé                    | 310,40        | 104,2         | 126,26        | 7,6           |
| s(jour) + %Ouvert + % Boisé + %Humain                 | 311,54        | 105,4         | 128,29        | 9,6           |
| s(jour) + sexe + %Ouvert + % Boisé + %Humain          | 312,30        | 106,1         | 128,53        | 9,8           |

**Table 2:** Table récapitulative des différents modèles additifs généralisés testés pour analyser la variation du cortisol en fonction du nombre de jours écoulés (*s(jour)*, le 's' représente la transformation *spline* de lissage), du sexe (mâle, femelle), de l'année d'échantillonnage (2008, 2010, 2011) et des proportions des différents habitats : anthropiques ('%Humain'), fermés (%Boisé) et ouverts (%Ouvert). Les modèles sont classés en fonction de leur valeur d'AICc. Les classements pour l'analyse comprenant toutes les années d'échantillonnage (2008, 2010 et 2011) ainsi que pour l'analyse sur 2010 et 2011 seulement sont récapitulés. Les meilleurs modèles selon les critères de sélection d'Akaike sont indiqués en gras. Le  $\Delta$ AICc correspond à la différence entre les valeurs d'AICc par rapport au modèle sélectionné.

## DISCUSSION

### 1. Variation des métabolites des glucocorticoïdes en fonction de la composition et de la structure du paysage

Compte tenu du gradient d'ouverture du paysage important sur notre site d'étude, nous avons émis l'hypothèse que les niveaux des métabolites du cortisol estimés dans les fèces des chevreuils devraient refléter cette variation de la composition et de la structure du paysage, avec les niveaux de cortisol les plus élevés pour les habitats les plus ouverts et fragmentés dans lesquels les chevreuils sont le plus susceptible d'être dérangés.

A l'échelle la plus large, au niveau des secteurs, les taux de métabolites des glucocorticoïdes les plus faibles sont observés dans les secteurs les plus ouverts, fragmentés et anthropisés (Fig. 5), ce qui est cohérent avec notre prédiction. A l'inverse, les taux de MGC les plus élevés sont observés dans les milieux plus fermés, et notamment dans les secteurs partiellement boisés (mixtes). Ceci ne va pas totalement dans le sens de nos attentes, puisque nous supposons que les chevreuils vivant dans un environnement particulièrement boisé, fermé, seraient moins soumis au stress.

A une échelle plus locale, nous avons montré que les niveaux de cortisol augmentaient avec la proportion d'infrastructures humaines présentes à proximité des chevreuils (Fig. 6). De même, il semblerait que les fortes proportions d'habitats boisés tendent à diminuer les dosages de cortisol, et inversement pour les fortes proportions d'habitats ouverts (Fig. 7A et B). Ces résultats vont dans le sens de nos attentes, suggérant l'existence d'un paysage du stress chez les chevreuils, modulé par la composition en habitats de l'environnement et les activités humaines.

Cependant les variations observées sont légères (entre 15 et 30 ng/g de métabolites de cortisol) alors que l'on sait que la variation inter-individuelle est forte. En effet, dans son expérience pour tester l'efficacité de la méthode d'estimation des métabolites du cortisol fécal chez les chevreuils, Dehnhard 2001 a observé une forte variabilité inter-individuelle à la fois du niveau basal de cortisol (entre 31 et 52 ng/g), de la valeur maximale atteinte lors d'un stress (entre 183 et 944 ng/g) et également dans le temps de retour à un niveau normal de stress (entre 6 et 23h) sur les cinq individus testés. De telles variations inter-individuelles des

paramètres physiologiques aussi bien que comportementaux ont été observés chez de nombreuses espèces (Koolhaas *et al.* 1999). Ces différences physiologiques ont parfois été corrélées au tempérament, ou à la personnalité des animaux (i.e. différences inter-individuelles dans les réponses comportementales ou physiologiques qui sont cohérentes dans le temps et à travers les situations ; Réale *et al.* 2010 ; Koolhaas *et al.* 1999). Par exemple Martin & Réale (2008) ont montré que les tamias (*Tamias stratus*) les plus dociles étaient également les moins stressés (niveaux de cortisol plus faible). Par contre ils n'ont pas pu montrer de relation directe entre le cortisol et l'importance de la fréquentation humaine à proximité des terriers. Ils expliquent ce résultat par une habituation aux activités humaines des tamias exposés, ou une absence d'effet des activités humaines sur le stress ressenti par les tamias. Cette forte variabilité inter-individuelle généralement constatée pourrait expliquer que nos résultats soient peu marqués. Un échantillonnage sur un nombre d'individus plus important pourrait nous permettre d'augmenter la puissance de nos analyses et de confirmer les patrons observés de façon plus marquée.

Dans nos analyses, nous avons considéré que le paysage du stress chez le chevreuil était lié à l'ouverture du paysage et aux activités humaines. Cependant, d'autres sources de stress pourraient être considérées, par exemple le stress social. En effet, en milieu forestier les densités de population sont bien plus importantes qu'en milieu ouvert (des résultats préliminaires tendent à montrer qu'il y aurait 3 à 4 fois plus de chevreuils en forêt qu'en milieu plus ouvert sur notre site d'étude), et peuvent représenter une source de stress importante du fait d'une compétition intra-spécifique accrue pour les ressources. En effet, les milieux ouverts sont associés à une meilleure qualité des ressources (cultures, prairies ; Abbas *et al.* 2011) et sont donc occupés par des chevreuils avec une masse corporelle plus importante (Hewison *et al.* 2009). Il est donc probable que les chevreuils vivant dans des milieux forestiers aient peu accès à des ressources de qualité et/ou aient besoin de dépenser plus d'énergie pour acquérir leurs nutriments dans des taux équivalents aux chevreuils occupant des milieux plus ouverts. Cela pourrait expliquer le patron observé de taux de MGC plus élevés dans le secteur mixte, composé d'une grande quantité d'habitats ouverts riches en ressources mais également d'une proportion non négligeable de milieux refuges (bois).

## 2. Variation des glucocorticoïdes fécaux dans le temps

Nous avons pu observer que les patrons de cortisol variaient en fonction de la période de l'année (variable 'jour' ; Figs 3 et 9). Les taux de cortisol les plus bas sont observés entre Novembre et Décembre (Fig. 3). On observe un pic entre Décembre et Janvier, les mois les plus froids sur la région. A partir de Février, les taux de cortisol augmentent à nouveau nettement jusqu'au mois de Mars (la fin de l'échantillonnage). Chez de nombreuses espèces, les taux de cortisol, comme d'autres hormones, varient de façon cyclique entre les saisons. Par exemple, chez différentes espèces de cervidés, il a été montré des pics de concentrations des métabolites des glucocorticoïdes en hiver et des taux globalement plus faibles en été (Bubenik *et al.* 1983 sur le Cerf de virginie (*Odocoileus virginianus*) ; Saltz & White 1991 sur le Cerf à queue noire (*Odocoileus hemionus*) ; Huber *et al.* 2003 sur le Cerf élaphe (*Cervus elaphus*)). Sur notre site d'étude, les mois de Décembre et Janvier correspondent aux mois les plus froids et à une disponibilité restreinte des ressources de bonnes qualités. La chasse est également encore possible. Le stress provoqué par le froid et par les dérangements des activités humaines, telle que la chasse, peuvent expliquer le pic observé entre Décembre et Janvier.

L'augmentation observée à partir du mois de février pourrait, quant à elle, être induite par des besoins énergétiques plus importants, du fait de la gestation pour les femelles et de la mise en place de la territorialité pour les mâles (Hewison *et al.* 1998). L'augmentation de la disponibilité et de la qualité des ressources, avec l'émergence de bourgeons, de pousses et de jeunes plants, pourrait également être la source d'une activation accrue du métabolisme. Ce résultat est cependant à prendre avec précaution compte tenu du faible nombre d'échantillons disponibles sur cette période (seulement 4 individus échantillonnés après mi-février, soit après le jour n°105). Cela peut expliquer pourquoi on observe *a contrario* une diminution des taux de cortisol à partir de mi-février lorsque l'on considère uniquement les années d'échantillonnage 2010-2011 lors des analyses à une échelle locale (seulement 2 échantillons après le jour n° 105). Nous pouvons donc difficilement conclure sur les patrons de variation des taux de cortisol observés dans le temps, tout du moins après le mois de février.

Concernant les variations observées en fonction des années d'échantillonnage, nous avons été surpris d'observer une telle différence, notamment entre 2008 et 2010-2011. En nous interrogeant sur le fait d'une telle différence, nous sommes arrivés à la conclusion que plusieurs faits pouvaient expliquer communément ou distinctement cette variation. Tout d'abord, nous nous sommes rendu compte qu'une légère modification des procédures laboratoires avait eu lieu entre 2008 et 2010-2011. Cette modification n'aurait pas dû impliquer de variation dans les dosages fécaux des métabolites du cortisol. Cependant, nous ne pouvons écarter cette hypothèse. Secondement, les captures de chevreuils en milieu forestier n'ont pas pu être renouvelées sur le même site de capture. En 2008 elles ont ainsi eu lieu au sein de la forêt de Fabas, alors qu'elles ont été réalisées au sein de la forêt de Mauboussin en 2010 et 2011 (Fig. 2). Là encore, nous ne pouvons écarter l'hypothèse que la forêt de Mauboussin soit moins dérangée que la forêt de Fabas. De plus, les captures réalisées dans la forêt de Mauboussin en 2010 et 2011 ont eu lieu au mois de Janvier, alors celle réalisée dans la forêt de Fabas en 2008 a eu lieu tout au début du mois de Décembre. Ceci pourrait également avoir eu un effet sur les taux de métabolites des glucocorticoïdes mesurés. Cependant les sites de captures plus ouverts n'ont pas changé depuis 2008 et sont échantillonnés à des dates équivalentes. Or la différence entre les échantillons 2008 et 2010-2011 est également observable pour ces sites.

Les analyses effectuées sur les années 2010 et 2011 uniquement, afin d'éviter que des patrons de variation des taux de cortisol ne soient masqués par cet effet, ont permis de révéler l'effet du secteur. De même, l'effet du sexe sur les taux de MGC est plus marqué, avec les mâles ayant des taux de cortisol plus élevés que les femelles. D'autres variations temporelles, qui n'ont pas forcément pu être prises en compte dans cette étude, peuvent également affecter les taux de métabolites du cortisol dans les fèces. Par exemple, il a été montré chez certaines espèces que les taux de cortisol variaient en fonction de la période de la journée, notamment avec une diminution dans la nuit (Keay *et al.* 2006). Ainsi les taux de cortisol peuvent se révéler plus importants dans l'après-midi que le matin, du fait de cette variation journalière (Raminelli *et al.* 2001).

### 3. Variation du cortisol fécal selon les sexes

Nous avons émis l'hypothèse que les taux fécaux des métabolites du cortisol ne devraient pas varier entre les sexes du fait du faible dimorphisme sexuel chez le chevreuil et de la période analysée (Novembre-Mars) qui est relativement stable en termes de cycle de reproduction (mis à part le début de la territorialité et de la gestation à partir de Mars). Les critères de sélection choisis tendent à sélectionner les modèles incluant l'effet du sexe parmi les meilleurs modèles (Table 1 et 2), notamment lorsque l'on ne considère que les années 2010 et 2011 (Fig. 8). La différence entre les sexes est faible, mais tend à montrer que les mâles ont des taux plus élevés de cortisol que les femelles (Mâles : gamme de 22 à 877 ng/g, moyenne=249±210 ng/g ; Femelles : gamme de 16 à 586 ng/g, moyenne=225±143).

Les patrons les plus communément observés chez les ongulés sont soit des taux plus élevés chez les femelles (par exemple, Van Lier *et al* 2003 sur des moutons, *Ovis aries*), ce qui est parfois expliqué par la gestation, soit des taux similaires entre mâles et femelles (par exemple, Bubenik *et al.* 1998 sur le Renne *Rangifer tarandus* ; Huber *et al.* 2003 sur le Cerf élaphe). Même si les analyses doivent être approfondies, en augmentant éventuellement le nombre d'échantillons, cette tendance des mâles avec des taux de MGC plus élevés pourrait être le résultat de besoins énergétiques plus importants pour les mâles à cette période de l'année (par exemple du fait de la pousse des bois qui sont caduques chez le chevreuil) ou d'une plus grande sensibilité au stress social ou environnementale des mâles. Dans tous les cas, ce résultat et ces hypothèses devront être approfondis avant de pouvoir conclure sur cette différence dans les taux de MGC chez le chevreuil.

### 4. Conclusion

Notre étude permet d'illustrer la complexité des patrons de variations des taux fécaux de métabolites des glucocorticoïdes chez le chevreuil et de fournir une vision de la gamme de variation disponible dans une population de chevreuils sauvages. Malgré le fait que l'efficacité des mesures non-invasives des glucocorticoïdes du cortisol dans les fèces soit avérée, chez les chevreuils (Dehnhard *et al.* 2001) comme chez de nombreuses autres espèces (Keay *et al.* 2006), une part importante de la variation observée dans notre étude

n'est pas expliquée par nos modèles. Compte tenu de la sensibilité et de la forte variabilité inter-individuelle des mesures des métabolites des glucocorticoïdes dans les fèces (Dehnhard *et al.* 2001 ; Millspaugh & Washburn 2003), la prise en compte d'autres facteurs, notamment des caractéristiques individuelles des animaux, telle que la personnalité (De Palma *et al.* 2005 ; Martin & Réale 2008), pourrait permettre de mieux comprendre les patrons de variations observées en population naturelle.

Avec l'augmentation de la fragmentation et de l'hétérogénéité des paysages, notamment dans les milieux agricoles modernes, les populations d'animaux sauvages sont de plus en plus soumis aux stress d'origine anthropique (Munns 2006 ; Keay *et al.* 2006). Parce que des niveaux de stress trop importants peuvent être délétères à long-terme pour un individu ou une population (Bonier *et al.* 2009), il est important d'essayer de mesurer et de contrôler les niveaux de stress expérimentés par les populations d'animaux sauvages. Des méthodes plus intégratives et moins sensibles à des stress ponctuels, telle que la mesure des métabolites des glucocorticoïdes dans les poils (révélateurs du stress subi par les animaux sur plusieurs années), pourraient permettre de mieux comprendre le fonctionnement des populations d'ongulés sauvages dans le paysage du stress, notamment lorsqu'elles sont soumises à des stress chroniques sur le long-terme.

## REFERENCES

- Abbas F, Morellet N, Hewison AJM, Merlet J, Cargnelutti B, Lourtet B, Angibault J-M, Daufresne T, Aulagnier S, Verheyden H. 2011. Landscape fragmentation generates spatial variation of diet composition and quality in a generalist herbivore. *Oecologia*. 167:401-411.
- Adrados C, Verheyden-Tixier H, Cargnelutti B, Pépin D, Janeau G. 2003. GPS approach to study fine-scale site use by wild red deer during active and inactive behaviors. *Wildlife Society Bulletin*. 31:544-552.
- Andersen R, Duncan P, Linnell JDC. 1998. The European roe deer: the biology of success. Scandinavian University Press, Oslo, Norway.
- Apollonio M, Andersen R, Putman RJ. 2010. Present status and future challenges for European ungulate management. In: Apollonio M, Andersen R, Putman R (ed) *European Ungulates and Their Management in the 21<sup>st</sup> Century*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp 578–604.
- Banks SC, Piggott MP, Stow AJ, Taylor AC. 2007. Sex and sociality in a disconnected world: a review of the impacts of habitat fragmentation on animal social interactions. *Canadian Journal of Zoology*. 85: 1065-1079.
- Benhaïem S, Delon M, Lourtet B, Cargnelutti B, Aulagnier S, Hewison AJM, Morellet N, Verheyden H. 2008. Hunting increases vigilance levels in roe deer and modifies feeding site selection. *Animal Behaviour*. 76: 611-618.
- Benton TG, Vickery JA, Wilson JD. 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology and Evolution*. 18:182-188.
- Bernard C. 1878. *Les phénomènes de la vie*. Vol.1. Librairie JB Baillière et Fils, Paris, France.
- Blumstein DT, Daniel JC. 2002. Isolation from mammalian predators differentially affects two congeners. *Behavioral Ecology*. 13:657-663.
- Bonier F, Martin PR, Moore IT, Wingfield JC. 2009. Do baseline glucocorticoids predict fitness? *Trends in Ecology and Evolution*. 24: 634-642.

Bonnot N, Morellet N, Verheyden H, Cargnelutti B, Lourtet B, Klein F, Hewison AJM. 2013. Habitat use under predation risk: hunting, roads and human dwellings influence the spatial behaviour of roe deer. *European Journal of Wildlife Research*. 59: 185-193.

Brown JS, Laundré JW, Gurung M. 1999. The ecology of fear: optimal foraging, game theory, and trophic interactions. *Journal of Mammalogy*. 80:385-399.

Bubenik GA, Bubenik AB, Schams D, Leatherland JF. 1983. Circadian and circannual rhythms of LH, FSH, testosterone (T), prolactin, cortisol, T<sub>3</sub> and T<sub>4</sub> in plasma of mature, male white-tailed deer. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*. 76: 37-45.

Bubenik GA, Schams D, White RG, Rowell J, Blake J, Bartos L. 1998. Seasonal levels of metabolic hormones and substrates in male and female reindeer (*Rangifer tarandus*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Pharmacology, Toxicology and Endocrinology*. 120:307-315.

Burnham KP, Anderson DR. 1998. Model selection and inference: A practical information-theoretic approach. Springer-Verlag, New-York, New-York, USA .

Calenge C. 2006. The package 'adehabitat' for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling*. 167: 516-519.

Cannon WB. 1914. The emergency function of the adrenal medulla in pain and the major emotions. *American Journal of Physiology*. 33: 356-372.

Creel S, Christianson D. 2008. Relationships between direct predation and risk effects. *Trends in Ecology and Evolution*. 23:194-201.

Creel S, Christianson D, Liley S, Winnie Jr JA. 2007. Predation risk affects reproductive physiology and demography of elk. *Science*. 315:960.

De Kloet ER, Oitzl MS, Joëls M. 1999. Stress and cognition: are corticosteroids good or bad guys ? *Trends in Neurosciences*. 22:422-426.

Dehnhard M, Clauss M, Lechner-Doll M, Meyer HHD, Palme R. 2001. Noninvasive monitoring of adrenocortical activity in Roe deer (*Capreolus capreolus*) by measurement of fecal cortisol metabolites. *General and comparative endocrinology*. 123: 111-120.

De Palma C, Viggiano E, Barillari E, Palme R, Dufour AB, Fantini C, Natoli E. 2005. Evaluating the temperament in shelter dogs. *Behaviour*. 142: 1307-1328.

Greenberg N, Carr JA, Summers CH. 2002. Causes and consequences of stress. *Integrative and Comparative Biology*. 42:508-516

Hastie TJ, Tibshirani RJ. 1990. Generalized additive models. Chapman, Hall, London.

Heithaus MR, Dill LM. 2002. Food availability and tiger shark predation risk influence bottlenose dolphin habitat use. *Ecology*. 83:480-491.

Hewison AJM, Angibault J-M, Cargnelutti B, Coulon A, Rames J-L, Serrano E, Verheyden H, Morellet N. 2007. Using radio-tracking and direct observation to estimate roe deer *Capreolus capreolus* density in a fragmented landscape: a pilot study. *Wildlife Biology*. 13:313-320.

Hewison AJM, Morellet N, Verheyden H, Daufresne T, Angibault aJ-M, Cargnelutti B, Merlet J, Picot D, Rames J-L, Joachim J, Lourtet B, Serrano E, Bideau E, Cebe N. 2009. Landscape fragmentation influences winter body mass of roe deer. *Ecography*. 32: 1062-1070.

Hewison AJM, Vincent JP, Joachim J, Angibault J-M, Cargnelutti B, Cibien C. 2001. The effects of woodland fragmentation and human activity on roe deer distribution in agricultural landscapes. *Canadian Journal of Zoology*. 79:679-689.

Hewison AJM, Vincent JP, Reby D. 1998. Social organisation of European roe deer. In: *The European roe deer: the biology of success*. R Andersen, P Duncan, JDC Linnell (eds). Scandinavian University Press, Oslo, 189-219.

Huber S, Palme R, Arnold W. 2003. Effects of season, sex, and sample collection on concentrations of fecal cortisol metabolites in red deer (*Cervus elaphus*). *General and Comparative Endocrinology*. 130:48-54.

Keay JM, Singh J, Gaunt MC, Kaur T. 2006. Fecal glucocorticoids and their metabolites as indicators of stress in various mammalian species: a literature review. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine*. 37: 234-244.

Keuling O, Stier N, Roth M. 2008. How does hunting influence activity and spatial usage in wild boar *Sus scrofa* ? European Journal of Wildlife Research. 54:729-737.

Koolhaas JM, Korte SM, de Boer SF, Van der Vegt BJ, Van Reenen CG, Hopster H, De Jong IC, Ruis MAW, Blokhuis HJ. 1999. Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. Neuroscience and Biobehavioral Reviews. 23:925-935.

Lima SL. 1986. Predation risk and unpredictable feeding conditions: determinants of body mass in birds. Ecology. 377-385.

Linnell JDC, Duncan P, Andersen R. 1998. The European roe deer: a portrait of a successful species. In: The European roe deer: a biology of success. Andersen R, Duncan P & Linnell JDC (eds). Scandinavian University Press, Oslo, Norway.

Lupien SJ, McEwen BS, Gunnar MR, Heim C. 2009. Effects of stress throughout the lifespan on the brain, behaviour and cognition. Nature Reviews. 10:434-445.

Marchlewska-Koj A. 1997. Sociogenic stress and rodent reproduction. Neuroscience, Biobehavioral Reviews. 21: 699-703.

Markovchick-Nicholls L, Regan HM, Deutschman DH, Widyanata A, Martin B, Noreke L, Ann Hunt, T. 2008. Relationships between human disturbance and wildlife land use in urban habitat fragments. Conservation Biology. 22: 99-109.

Martin J, Réale D. 2008. Animal temperament and human disturbance: Implications for the response of wildlife to tourism. Behavioural Processes. 77:66-72.

Millspaugh JJ, Washburn BE. 2003. Within-sample variation of fecal glucocorticoid measurements. General and Comparative Endocrinology. 132: 21-26.

Moberg GP, Mench JA. 2000. The biology of animal stress: basic principles and implications for animal welfare. CABI.

Morellet N, Verheyden H, Angibault JM, Cargnelutti B, Lourtet B, Hewison AJM. 2009. The effect of capture on ranging behaviour and activity of the European roe deer *Capreolus capreolus*. Wildlife Biology. 15:278-287.

Morellet N, Van Moorter B, Cargnelutti B, Angibault J-M, Lourtet B, Merlet J, Ladet S, Hewison AJM. 2011. Landscape composition influences roe deer habitat selection at both home-range and landscape scales. *Landscape Ecology*. 26:999-1010.

Munns WR. 2006. Assessing Risks to Wildlife Populations from Multiple Stressors: Overview of the Problem and Research Needs. *Ecology and Society*. 11:23.

Mysterud A, Ostbye E. 1999. Cover as a habitat element for temperate ungulates: effects on habitat selection and demography. *Wildlife Society Bulletin* 27:385-394.

Ohashi H, Saito M, Horie R, Tsunoda H, Noba H, Ishii H, Kuwabara T, Hiroshige Y, Koike S, Hoshino Y, Toda H, Kaji K. 2013. Differences in the activity pattern of the wild boar *Sus scrofa* related to human disturbance. *European Journal of Wildlife Research*. 59: 167-177.

Pérez-Tris J, Díaz JA, Tellería JL. 2004. Loss of body mass under predation risk: cost of antipredatory behaviour or adaptive fit-for-escape ?. *Animal Behaviour*. 67: 511-521.

R Core Team. 2010. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.

Raminelli JLF, de Sousa MBC, Cunha MS, Barbosa MFV. 2001. Morning and afternoon patterns of fecal cortisol excretion among reproductive and non-reproductive male and female common marmosets, *Callithrix jacchus*. *Biological Rhythm Research*. 32: 159-167.

Saltz D, White GC. 1991. Urinary cortisol and urea nitrogen responses to winter stress in mule deer. *The Journal of Wildlife Management*. 55: 1-16.

Sapolsky RM. 1992. Stress, the aging brain, and the mechanisms of neuron death. MIT Press, Cambridge, MA.

Sotherton NW. 1998. Land use changes and the decline of farmland wildlife: an appraisal of the set-aside approach. *Biological Conservation*. 83: 259-268

Van Lier E, Pérez-Clariget R, Forsberg M. 2003. Sex differences in cortisol secretion after administration of an ACTH analogue in sheep during the breeding and non-breeding season. *Animal Reproduction Science*. 79:81-92.

Verdolin JL. 2006. Meta-analysis of foraging and predation risk trade-offs in terrestrial systems. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 60:457-464.

Wood SN. 2011. Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models. *Journal of the Royal Statistical Society (B)*. 73: 3-36.

Ylönen H, Eccard JA, Jokinen I, Sundell J. 2006. Is the antipredatory response in behaviour reflected in stress measured in faecal corticosteroids in a small rodent? *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 60:350-358.



### CHAPITRE III

*Entre éviter les risques et  
acquérir des ressources, tous  
les individus font-ils le même  
choix ?*





**INTER-INDIVIDUAL VARIABILITY IN HABITAT USE TACTICS AND RISK  
MANAGEMENT SYNDROME IN ROE DEER<sup>‡</sup>**

NADÈGE BONNOT<sup>1</sup>, NICOLAS MORELLET<sup>1</sup>, HÉLÈNE VERHEYDEN<sup>1</sup>, PIERRICK BLANCHARD<sup>2,3</sup>, JULIEN  
COTÉ<sup>2,3</sup>, LUCIE DEBEFFE<sup>1</sup>, BRUNO CARGNELUTTI<sup>1</sup>, BRUNO LOURTET<sup>1</sup>, FRANÇOIS KLEIN<sup>4</sup> & A.J. MARK  
HEWISON<sup>1</sup>

<sup>1</sup> INRA, UR35, CEFS, CS 52627, 31326 Castanet-Tolosan, France

<sup>2</sup> CNRS-UPS-ENFA, UMR 5174, Laboratoire EDB, 118 Route de Narbonne, 31062 Toulouse, France

<sup>3</sup> UPS Université de Toulouse, Laboratoire EDB, 118 Route de Narbonne, 31062 Toulouse, France

<sup>4</sup> ONCFS, CNERA Cervidés-Sanglier, 55000 Bar-le-Duc, France

---

<sup>‡</sup> En préparation, soumission prévue dans *Behavioral Ecology*

## **ABSTRACT**

In the resource acquisition process, animals have to trade-off acquisition of high quality resources with risk or disturbance avoidance because better resources are often associated with higher predation risk. Animals can resolve this trade-off through modification of habitat use patterns. Because such trade-offs may result in stable individual differences in correlated behavioral traits, i.e. behavioral syndromes, we might expect that individuals in the population adopt different individual tactics of habitat use to resolve this trade-off. We studied this trade-off in a long-term monitored population of roe deer. We hypothesized that habitat use tactics of individuals were related to their capacity to cope with risky situations and, hence, their behavioral syndrome. In particular, we predicted that more reactive (risk-averse) roe deer -with relatively high levels of behavioral response at capture, high body temperature, long flight distance and a high proportion of time spent vigilant while foraging- should use riskier open habitat less, particularly when risk is high. We found that although the use of open habitat was positively correlated with the indices of stress variables at capture, as expected, it was also negatively correlated with indices of stress while foraging in open fields. Moreover, we found that most of these variables were inter-correlated and moderately repeatable indicating that they therefore index personality traits. Risk-taking by using open habitat during daytime is therefore constrained by inter-individual variability in how individuals manage the trade-off between resource acquisition and predation risk, suggesting the existence of a risk management syndrome in this large herbivore.

## **KEYWORDS**

Risk-taking • Behavioral syndrome • Vigilance • Flight distance • Body temperature • Behavior at capture

## INTRODUCTION

Optimal foraging theory states that foraging animals must strike a balance between the maximization of energetic benefits and the minimization of time spent to acquire a fixed amount of energy (MacArthur and Pianka 1966; Schoener 1971; Pyke *et al.* 1977; Belovsky 1986), as well as the other demands which potentially have strong effects on fitness, such as territorial defense (Krebs 1980; Ydenberg and Krebs 1987), courting (Abrahams 1993), parental care (Weimerskirch *et al.* 1997; Komdeur and Kats 1999), conserving heat (Schmitz 1991; Carr and Lima 2012), avoiding heat (Bourgoin *et al.* 2011) and avoiding predators (Sih 1980; Fraser and Huntingford 1986; Gilliam and Fraser 1987; Cowlshaw 1997). While predation is indeed a strong selective force shaping the phenotypes of prey populations (Lima and Dill 1990; Caro 2005), individuals within a given population may express different tactics with respect to predation risk in relation to a set of phenotypic traits. For example, a variety of responses to direct (mortality) or indirect (non-lethal) effects of predation risk have been documented in various prey species: morphological responses (Dodson 1989; Tollrian and Harvell 1999), physiological responses (Bakken *et al.* 1999; Rovero *et al.* 1999; Creel *et al.* 2007) or behavioral responses (Sih *et al.* 2000; Heithaus and Dill 2002; Creel *et al.* 2005; Creel and Winnie 2005; Verdolin 2006; Benhaïem *et al.* 2008; Jayakody *et al.* 2008). Therefore, individuals within a given population may have different sensitivity to stressors and, hence, may react differently to a given predator stimulus (Koolhaas *et al.* 2007; Martin and Réale 2008a). In a similar way, individuals may adopt alternative behavioral tactics to resolve a given predation risk-related trade-off. According to Fraser and Huntingford (1986), a foraging animal may adopt different behavioral tactics in response to predation risk. These strategies vary from risk-taking (or “risk reckless”, i.e. ignoring the risk of predation and maximizing resource acquisition) to risk-averse (avoiding risk, i.e. minimizing exposure to risk, hence, resource acquisition is always limited).

The differences in tactic adopted by individuals to resolve the trade-off between acquisition of high-quality resources and predator avoidance may reflect variation in animal temperament or behavioral syndrome, i.e. consistent individual differences in the same behavior, or in suites of behaviors, over time or across contexts (Sih *et al.* 2004; Réale *et al.* 2010; Mathot *et al.* 2012). As Dingemanse *et al.* (2012) stated: “behavioral syndromes exist when the average phenotypes of individuals in one context/situation are correlated with the

average phenotypes in a different context/situation such that populations harbor consistent individual variation in suites of correlated behaviours". Generally, such individual differences appear to vary consistently along a number of behavioral gradients, from risk-averse/or shy, individuals minimize risk-taking by using safer habitats, but, as a result, they have limited access to forage-rich habitats, to risk-taking/or bold, individuals prioritize access to high-quality resources, but, as a result, they are subject to a higher degree of risk (Wilson *et al.* 1994; Carrere and van Oers 2004; van Oers *et al.* 2004; López *et al.* 2005; Koolhaas *et al.* 2007; Wolf *et al.* 2007). For example, in spotted hyenas (*Crocuta crocuta*), consistent individual differences have been observed in vigilance and risk-taking behaviors when faced with lions: some individuals avoided lions, others approached them, while half exhibited no response at all (Watts *et al.* 2010). Even though examples are rare, it is also established that risk-taking is a component of a behavioral syndrome as it is correlated with other behaviors, such as dispersal or exploration (Fraser *et al.* 2001; Cote *et al.* 2010; Sih *et al.* 2012) and can have important consequences on individual fitness (Réale and Festa-Bianchet 2003; Dall *et al.* 2004; Dingemanse and Réale 2005; Biro and Stamps 2008; Smith and Blumstein 2008; Adriaenssens and Johnsson 2011; Sih *et al.* 2012) and on population dynamics (Biro *et al.* 2003; Møller and Garamszegi 2012). It is therefore important to include inter-individual variation in risk-taking behavior and the related behavioral syndrome in habitat use studies.

Behavioral differences in risk taking are often associated with physiological differences inherent to an individual's behavioral tactic ("coping styles"; Koolhaas *et al.* 1999; Blas *et al.* 2007). Hence, inter-individual variations in behavioral and physiological responses to a given disturbance or stressor are key components for defining personality or behavioral types (Koolhaas *et al.* 1999; Øverli *et al.* 2007). For example, in great tits, *Parus major*, bold individuals have lower body temperature and respiration rate during handling than shy individuals (Carrere and van Oers 2004). Stress is the consequence of a disturbance, or stressor, that has a detrimental effect on individuals and their fitness (Parker *et al.* 1999) and reflects the capacity of individuals to cope with a challenging environment. Hence, individual behavioral profiles, i.e. between-individual variation in behavioral and physiological response to stress, may impact both reproduction and survival of individuals. Even though many studies have documented inter-individual differences in response to predation risk,

little is known about the behavioral profiles underlying the differing responses of individuals in the wild (Archard & Braithwaite 2010).

Increasing urbanization and agricultural intensification associated with an increase in ungulate populations, both in terms of their density and range across Europe (Apollonio *et al.* 2010; Morellet *et al.* 2011a), have led to increasing contact between human and wild ungulate populations. Human activities can affect the survival or reproduction of wildlife (Boyle and Samson 1985; Knight and Gutzwiller 1995; Tarlow and Blumstein 2007) and, thus, can be likened to a form of predation risk (Frid and Dill 2002). Due to their considerable ecological and behavioral plasticity, the European roe deer (*Capreolus capreolus*) has become the most abundant cervid across most of Europe, thriving in human-dominated agricultural landscapes (Hewison *et al.* 2001). Moreover, the roe deer is an income breeder (Andersen *et al.* 1998a, 1998b, 2000), with high daily energetic and nutrient requirements, and should thus be particularly sensitive to risks affecting its routine resource acquisition. As such, the roe deer is a particularly suitable species to investigate how wild large herbivores resolve the trade-off between resource acquisition and predation and/or disturbance avoidance and how within-population variability in patterns of habitat use may be related to differences among individuals in their tolerance of disturbance.

Here, our aim was to explore how individuals resolve the trade-off between forage-rich resource acquisition and predation risk avoidance. In the landscape of fear (Laundré *et al.* 2001), habitat use should differ in relation to variations in perceived risk (Brown *et al.* 1999; Valeix *et al.* 2009; Willems and Hill 2009) such that a higher global level of risk of predation/disturbance should provoke more marked modifications in habitat use. For example, we know that many wild ungulates mainly use open habitats, with higher quality resources, during nighttime and more closed habitats, with less forage but a higher degree of shelter, during daytime, when human disturbance is greater (Larson *et al.* 1978; Beier and McCullough 1990; Mysterud *et al.* 1999; Godvik *et al.* 2009; Bjørneraas *et al.* 2011; Bonnot *et al.* in press). Because, trade-offs in life-history traits may result in behavioral syndromes (Wolf *et al.* 2007; Stamps 2007; Dingemanse and Wolf 2010; Luttbeg and Sih 2010), we expected to find a link between variation among individuals in habitat use tactics with their behavioral profile or behavioral syndrome. In particular, we might expect to observe inter-

individual variation in the use of high resource quality-high risk habitats, particularly during daytime when disturbance is the highest.

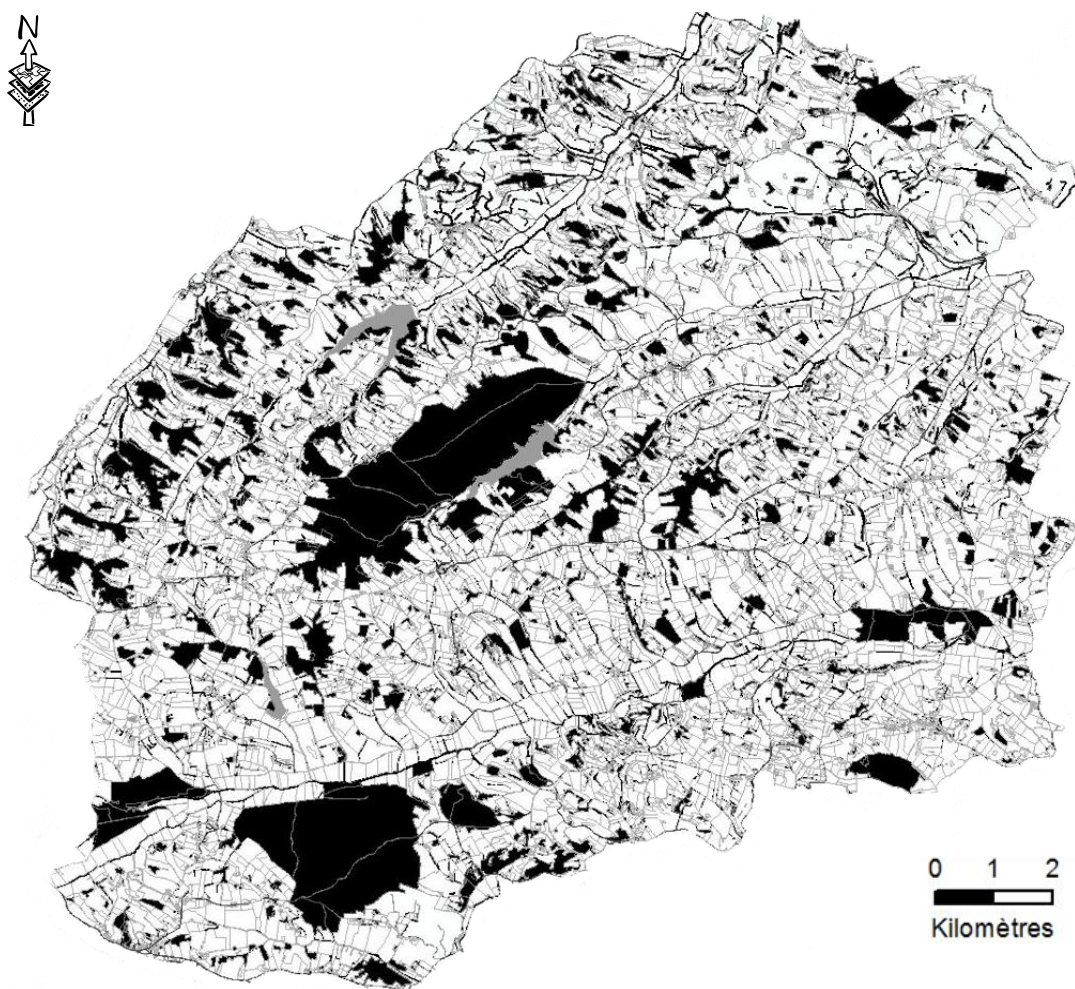
First, with respect to the definition of behavioral syndromes, we quantified and tested the consistency in individual variation, i.e. repeatability, in behavioral and physiological responses to risk measured via body temperature and behavior at capture, as well as flight distance and vigilance behavior during subsequent field observations. Second, we hypothesized that roe deer habitat use should vary among individuals such that their exposure to high risk (i.e. use of open habitats during the day) varied in relation to their individual sensitivity to stress. To test this prediction, we analysed patterns of habitat use of GPS collared roe deer in a heterogeneous mixed-agricultural landscape and linked variation in habitat use to individual behavioral profiles indexed through the behavioral and physiological measures. In particular, we predicted that more reactive individuals, with relatively high levels of behavioral response at capture, high body temperature, long flight distance and a high proportion of time spent vigilant when foraging, should use open habitat less during daytime, when anthropogenic disturbance was higher, compared to less reactive individuals. That is, we expected to observe inter-individual variation in the use of open habitat during daytime, when the cost of foraging in open habitat is high, and less or no significant inter-individual variation in the use of open habitat during nighttime.

## **MATERIALS AND METHODS**

### **1. Study site**

This study was carried out in a 12,000 ha rural region in south-west France (N 43°17, E 0°53). It is a hilly area (elevation 260-380m) with two large forests (672 and 463 ha) and numerous small forest patches (1265 patches; mean size of 1.5 ha, SD = 4.0 ha, maximum area = 50.5 ha, covering 19.3% of the site). The remainder of the study site consists essentially of meadows for livestock grazing (37.2%), crops (31.6%) and hedgerows (3.6%). The crops commonly sown are cereals (sorghum, corn, wheat, barley), oilseed (sunflower, soy, rape) and fodder crops (alfalfa, ryegrass).

Human presence is high, distributed throughout the study site in small villages, farms and isolated houses. An extensive road network covers the study site, but there are no major roads. Roe deer hunting occurs regularly from the second week-end of September to the end of January (or February since 2009), mostly using dogs for drive hunting. During summer, roe deer are also hunted by stalking. Roe deer density was estimated using a capture-mark-resighting approach (Hewison *et al.* 2007) to average 9.3 deer/100 ha in the mixed open landscape over the study period.



**Figure 1:** Map of the study site illustrating the landscape heterogeneity and fragmentation. Two important massifs and other fragmented patches of woodland and hedgerows are depicted in black. Open habitats (crops, meadows...) are depicted in white. Grey patches represent open water.

## **2. Data collection**

### **2.1. Roe deer capture data**

From 2003 to 2011, roe deer were caught during annual winter capture (November-March), using drive netting. Roe deer capture and marking procedures were approved by the French administration, taking into consideration animal welfare according to French law. Once a deer was caught, we removed it from the net and transferred it to a wooden retention box providing darkness and ventilation, but a minimum of space to minimize injuries and limit stress. Animals were kept in the retention box until they became calm, before beginning marking and physiological sampling. Most animals caught after 2008 were tranquilized with an intra-muscular injection of acepromazine (calmivet 3cc) (Montané *et al.* 2003). Each of the 319 individuals was weighed (with an electronic balance to the nearest 0.1 kg), sexed, aged (in two age classes: juveniles less than one year-old, and adults) and marked with two plastic ear tags.

From 2009, physiological and behavioral measurements were also recorded during capture to index the individual's reactivity to the capture event. Reactivity to capture was determined for 167 individuals, some of which were equipped with a GPS collar (see below). For each individual at each capture (including individuals caught several times during consecutive annual captures), we measured its rectal temperature (with a Digitemp Color thermometer with a precision of 0.1°C) at the beginning and at the end of the marking procedure, and we calculated the mean of both measures. For the analysis, we removed one individual from the dataset with a very low mean temperature value of 36.9°C because it was clearly suffering from hypothermia (compared to the average rectal temperature of  $38.9 \pm 0.03$ ). Rectal temperature was also excluded for another individual for which there was a marked difference between the two temperature values measures (1.1°C). We obtained both GPS data and body temperature data for 45 roe deer.

We also recorded the behavior of each individual during handling and release, noting whether the individual panted, struggled in the net and on the table during marking, and whether it turned upside down in the box, with the attribution of a score of 0 or 1 in relation to the occurrence of each of these behaviors. We also noted its flight behavior at release

with a score of 0, 0.5 or 1 in relation to its intensity: trotting=0, moderate running=0.5 or high speed running=1. We obtained both GPS data and complete behavioral observations for 45 individuals.

#### **2.2. Behavioral observation of roe deer in the field**

During two consecutive years (2010 and 2011), we assessed the behavior of free-ranging roe deer by direct observation in the field over eight weeks in October and November. Two kinds of data were collected during observations sessions: focal sampling for vigilance behavior and flight initiation distance (FID). All observations were conducted on individually identifiable deer (with GPS or VHF collars carrying color codes) in open habitat (meadows or crops fields) at an average distance of 260m for focal sampling and 220m for FID. Under natural conditions, many confounding variables were difficult to control. However, all observations were made in open landscape and, all things being equal, we supposed that these landscapes were in similar context of predation risk and resources appetite. No individual was observed more than once a day.

##### **Focal sampling:**

To study variation among individuals in behavioral profile in relation to the baseline level of predation risk and/or disturbance in our study site, we monitored the vigilance behavior of individual undisturbed foraging roe deer. We recorded six exclusive behaviors: vigilance (head above shoulder level while scanning surroundings), feeding (collecting food, or searching for food with the head at ground level), head raised (head above shoulder level but without scanning), moving (walking or trotting, head above shoulder level), grooming and "others". The majority of the observations (around 70%) were at dawn and dusk, during the peak of activity for roe deer (Cederlund 1981; Jeppesen 1989). However, as rumination cycles of roe deer are relatively short (Duncan 1998), they are active, and potentially observable, throughout the day. After locating and identifying the focal individual by radio tracking, we observed its behavior using binoculars (10 x 42) and recorded behavioral sequences on a numeric recorder for at least 3 minutes. Observations ceased when the focal individual was no longer visible, laid down, or after approximately 10 minutes of observation, or if the observer was detected by the deer.

We exported the behavioral sequences using behavioral observation transcription software (EthoLog 2.2; Ottoni 2000). The roe deer is a species with relatively short activity phases (for example Turner 1979), such that a feeding phase may be followed by other activity phases (walking, grooming, etc...) within short intervals of time. Because we wanted to focus on the behavioral trade-off between resource acquisition and predation risk, we exclusively selected feeding phases within the behavioral sequences. We defined a feeding phase as a sequence of behaviors with no interruption (i.e. a sequence of non-feeding behaviors) that lasted more than 60 seconds. Therefore a given behavioral sequence could include one or several feeding phases. Then, we calculated the proportion of time spent on each behavior for each behavioral sequence (with R software version 2.15.1; R Core Team 2012). Because we had repeated observations for all individuals, we calculated the mean of the proportion of time spent in vigilance over all observations for a given individual. Because the accuracy of the calculated mean varied in relation to sampling effort, we ensured that each observation contributed proportionally to its importance by weighting each calculated mean by sample size for that individual. We obtained both GPS data and focal sampling data for 25 individuals.

#### **Flight Initiation Distance (FID):**

To study variation among individuals in their behavioral response to a stressful event, we measured flight initiation distance (FID, the distance between the predator/observer and the target animal when it takes flight; Ydenberg and Dill 1986; Stankowich 2008). That is, following identification of the focal individual, the observer walked towards the roe deer at normal walking pace while a second observer noted the animal's behavior and communicated this to the approaching observer by walkie-talkie. The points when the roe deer became vigilant and when it took flight were marked by the approaching observer using flags pushed into the ground. Hence, using a rangefinder or a tape measure, we could subsequently measure: the total distance between the initial position of the animal and the initial position of the observer, and the flight initiation distance, i.e. the distance between the approaching observer and the animal when it took flight. As far as possible, we tried to standardize conditions during these observations by initiating the approach when the focal animal was engaged in a feeding phase, with the head above shoulder level, approaching from the side and at a lower altitudinal position than the position of the observer. We

ensured that the total distance between the observer and the initial position of the focal individual was never inferior to 100 m. Because we obtained repeated measures of FID for individual deer (between 1 and 6 observations), we calculated the mean FID over all observations for a given individual. In our study site, roe deer were frequently disturbed by human activities, we therefore supposed that habituation of monitored roe deer to such disturbance was negligible. Because the accuracy of the calculated mean varied in relation to sampling effort, we ensured that each observation contributed to test statistics proportionally to its importance by weighting each calculated mean by sample size for that individual. We obtained both GPS data and FID for 21 individuals.

#### 2.3. Telemetry and GPS data

From 2003 onwards, 243 roe deer were equipped with a GPS collar (12 channel Lotek 3300 GPS or GSM). Collars were programmed to obtain the location of the roe deer with a schedule of one GPS fix every four hours (at 04:00, 08:00, 12:00, 16:00, 20:00 and 00:00 h for the first two winters, i.e. 2003 and 2004) or every six hours (at 06:00, 12:00, 18:00 and 00:00 h for the following winters). We performed differential correction in order to improve fix accuracy (Adrados *et al.* 2003). Even though some individuals were caught and equipped with a GPS collar several times, we included only one GPS monitoring year for each individual in our analyses.

Because we expected that individuals should adopt different habitat use tactics in relation to their behavioral profile, we determined habitat use in autumn during hunting, when human-induced disturbance should be particularly high. That is, we determined habitat use for a period of approximately nine weeks (from two weeks after the start of the hunting season until the end of December, or until GPS monitoring ceased). To contrast habitat use between day and night, we used two GPS fixes per 24 hours: at 12:00 h to characterize daytime habitat use and at 00:00 h to characterize nighttime habitat use. Because roe deer are highly sedentary (Hewison *et al.* 1998), we supposed that individuals were consistent in their habitat use over years. Hence, for some individuals (N = 4) GPS data and physiological and/or behavioral data were sampled one or more (max. = 4) years apart. Repeating the analysis with or without these individuals did not change our results or conclusions.

For the analysis, we removed GPS fixes for which the location was obviously aberrant. We also removed “forest” individuals (N = 12) caught in one of the two large massifs of the study site (Fig.1) because they spent the most of their time in woodland (83% on average), therefore, there was no day-night contrast in their habitat use at the landscape scale. Moreover these “forest” individuals were very different from roe deer living in open agricultural landscapes in terms of behavior, notably they have lower body mass (Hewison *et al.* 2009), smaller home-range size (Cargnelutti *et al.* 2002), lower diet quality (Abbas *et al.* 2011), different habitat selection (Morellet *et al.* 2011b) and live in smaller group size (Andersen *et al.* 1998).

### **3. Statistical analyses**

#### **3.1. Principal components analysis on behavior at capture**

We performed a principal components analysis (PCA) to derive one, or a few, independent variables describing the five behaviors noted at capture using the ‘*dudi.pca*’ function in the library ‘*ade4*’ implemented in R software (Dray and Dufour 2007). We considered only the first two principal components (PC1 and PC2, explaining 63% of the total variance), providing two behavioral scores for further analyses. The first component of the PCA, PC1, mainly described the occurrence of panting and the level of struggle in the net when caught and during marking. High values of PC1 indicated individuals that panted and struggled a lot, whereas low values indicated individuals that did not pant or. The second component of PCA, PC2, mainly described whether the animal turned upside down in the box and its flight behavior. High values of PC2 indicated reactive individuals that turned upside down and had a high running speed at release, whereas low values indicated individuals that did not turn upside down and ran slowly at release.

| Table 1 | Behavioral trait         | PC1           | PC2          |
|---------|--------------------------|---------------|--------------|
|         | Running speed at release | 0.395         | <b>0.678</b> |
|         | Turning in the box       | 0.182         | <b>0.800</b> |
|         | Struggle when caught     | <b>-0.640</b> | 0.116        |
|         | Struggle when marking    | <b>-0.831</b> | 0.071        |
|         | Panting                  | <b>-0.768</b> | 0.365        |

**Table 1:** Scores of each variable on the first factorial axis (PC1 and PC2) in the Principal Component Analysis (PCA) on behavioral traits noted during capture. Variables contributing to PC1 and/or PC2 are given in bold.

### 3.2. Repeatability estimates

Individual behavioral consistency was assessed by calculating repeatability estimates on repeated measures of each reactivity index using mixed models (Nakagawa and Schielzeth 2010). Repeated measures of body temperature and behavioral score were obtained from yearling or adult individuals that were caught more than once in winter between 2009 and 2012. Repeated measures of time spent vigilant and FID were obtained from individuals observed several times during the falls of 2010 and/or 2011. Because we considered all individuals sampled twice at least for each stress factors (Réale *et al.* 2007), the repeatability estimates were not calculated on collared individuals only but on all individuals caught two times at least since 2009 (for body temperature and behavioral score at winter capture) or monitored two times at least during fall 2010 and 2011 (for FID and proportion of time spent vigilant). Stress parameters at capture were sampled for 167 individuals since 2009. Of these 167 individuals, 15 individuals were caught and sampled at least twice for body temperature and behavioral score (12 individuals sampled twice and 3 individuals sampled 3 times). Of the 32 individuals with more than two focal samples, two individuals were sampled twice, 8 individuals were sampled 3 times and 22 individuals were sampled 4 or more times. Of the 26 individuals with repeated measures of FID, 6 individuals were sampled twice, 3 individuals were sampled 3 times and 17 individuals were sampled 4 or more times in fall 2010 and 2011. Prior to the estimate of repeatability coefficients, we log-transformed the variables Time spent vigilant and FID to improve normality. To estimate

the repeatability of the behavioral score, we ran another PCA on the 167 individuals for which we had at least one measure. We retained the first two principal components (PC1<sub>total</sub> and PC2<sub>total</sub>, explaining 54% of the total variance). As for the previous PCA on the 46 individuals with both GPS and behavioral score, PC1<sub>total</sub> and PC2<sub>total</sub> were mainly described by the same variables (panting, struggle in the net and struggle during marking for PC1<sub>total</sub>, and the running type at release and whether the animal turned upside down in the box for PC2<sub>total</sub>). Then, we collected the row coordinates of the 15 individuals sampled at least twice for both axes, PC1<sub>total</sub> and PC2<sub>total</sub>. After log-transformation to improve normality, we calculated repeatability estimates of these coordinates.

Repeatability coefficients, i.e. intra-class correlation coefficients, for each stress reactivity index were calculated using the 'rpt.remlMM' function of the 'rptR' package in R software (Schielzeth and Nakagawa 2011), which estimates repeatability as the ratio of between-individual variance and total variance using linear mixed-effects models with individual identity as a random factor.

### **3.3. Correlations among reactivity variables**

We tested correlations among all variables with a Spearman's rank correlation. We used the 'spearman.test' function in the 'pspearman' package (Savicky 2009) in R software to obtain a correlation matrix between body temperature, PC1 scores, PC2 scores, FID and time spent vigilant.

### **3.4. Habitat use**

Because we expected to observe inter-individual variation in the use of open habitat, but mostly during daytime when the risk of predation or disturbance is higher, we contrasted the use of open habitat during daytime and nighttime for each individual. For this, we calculated the probability of being in open habitat during daytime and during nighttime (see equation (1) below). To compare individual daytime habitat use to nighttime habitat use, we used only those individuals which did not have an overly marked difference in the number of fixes between daytime and nighttime (so that the minimum number of

fixes between daytime and nighttime (*min*) was never lower than 60% of the maximum number of fixes between daytime and nighttime (*max*), or  $(1 - \frac{\min}{\max}) < 0.6$  ).

Open habitat was defined as those habitat types that were not forested or hedgerows and consisted mainly of crops, meadows and shrubs (see Morellet *et al.* 2011b, for more details on the GIS data processing). For example, an individual with 60 fixes available during daytime, which 20 fixes in open habitats and 40 fixes in closed habitats, will have a probability of 0.33 of being in open habitat during daytime. In the same way, an individual with 40 fixes in open habitat during nighttime and 10 fixes in closed habitat during nighttime will have a probability of 0.8 of being in open habitat during nighttime.

(1)

$P_{\text{open}}(\text{day (or night)})$

$$= \frac{\text{Number of locations in open habitat during daytime (or nighttime)}}{\text{Total number of locations in any habitat during daytime (or nighttime)}}$$

We used generalized linear mixed models to test variation in use of open habitat in relation to the time of day (daytime or nighttime) and in relation to inter-individual variation in behavioral profile indexed by rectal temperature, heart rate and behavioral score during capture and by the proportion of time spent vigilant and the flight initiation distance during autumn. We included individual identity as a random factor because we had repeated measures for daytime and nighttime. Because our dependent variable was the probability of being in open habitat ( $P_{\text{open}}$ ) (*versus* the probability of being in closed habitat,  $(1 - P_{\text{open}})$ ), we used generalized linear mixed models with a binomial distribution and a logit link. Therefore, we constructed four sets of generalized linear mixed models, one for each of the indices of behavioral profile (vigilance proportion, FID, body temperature and finally PC1 and PC2 scores in a unique model). For each behavioral profile index, we compared the model with the two-way interaction between the time of day (two modalities: daytime and nighttime) and the reactivity index (continuous) because we expected that the influence of the individual's behavioral profile for explaining use of open habitat should differ between daytime and nighttime, with the model including the fixed effect of these two variables but

not the interaction, and with the two models including only one of these two effects and the constant model (Table 3). We used the second order Akaike's Information Criterion (AICc, AIC corrected for small sample size; Burnham and Anderson 1998) and Akaike weights to select the model with the most support among the models constructed *a priori* for each reactivity index (Table 1). The model with the lowest AICc value reflects the best compromise between precision and complexity. We also retained and discussed models with an AICc value differing by <2 of the best model. All generalized linear mixed models were fitted using the 'lmer' function in the library 'lme4' (Bates *et al.* 2011) implemented in R software. We used the 'aictab' function in the library 'AICcmodavg' (Mazerolle 2011) to perform model selection.

## RESULTS

### 1. Repeatability

Body temperature was repeatable within individuals ( $r=0.37$  with 95% confidence intervals  $CI=[0, 0.68]$ ). In contrast, the two principal components from the PCA on behavior at capture, PC1 and PC2, were not repeatable ( $r=0.02$ ,  $CI=[0, 0.38]$  and  $r=0.09$ ,  $CI=[0, 0.41]$  respectively). FID and the proportion of time spent vigilant were moderately repeatable within individuals (respectively, FID:  $r=0.14$ ,  $CI=[0, 0.32]$  ; Vigilance:  $r=0.13$ ,  $CI=[0, 0.28]$ ).

### 2. Correlation among reactivity variables

The correlation matrix from spearman's rank correlation (Table 2) showed that most of the reactivity indices were significantly inter-correlated (Table 2). Body temperature was strongly positively correlated with PC2 scores and with FID. FID and PC1 scores were strongly negatively correlated. To a lesser extent, body temperature and time spent vigilant were positively correlated. PC2 score were also weakly negatively correlated with FID and time spent vigilant. Hence, the reactivity indices sampled during capture were correlated among each other and were also correlated with indices sampled during behavioral observations in the field.

Table 2

|             | Temperature | PC1       | PC2       | FID  | Vigilance |
|-------------|-------------|-----------|-----------|------|-----------|
| Temperature | 1           |           |           |      |           |
| PC1         | -0.16 ***   | 1         |           |      |           |
| PC2         | 0.52 ***    | -0.05 *   | 1         |      |           |
| FID         | 0.56 ***    | -0.37 *** | -0.07 **  | 1    |           |
| Vigilance   | 0.08 ***    | -0.21 *** | -0.11 *** | 0.08 | 1         |

**Table 2:** Matrix of spearman's rank correlation among all reactivity indices (body temperature, the two principal components of the PCA on behavior at capture, PC1 and PC2, FID and time spent vigilant). Significant correlation coefficients are indicated by stars (\* p-values<0.05; \*\* p-values<0.01; \*\*\* p-values<0.001).

### 3. Open habitat use in relation to behavioral profile

For all individuals for which we had both GPS data and behavioral profile data, body temperature varied from 37.5 to 40°C (with an average of 38.9; N=45). The proportion of time spent vigilant varied from 8% to 51% (with an average of 23%; N=25) and the FID ranged from 77 to 198 m (with an average of 141 m; N=21).

To test the hypothesis that individuals vary in their use of risky open habitat in relation to their capacity to cope with risk or disturbance, we performed model selection on five sets of generalized linear mixed models, one for each stress index. As shown in Table 3b, the best model for behavior at capture contained the two-way interaction between the time of the day and PC2 score (AICc weight = 0.55). The first principal component, PC1, was not retained in the best model. That is, the probability of being in open habitat during daytime decreased with increasing values of PC2 (i.e. high probability of turning upside down in the box and high running speed at release) (Fig. 2a). Indeed, less reactive individuals at capture, with low PC2 scores, had a probability of around 0.4 of being in open habitat during daytime, whereas individuals with high PC2 scores had a probability of around 0.3 of being in open habitat during daytime. In contrast, the probability of being in open habitat during nighttime was higher and tended to increase slightly with increasing PC2 score.

The best model for the proportion of time spent vigilant (AICc weight = 1.00) and FID (AICc weight = 0.98) contained the two-way interactions between the time of day and each of these two reactivity indices (Table 3a). The probability of being in open habitat increased with increasing values of FID during daytime, but was higher and relatively invariable during nighttime (Fig. 2b). That is, individuals with short FID spent 20% of their time in open habitat during daytime (and around 85% during nighttime), whereas individuals with long FID spent 50% of their daytime in open habitat. Similarly, the probability of being in open habitat increased slightly with an increase in the proportion of time spent vigilant during the daytime, but was also higher and decreased slightly during nighttime (Fig. 2c). Confirming this pattern, we also found that the probability of being in open habitat decreased with an increase in the proportion of time spent feeding during the daytime, whereas it was higher and increased slightly during nighttime (model selected: two-way interaction between the time of day and time spent in feeding with an AICc weight = 1; results not shown).

Finally, the best model for rectal temperature contained the additive effects of the time of day and temperature (AICc weight = 0.58), however, the model including the two-way interaction between temperature and the time of day also had some support, as the AIC value for this model was very close to that of the best model ( $\Delta\text{AICc} = 0.72$ , AICc weight = 0.41). That is, the probability of being in open habitat decreased with increasing rectal temperature during the daytime, but was higher and relatively invariable during nighttime (Fig. 2d).

**Table 3a**

| Models                    | K | Temperature |            |             | Vigilance proportion |          |          | FID        |          |             |
|---------------------------|---|-------------|------------|-------------|----------------------|----------|----------|------------|----------|-------------|
|                           |   | AICc        | ΔAICc      | Weight      | AICc                 | ΔAICc    | Weight   | AICc       | ΔAICc    | Weight      |
| Period x Reactivity index | 5 | <b>450</b>  | <b>0.7</b> | <b>0.41</b> | <b>657</b>           | <b>0</b> | <b>1</b> | <b>354</b> | <b>0</b> | <b>0.98</b> |
| Period + Reactivity index | 4 | <b>449</b>  | <b>0.0</b> | <b>0.58</b> | 700                  | 43.3     | 0        | 363        | 8.9      | 0.01        |
| Reactivity index          | 3 | 2133        | 1684       | 0           | 3507                 | 2850     | 0        | 2636       | 2282     | 0           |
| Period                    | 3 | 458         | 8.8        | 0           | 698                  | 41.2     | 0        | 365        | 11.3     | 0           |
| Constant                  | 2 | 2155        | 1706       | 0           | 3505                 | 2848     | 0        | 2638       | 2284     | 0           |

**Table 3b**

| Models                      | K | PCA scores |          |             |
|-----------------------------|---|------------|----------|-------------|
|                             |   | AICc       | ΔAICc    | Weight      |
| Period x PC2                | 5 | <b>442</b> | <b>0</b> | <b>0.57</b> |
| Period x PC2 + PC1          | 6 | 444        | 2.3      | <b>0.18</b> |
| Period x PC2 + Period x PC1 | 7 | 445        | 2.6      | 0.16        |
| Period                      | 3 | 447        | 5.3      | 0.04        |
| Period + PC2                | 4 | 449        | 7.5      | 0.01        |
| Period + PC1                | 4 | 449        | 7.5      | 0.01        |
| Period x PC1                | 5 | 450        | 7.9      | 0.01        |
| Period + PC2 + PC1          | 5 | 451        | 9.7      | 0           |
| Period x PC1 + PC2          | 6 | 452        | 10.2     | 0           |
| Constant                    | 2 | 2137       | 1695     | 0           |
| PC2                         | 3 | 2139       | 1697     | 0           |
| PC1                         | 3 | 2139       | 1697     | 0           |

**Table 3 a, b:** Summaries of the candidate generalized linear mixed models to investigate the probability of being in open habitat in relation to the four indices of individual behavioral profile: (a) body temperature (N=45), proportion of time spent vigilant (N=25) and flight initiation distance (FID) (N=21) and (b) PC1 and PC2 from the PCA on behavior during capture (N=45). These models included the given reactivity index and the time of day ("Period"; daytime *versus* nighttime). AICc is the value of the corrected Akaike's Information Criterion and K is the number of estimated parameters for each model. The ranking of the models is based on the differences in the values for ΔAICc and Akaike weights ( $w_i$ ). For each reactivity index, the most parsimonious model is given in bold.

## DISCUSSION

In this study, we demonstrated a clear link between individual behavioral profile, and the use of open habitats, notably during daytime. This was the case whether we measured this risk-response during a highly stressful event (i.e. capture), or during normal ranging activities (describing the individual's response to a baseline level of risk). We have previously shown that roe deer habitat use in heterogeneous landscapes is, on average, constrained by human activities (Coulon *et al.* 2008 ; Bonnot *et al.* 2013, in the same study site), while our present results further demonstrate that individuals vary in habitat use tactic around this population mean in relation to their reaction to risky situations.

While evidence for population responses to disturbance is becoming more widely documented (Gill *et al.* 2001; Frid and Dill 2002; Stankowich and Blumstein 2005; Tarlow and Blumstein 2007; Liley and Creel 2008), there is much less information on heterogeneity in individual-level responses to predation risk. Within our study population, we hypothesized that individuals should react differently to the threat posed by human activities depending on their tendency to face to risky situations. Overall, our results showed that inter-individual variation in the day-night contrast in open habitat use was significantly related to the four indicators of behavioral profile: the behavioral score (PC2) and body temperature at capture (Figs 2a and 2d) and FID and the proportion of time spent in vigilance during feeding (Figs 2b and 2c). These results suggest that individuals occupy a position along a gradient describing their risk or disturbance willingness, which determines their tendency to use open habitat during the day, but in two contrasting ways. On the one hand, as expected, individuals with a marked response (relatively high temperature and high behavioral score) to a highly stressful event, in our case capture, used open habitat less, especially during daytime, when anthropogenic disturbance is highest. At the opposite extreme of the gradient, individuals that were less reactive during the capture event (relatively low temperature and low behavioral score) used open habitat more often and modified their habitat use from daytime to nighttime to a lesser degree. However, on the other hand, and in contrast to our expectations, individuals which were *a priori* more reactive during normal activities, expressing a stronger response to disturbance while foraging in open habitat (relatively long FID and more vigilant), used open habitat more during daytime compared to the *a priori* less reactive individuals. Thus, the two gradients of behavioral profile, one measured during

capture, the other during normal activities, appear to describe different components of the behavioral response to human disturbance. One way to explain these unexpected results is that the increase in anti-predator behaviors such as FID and vigilance among roe deer that habitually use open habitat during the day is the result of the adaptation of roe deer to riskier open habitat. In this hypothesis, the intrinsic differences in personality or behavioral types could lead roe deer to use different habitat in their level of openness and risk, such that individuals that are able to express an appropriate response to habitual disturbance are able to use open habitat more during daytime. In contrast, individuals that become highly reactive when confronted with an unusually stressful event such as capture are unable to deal with habitual sources of disturbance and, therefore, confine their habitat use to closed protective habitats during the day when such disturbance events are common. A second hypothesis is that the higher levels of anti-predator behaviors are the result of significant behavioral plasticity in response to higher risk. In this case, individuals that use open habitat during daytime compensate for their risk-taking by increasing their anti-predator behavior. Individual behavioral types are then a consequence of the different level of risk experienced by individuals using open habitat. It is difficult to distinguish between these two explanations. However, even though many variables were difficult to control in the field, all observations of FID and vigilance were recorded in risky-open habitat. All things being equal, we supposed that observations were not different in terms of environmental context. Without examining behavioral plasticity of anti-predator behaviors among varying risky and environmental contexts, we could not conclude about the behavioral plasticity hypothesis to explain increasing levels of anti-predator behaviors for individuals using more open habitat. Whatever the causes of the observed relation between open habitat use and anti-predator behaviors, the consequence is that individual varying in their behavioral and physiological responses to risk did not use open habitat in the same way.

Our above interpretation is supported by estimates of repeatability calculated for repeated measures on each reactivity index (following the method of Nakagawa and Schielzeth 2010). Indeed, if our behavioral profile gradients do indeed translate into among-individual variation in temperament, these measures should be repeatable across contexts and over time (Réale *et al.* 2007). In fact, body temperature was highly repeatable, while the time spent vigilant and FID were moderately so. In contrast, behavioral score at capture

(PC2) was not repeatable. Vigilance and FID behaviors are generally considered as important components of animal temperament and are commonly used to determine the existence of behavioral syndromes or personalities, particularly in birds and ungulates (Møller 2010; Bergvall *et al.* 2011; Couchoux and Cresswell 2012; Møller and Garamszegi 2012). Because repeatability estimates varied greatly between different classes of behavior (Bell *et al.* 2009), we may suppose that vigilance and FID behaviors are more sensitive to the environmental context (Couchoux and Cresswell 2012) and, hence, are somewhat more variable for a given individual, particularly in species with a high degree of behavioural plasticity, such as the roe deer. Despite this, the moderate repeatability estimates for most of our reactivity indices suggests a relatively consistent behavioral and physiological response for a given individual to predation risk.

Fig.2a

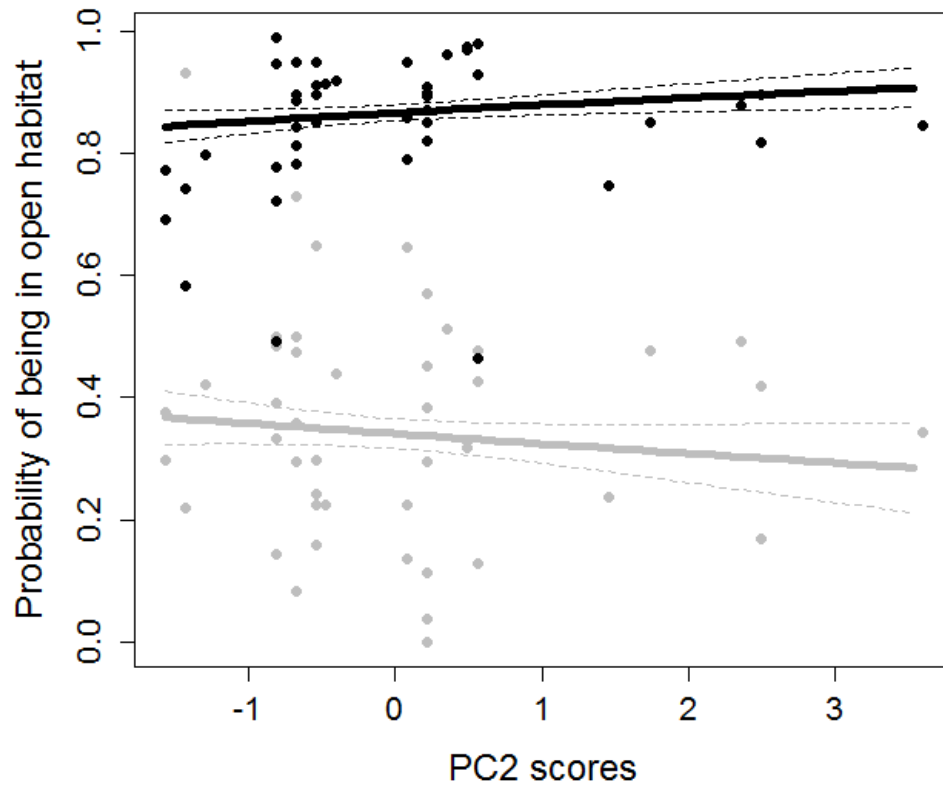


Fig2.b

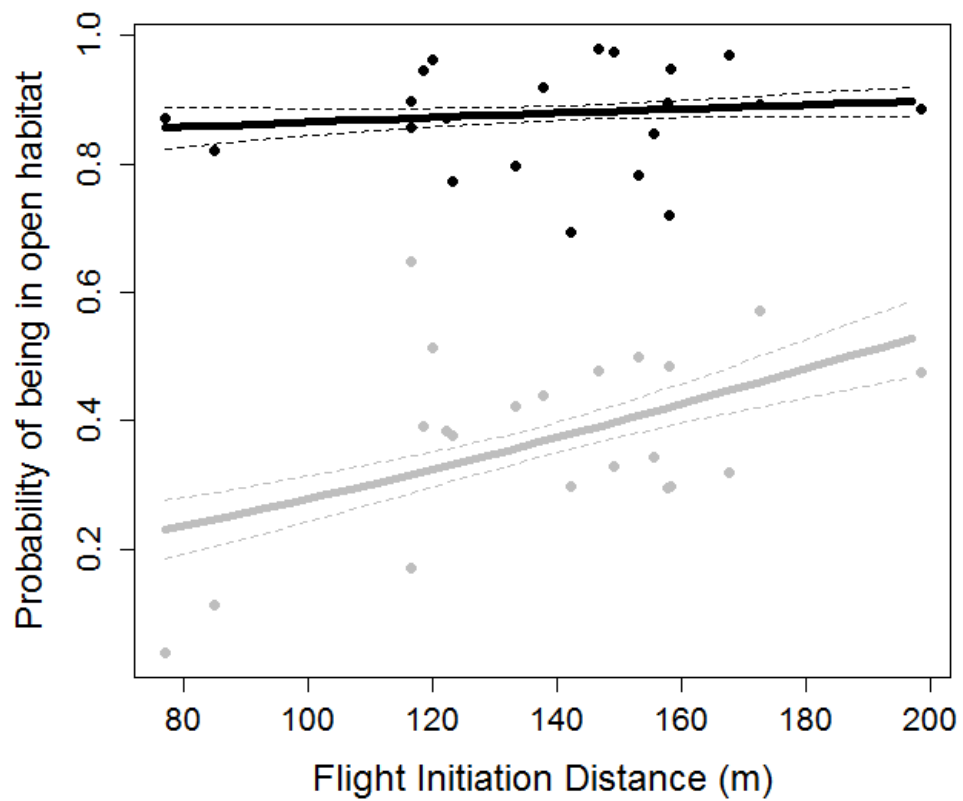


Fig2.c

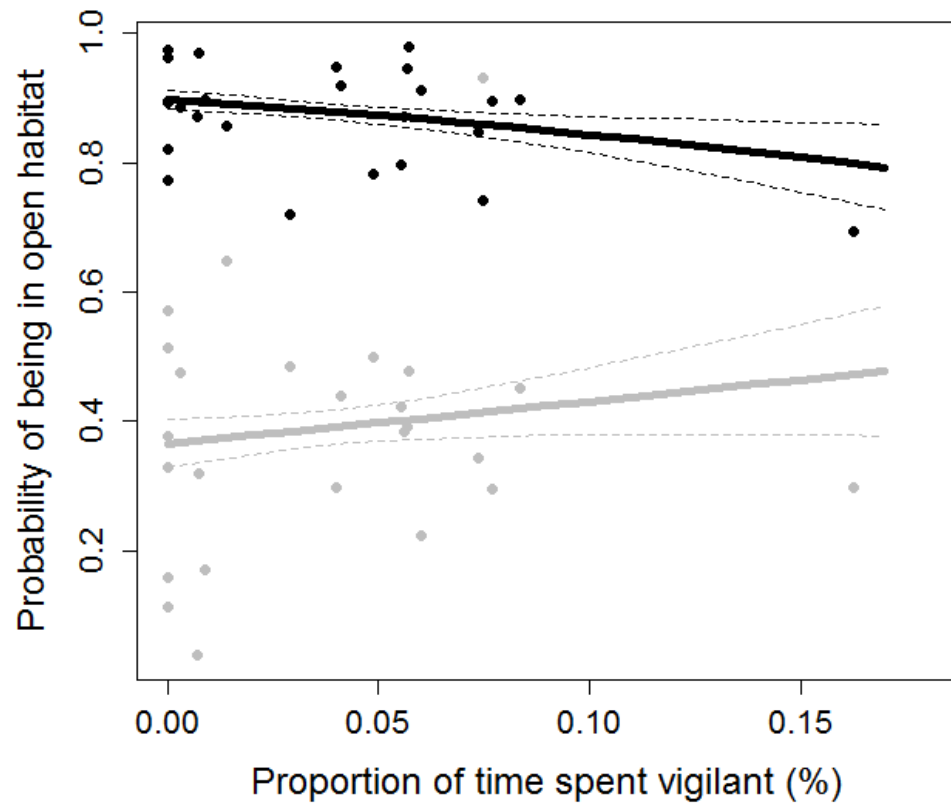
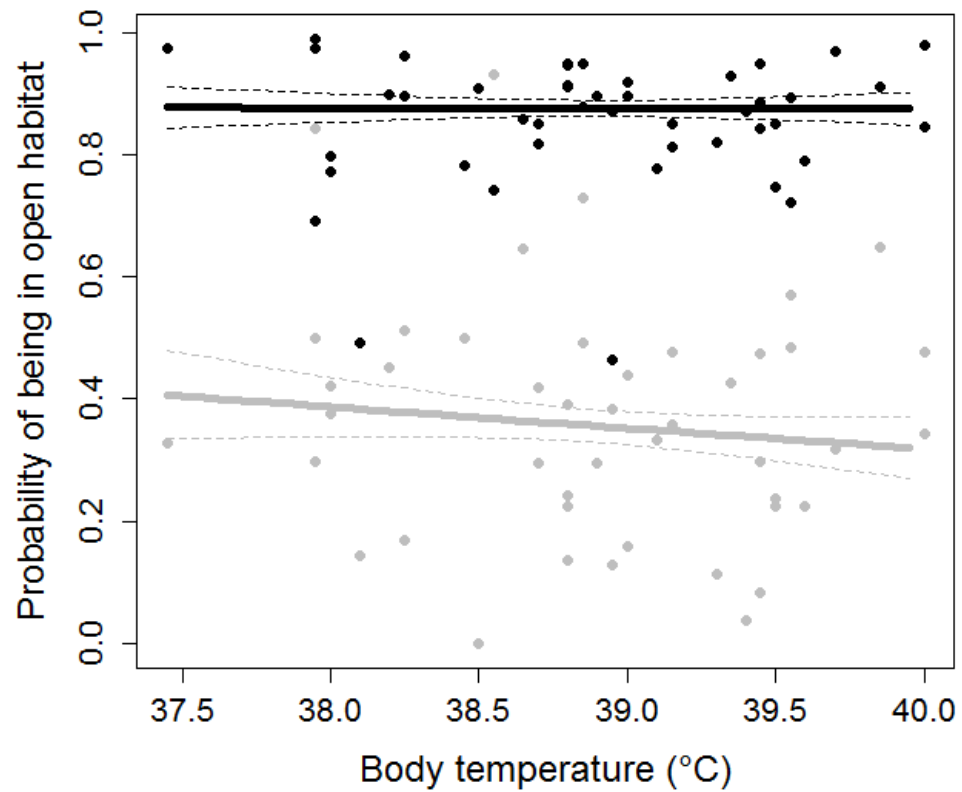


Fig.2d



**Figs 2:** The probability of being in open habitat during daytime (grey) and nighttime (black) in relation to (a) behavior at capture represented by row component scores of the second PCA axis (PC2 scores, N=45), (b) FID (flight initiation distance, N=21), (c) proportion of time spent vigilant (N=25) and (d) body temperature (N=45), shown with the 95% confidence intervals (dashed lines).

Overall, our study suggests that there is substantial inter-individual variation in how animals manage the trade-off between resource acquisition and predation risk across heterogeneous landscapes and that this variation could be linked to behavioral syndromes. This hypothesis is supported by the fact that several behavioral traits that we measured were inter-correlated. Notably, the physiological and behavioral measures sampled during winter capture were significantly correlated to behaviors sampled during fall observations in the field. Such correlations between different behavioral traits suggest a degree of consistency in the response to predation risk expressed differently across contexts, and hence a behavioral syndrome. Behavioral syndromes are considered to be highly correlated to the stress responses of individuals (Korhonen *et al.* 2000; Carrere and van Oers 2004; Martin and Réale 2008a,b) and may cause animals to distribute themselves in a non-random way in response to human disturbance. Our results suggest that roe deer individuals with lower behavioral profiles expose themselves to greater risk (related to human activities) by using open habitats during the daytime to a greater extent than individuals which are more sensitive to stressors. We might speculate that these former deer could, then, be considered as “bold” individuals that are known to be less fearful and more likely to take risks. Conversely, those deer that avoided open habitats during the day, thus exposing themselves less to risk, could be considered as “shy” individuals. This type of gradient in individual behavior has been described in several taxa, particularly in domesticated animals, but more rarely in wild populations. For example, Martin and Réale (2008a) showed that more explorative and docile chipmunk (*Tamias striatus*) individuals were more common in areas with levels of high human presence. Hence, we suggest that the high inter-individual variability in habitat use that we observed could be explained by behavioral syndromes, and the behavioral gradient in risk-taking that we describe could be assimilated to the “shy-bold” gradient. However, some caution is warranted in this interpretation because behavioral syndromes are generally defined as a suite of correlated behaviors reflecting between-individual consistency in behavior over time and across situations (Sih *et al.* 2004; Stamps and Groothuis 2010). While the different measures of behavioral profile that we used do appear to be repeatable to some extent (see above), further behavioral information is required to confirm this hypothesis. Studies on behavioral syndromes in wild populations are rare because of their complexity (Archard and Braithwaite 2010).

Our study has shown that the spatial behavior of a wild large herbivore is constrained by both human activities and inter-individual variability in how individuals manage the trade-off between foraging and predation risk. There is a pressing need for further studies that attempt to relate inter-individual variability in behavior in the wild to behavioral syndromes in order to better understand variation in the wildlife responses to human activity and so how animals may adapt to human-induced changes of their environment.

## **ACKNOWLEDGEMENTS**

We thank the local hunting associations, the Fédération Départementale des Chasseurs de la Haute-Garonne for allowing us to work in the Comminges, as well as all co-workers and volunteers for help collecting data during capture. Many thanks also to Joël Merlet, Denis Picot, Marjorie Battude, Hélène Dupuy, Léa Fontaine, Nora Navarro and Loïc Tequi for their important contribution in the field collection of behavioral data. Pierrick Blanchard and Julien Cote are at the lab EDB, part of the "Laboratoire d'Excellence" (LABEX) entitled TULIP (ANR -10-LABX-41).

## REFERENCES

- Abbas F, Morellet N, Hewison AJM, Merlet J, Cargnelutti B, Lourtet B, Angibault J-M, Daufresne T, Aulagnier S, Verheyden H. 2011. Landscape fragmentation generates spatial variation of diet composition and quality in a generalist herbivore. *Oecologia*. 167:401-411.
- Abrahams MV. 1993. The trade-off between foraging and courting in male guppies. *Animal Behaviour*. 45:673-681.
- Adrados C, Verheyden-Tixier H, Cargnelutti B, Pépin D, Janeau G. 2003. GPS approach to study fine-scale site use by wild red deer during active and inactive behaviors. *Wildlife Society Bulletin*. 31:544-552.
- Adriaenssens B, Johnsson J. 2011. Shy trout grow faster: exploring links between personality and fitness-related traits in the wild. *Behavioral Ecology*. 22:135-143.
- Andersen R, Duncan P, Linnell JDC. 1998a. The European Roe Deer: The Biology of Success. Scandinavian University Press, Oslo, Norway.
- Andersen R, Gaillard J-M, Liberg O, San José C. 1998b. Variation in life history parameters in roe deer. In: Andersen R, Duncan P, Linnell JDC. The European Roe Deer: The Biology of Success. Scandinavian University Press, Oslo, Norway. p. 285–308.
- Andersen R, Gaillard J-M, Linnell JDC, Duncan P. 2000. Factors affecting maternal care in an income breeder, the European roe deer. *Journal of Animal Ecology*. 69:672-682.
- Andersen R, Linnell JDC, Langvatn R. 1996. Short-term behavioural and physiological response of moose *Alces alces* to military disturbance in Norway. *Biological conservation*. 77:169-176.
- Apollonio M, Andersen R, Putman RJ. 2010. Present status and future challenges for European ungulate management. In: Apollonio M, Andersen R, Putman R (ed) European Ungulates and Their Management in the 21st Century. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp 578–604.
- Archard GA, Braithwaite VA. 2010. The importance of wild populations in studies of animal temperament. *Journal of Zoology*. 281:149-160.

Bakken M, Moe RO, Smith AJ, Selle G-ME. 1999. Effects of environmental stressors on deep body temperature and activity levels in silver fox vixens (*Vulpes vulpes*). *Applied Animal Behaviour Science*. 64:141-151.

Bates D, Maechler M, Bolker B. 2011. Lme4: Linear mixed-effects models using S4 classes. R package version 0.999375-4.

Beier P, McCullough DR. 1990. Factors influencing white-tailed deer activity patterns and habitat use. *Wildlife Monographs*. 109:3-51.

Bell A, Hankison SJ, Laskowski KL. 2009. The repeatability of behaviour: a meta-analysis. *Animal Behaviour*. 77:771-783.

Belovsky GE. 1986. Optimal foraging and community structure: implications for a guild of generalist grassland herbivores. *Oecologia*. 70:35-52.

Benhaïem S, Delon M, Lourtet B, Cargnelutti B, Aulagnier S, Hewison AJM, Morellet N, Verheyden H. 2008. Hunting increases vigilance levels in roe deer and modifies feeding site selection. *Animal Behaviour*. 76:611-618.

Bergvall UA, Schäpers A, Kjellander P, Weiss A. 2011. Personality and foraging decisions in fallow deer, *Dama dama*. *Animal Behaviour*. 81:101-112.

Biro PA, Post JR, Parkinson EA. 2003. From individuals to populations: prey fish risk-taking mediates mortality in whole-system experiments. *Ecology*. 84:2419-2431.

Biro PA, Stamps JA. 2008. Are animal personality traits linked to life-history productivity? *Trends in Ecology & Evolution*. 23: 361–368.

Bjørneraas K, Solberg EJ, Herfindal I, Van Moorter B, Rolandsen CM, Tremblay J-P, Skarpe C, Saether B-E, Eriksen R, Astrup R. 2011. Moose *Alces alces* habitat use at multiple temporal scales in a human-altered landscape. *Wildlife Biology*. 17:44-54.

Blas J, Bortolotti GR, Tella JL, Baos R, Marchant TA. 2007. Stress response during development predicts fitness in a wild, long lived vertebrate. *PNAS*. 104:8880-8884.

Bonnot N, Morellet N, Verheyden H, Cargnelutti B, Lourtet B, Klein F, Hewison AJM. 2013. Habitat use under predation risk: hunting, roads and human dwellings influence the spatial behaviour of roe deer. *European Journal of Wildlife Research*. 59: 185-193.

Bourgoin G, Garel M, Blanchard P, Dubray D, Maillard D, Gaillard J-M. 2011. Daily responses of mouflon (*Ovis gmelini musimon* x *Ovis* sp.) activity to summer climatic conditions. *Canadian Journal of Zoology*. 89:765-773.

Boyle SA, Samson FB. 1985. Effects of non-consumptive recreation on wildlife: A review. *Wildlife Society Bulletin*. 13:110-116.

Brown JS, Laundré JW, Gurung M. 1999. The ecology of fear: optimal foraging, game theory, and trophic interactions. *Journal of Mammalogy*. 80:385-399.

Burnham KP, Anderson DR. 1998. Model selection and inference: A practical information-theoretic approach. Springer-Verlag, New-York, New-York, USA.

Carere C, van Oers K. 2004. Shy and bold great tits (*Parus major*): body temperature and breath rate in response to handling stress. *Physiology and Behavior*. 82:905–912.

Cargnelutti B, Reby D, Desneux L, Angibault J-M, Joachim J, Hewison AJM. 2002. Space use by roe deer in a fragmented landscape some preliminary results. *Revue d'écologie*. 57:29-37.

Caro T. 2005. Antipredator defenses in birds and mammals. University of Chicago Press.

Carr JM, Lima SL. 2012. Heat-conserving postures hinder escape: a thermoregulation predation trade-off in wintering birds. *Behavioral Ecology*. 23:434–441.

Cederlund G. 1981. Daily and seasonal activity pattern of roe deer in a boreal habitat. *Swedish Wildlife Research*. 11:315-347.

Cote J, Clobert J, Brodin T, Fogarty S, Sih A. 2010. Personality-dependent dispersal: characterization, ontogeny and consequences for spatially structured populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 365: 4065-4076.

Couchoux C, Cresswell W. 2012. Personality constraints versus flexible antipredation behaviors: how important is boldness in risk management of redshanks (*Tringa totanus*) foraging in a natural system? *Behavioral Ecology*. 23:290-301.

Coulon A, Morellet N, Goulard M, Cargnelutti B, Angibault J-M, Hewison AJM. 2008. Inferring the effects of landscape structure on roe deer (*Capreolus capreolus*) movements using a step selection function. *Landscape Ecology*. 23:603-614.

Cowlishaw G. 1997. Trade-offs between foraging and predation risk determine habitat use in a desert baboon population. *Animal Behaviour*. 53:667-686.

Creel S, Winnie Jr JA, Maxwell B, Hamlin K, Creel M. 2005. Elk alter habitat selection as an antipredator response to wolves. *Ecology*. 86:3387-3397.

Creel S, Winnie Jr JA. 2005. Responses of elk herd size to fine-scale spatial and temporal variation in the risk of predation by wolves. *Animal Behaviour*. 69:1181–1189

Creel S, Christianson D, Liley S, Winnie Jr JA. 2007. Predation risk affects reproductive physiology and demography of elk. *Science*. 315:960.

Dall S, Houston A, McNamara J. 2004. The behavioural ecology of personality: consistent individual differences from an adaptive perspective. *Ecology Letters*. 7:734–739.

Dingemanse N, Réale D. 2005. Natural selection and animal personality. *Behaviour* 142:1159-1184.

Dingemanse N, Wolf M. 2010. Recent models for adaptive personality differences: a review. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 365:3947-3958.

Dingemanse N, Dochtermann NA, Nakagawa S. 2012. Defining behavioural syndromes and the role of ‘syndrome deviation’ in understanding their evolution. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 66:1543-1548.

Duncan P, Tixier H, Hoffman RR, Lechner-Doll M. 1998. Feeding strategies and the physiology of digestion in roe deer. In: Andersen R, Duncan P, Linnell JDC, editors. *The*

European Roe Deer: The Biology of Success. Scandinavian University Press, Oslo, Norway. p. 91-116.

Dodson S. 1989. Predator-induced reaction norms. *Bioscience*. 39:447-452.

Dray S, Dufour AB. 2007. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*. 22: 1-20.

Fraser DF, Huntingford F. 1986. Feeding and avoiding predation hazard: the behavioral response of the prey. *Ethology*. 73:56-68.

Fraser DF, Gilliam JF, Daley MJ, Le AN, Skalski GT. 2001. Explaining leptokurtic movement distributions: intrapopulation variation in boldness and exploration. *The American Naturalist*. 158:124-135.

Frid A, Dill L. 2002. Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conservation Ecology*. 6:11.

Gill JA, Norris K, Sutherland WJ. 2001. The effects of disturbance on habitat use by black-tailed godwits *Limosa limosa*. *Journal of Applied Ecology*. 38:846-856.

Gilliam JF, Fraser DF. 1987. Habitat selection under predation hazard: test of a model with foraging minnows. *Ecology*. 68:1856-1862.

Godvik I, Loe LE, Vik J, Veiberg V, Langvatn R, Mysterud A. 2009. Temporal scales, trade-offs, and functional responses in red deer habitat selection. *Ecology*. 90:699-710.

Heithaus MR, Dill LM. 2002. Food availability and tiger shark predation risk influence bottlenose dolphin habitat use. *Ecology*. 83:480-491.

Hewison AJM, Angibault J-M, Cargnelutti B, Coulon A, Rames J-L, Serrano E, Verheyden H, Morellet N. 2007. Using radio-tracking and direct observation to estimate roe deer *Capreolus capreolus* density in a fragmented landscape: a pilot study. *Wildlife Biology*. 13:313-320.

Hewison AJM, Morellet N, Verheyden H, Daufresne T, Angibault J-M, Cargnelutti B, Merlet J, Picot D, Rames J-L, Joachim J, Lourtet B, Serrano E, Bideau E, Cebe N. 2009. Landscape fragmentation influences winter body mass of roe deer. *Ecography*. 32:1062-1070

Hewison AJM, Vincent JP, Joachim J, Angibault JM, Cargnelutti B, Cibien C. 2001. The effects of woodland fragmentation and human activity on roe deer distribution in agricultural landscapes. *Canadian Journal of Zoology*. 79:679-689.

Hewison AJM, Vincent JP, Reby D. 1998. Social organisation of European roe deer. In: Andersen R, Duncan P, Linnell JDC, editors. *The European Roe Deer: The Biology of Success*. Scandinavian University Press, Oslo, Norway. p. 189-219.

Jayakody S, Sibbald AM, Gordon IJ, Lambin X. 2008. Red deer *Cervus elaphus* vigilance behaviour differs with habitat and type of human disturbance. *Wildlife Biology*. 14:81-91.

Jeppesen JL. 1989. Activity patterns of free-ranging roe deer (*Capreolus capreolus*) at Kalø. *Danish Review of Game Biology*. 13:1-32.

Knight R, Gutzwiller K. 1995. *Wildlife and recreationists: Coexistence through management and research*. Island Press, Washington, DC.

Komdeur J, Kats RKH. 1999. Predation risk affects trade-off between nest guarding and foraging in Seychelles warblers. *Behavioral Ecology*. 10:648-658.

Koolhaas JM, de Boer SF, Buwalda B, van Reenen K. 2007. Individual variation in coping with stress: a multidimensional approach of ultimate and proximate mechanisms. *Brain Behavior and Evolution*. 70:218-226.

Koolhaas JM, Korte SM, de Boer SF, van der Vegt BJ, van Reenen CG, Hopster H, de Jong IC, Ruis MAW, Blokhuis HJ. 1999. Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*. 23:925-935.

Korhonen H, Hansen SW, Malmkvist J, Houbak B. 2000. Effect of capture, immobilization and handling on rectal temperatures of confident and fearful male mink. *Journal of Animal Breeding and Genetics*. 117:337-345.

Krebs JR. 1980. Optimal foraging, predation risk and territory defence. *Ardea*. 68:83-90

Larson TJ, Rongstad OJ, Terbilcox FW. 1978. Movement and habitat use of white-tailed deer in Southcentral Wisconsin. *Journal of Wildlife Management*. 42:113-117.

Laundré JW, Hernandez L, Altendorf KB. 2001. Wolves, elk, and bison: reestablishing the "landscape of fear" in Yellowstone National Park, U.S.A. *Canadian Journal of Zoology*. 79:1401-1409.

Liley S, Creel S. 2008. What best explains vigilance in elk: characteristics of prey, predators, or the environment? *Behavioral Ecology*. 19:245-254 .

Lima SL. 1998. Nonlethal effects in the ecology of predator-prey interactions. *Bioscience*. 48:25-34.

Lima SL, Dill LM. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*. 68:619-640.

López P, Hawlena D, Polo V, Amo L, Martín J. 2005. Sources of individual shy-bold variations in antipredator behaviour of male Iberian rock lizards. *Animal Behaviour*. 69:1-9.

Luttbeg B, Sih A. 2010. Risk, resources and state-dependent adaptive behavioural syndromes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 365:3977-3990.

MacArthur RH, Pianka ER. 1966. On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist*. 100:603-609.

Martin J, Réale D. 2008a. Animal temperament and human disturbance: Implications for the response of wildlife to tourism. *Behavioural Processes*. 77:66-72.

Martin J, Réale D. 2008b. Temperament, risk assessment and habituation to novelty in eastern chipmunks, *Tamias striatus*. *Animal Behaviour*. 75:309-318.

Mathot KJ, Wright J, Kempenares B, Dingemanse N. 2012. Adaptive strategies for managing uncertainty may explain personality-related differences in behavioural plasticity. *Oikos*. 121:1009-1020.

Mazerolle MJ. 2011. AICcmodavg: Model selection and multimodel inference based on (Q)AIC(c). R package version 1.19.

Møller AP. 2010. Interspecific variation in fear responses predicts urbanization in birds. *Behavioral Ecology*. 21:365-371.

Møller AP, Garamszegi LZ. 2012. Between individual variation in risk-taking behavior and its life history consequences. *Behavioral Ecology*. 23:843-853.

Montané J, Marco I, Lopez-Olvera J, Perpignan D, Manteca X, Lavin S. 2003. Effects of Acepromazine on capture stress in roe deer (*Capreolus capreolus*). *Journal of Wildlife Diseases*. 39:375–386.

Morellet N, Klein F, Solberg E, Andersen R. 2011a. The census and management of populations of ungulates in Europe. In: Putman R, Apollonio M, Andersen R (ed) *Ungulate management in Europe: problems and practices*. Cambridge University Press, Cambridge, UK pp 106–143.

Morellet N, Van Moorter B, Cargnelutti B, Angibault J-M, Lourtet B, Merlet J, Ladet S, Hewison AJM. 2011b. Landscape composition influences roe deer habitat selection at both home-range and landscape scales. *Landscape Ecology*. 26:999-1010.

Mysterud A, Larsen PK, Ims RA, Østbye E. 1999. Habitat selection by roe deer and sheep: does habitat ranking reflect resource availability? *Canadian Journal of Zoology*. 77:776-783.

Nakagawa S, Schielzeth H. 2010. Repeatability for gaussian and non-gaussian data: a practical guide for biologists. *Biological Reviews*. 85:935-956.

Ottoni EB. 2000. EthoLog 2.2: a tool for the transcription and timing of behavior observation sessions. *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers*. 32:446-449.

Øverli Ø, Sørensen C, Pulman KGT, Pottinger TG, Korzan W, Summers CH, Nilsson GE. 2007. Evolutionary background for stress-coping styles: Relationships between physiological, behavioral, and cognitive traits in non-mammalian vertebrates. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*. 31:396-412.

Parker ED Jr, Forbes VE, Nielsen SL, Ritter C, Barata C, Baird DJ, Admiraal W, Levin L, Loeschke V, Lyytikäinen-Saarenmaa P, Høgh-Jensen H, Calow P, Ripley BJ. 1999. Stress in ecological systems. *Oikos*. 86:179-184.

Pyke GH, Pulliam HR, Charnov EL. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *The Quarterly Review of Biology*. 52:137-154.

Réale D, Festa-Bianchet M. 2003. Predator-induced natural selection on temperament in bighorn ewes. *Animal Behaviour*. 65:463-470.

Réale D, Reader SM, Sol D, McDougall PT, Dingemanse N. 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews*. 82:291-318.

Réale D, Dingemanse N, Kazem AJN, Wright J. 2010. Evolutionary and ecological approaches to the study of personality. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 365:3937–3946.

Rovero F, Hughes RN, Chelazzi G. 1999. Cardiac and behavioural responses of mussels to risk of predation by dogwhelks. *Animal Behaviour*. 58:707-714.

Savicky P. 2009. pspearman: Spearman's rank correlation test. R package version 0.2-5.

Schielzeth H, Nakagawa S. 2011. rptR: Repeatability for Gaussian and non-Gaussian data. R package version 0.6.404/r44. <http://R-Forge.R-project.org/projects/rptr/>.

Schmitz OJ. 1991. Thermal constraints and optimization of winter feeding and habitat choice in white-tailed deer. *Ecography*. 14:104-111.

Schoener TW. 1971. Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 2:369-403.

Sih A. 1980. Optimal behavior: can foragers balance two conflicting demands? *Science*. 210:1041-1043.

Sih A, Bell A, Johnson JC. 2004. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology and Evolution*. 19:372-378.

Sih A, Cote J, Evans M, Fogarty S, Pruitt J. 2012. Ecological implications of behavioral syndromes. *Ecology Letters*. 15: 278-289.

Sih A, Ziemba R, Harding KC. 2000. New insights on how temporal variation in predation risk shapes prey behavior. *Trends in Ecology & Evolution*. 15:3-4.

Smith BR, Blumstein DT. 2008. Fitness consequences of personality: a meta-analysis. *Behavioral Ecology*. 19:448-455.

Stamps JA. 2007. Growth-mortality tradeoffs and 'personality traits' in animals. *Ecology Letters*. 10:355-363.

Stamps JA, Groothuis TGG. 2010. The development of animal personality: relevance, concepts and perspectives. *Biological Reviews*. 85:301-325.

Stankowich T. 2008. Ungulate flight responses to human disturbance: A review and meta-analysis. *Biological conservation*. 141:2159-2173.

Stankowich T, Blumstein DT. 2005. Fear in animals: a meta-analysis and review of risk assessment. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 272:2627-2634.

Tarlow EM, Blumstein DT. 2007. Evaluating methods to quantify anthropogenic stressors on wild animals. *Applied Animal Behaviour Science*. 102:429-451.

Tollrian R, Harvell CD. 1999. The evolution of inducible defenses: current ideas. In: Tollrian R, Harvell CD (ed) *The Ecology and Evolution of Inducible Defenses*. Princeton University Press, Princeton, pp 306-321.

Turner DC. 1979. An analysis of time-budgeting by roe deer (*Capreolus capreolus*) in an agricultural area. *Behaviour*. 71:246-289.

Valeix M, Loveridge AJ, Chamaillé-Jammes S, Davidson Z, Murindagomo F, Fritz H, Macdonald DW. 2009. Behavioral adjustments of African herbivores to predation risk by lions: Spatiotemporal variations influence habitat use. *Ecology*. 90:23-30.

van Oers K, Drent PJ, de Goede P, van Noordwijk AJ. 2004. Realized heritability and repeatability of risk-taking behaviour in relation to avian personalities. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 271:65-73.

Verdolin JL. 2006. Meta-analysis of foraging and predation risk trade-offs in terrestrial systems. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 60:457-464.

Watts HE, Blankenship LM, Dawes SE, Holekamp KE. 2010. Responses of spotted hyenas to lions reflect individual differences in behavior. *Ethology*. 116:1199-1209.

Weimerskirch H, Cherel Y, Cuenot-Chaillet F, Ridoux V. 1997. Alternative foraging strategies and resource allocation by male and female wandering albatrosses. *Ecology*. 78:2051-2063.

Willems EP, Hill RA. 2009. Predator-specific landscapes of fear and resource distribution: effects on spatial range use. *Ecology*. 90:546-555.

Wilson DS, Clark AB, Coleman K, Dearstyne T. 1994. Shyness and boldness in humans and other animals. *Trends in Ecology & Evolution*. 9:442-446.

Wolf M, van Doorn GS, Leimar O, Weissing FJ. 2007. Life-history trade-offs favour the evolution of animal personalities. *Nature*. 447:581-584.

Ydenberg RC, Krebs JR. 1987. The tradeoff between territorial defense and foraging in the Great Tit (*Parus major*). *American Zoologist*. 27:337-346.

Ydenberg RC, Dill LM. 1986. The economics of fleeing from predators. *Advances in the study of behavior*. 16: 229-249.



## *Synthèse & Discussion*



*Brocard prenant la fuite dans les blés. ©B. Lourtet*



## I. Sélection des habitats et Contextes écologiques et évolutifs

De par le monde, la présence humaine a considérablement modifié la structure des paysages et est souvent à l'origine de la perte des habitats naturels pour de nombreuses espèces (Hannah *et al.* 1994 ; Wilcove *et al.* 1998 ; Venter *et al.* 2006). Les activités humaines liées aux pratiques d'agriculture et d'élevage intensives, au défrichement des forêts, à la construction d'infrastructures humaines (routes, habitations), sont responsables de la perturbation partielle ou majeure de plus de 70% des habitats viables dans le monde (Hannah *et al.* 1994 ; Hannah *et al.* 1995). Ces dérangements liés aux activités anthropiques sont donc une source d'hétérogénéité spatiale et représentent un facteur déterminant de la distribution spatiale des espèces, des populations et des individus (Hannah 1994 ; Frid & Dill 2002). La façon dont les individus vont exploiter cette hétérogénéité spatiale (de l'environnement) de par leur utilisation et la sélection des habitats, peut nous permettre de mieux comprendre les liens qui existent entre une espèce, une population ou un individu et son environnement.

Ces questions sont pertinentes dans l'approche de nombreux problèmes écologiques, tels que la compréhension de la distribution d'une espèce, la prédiction de la réponse des animaux face aux changements écologiques et perturbations de leurs habitats (ex. perte de l'habitat naturel) ou encore dans la compréhension de la façon dont les animaux gèrent les compromis entre différents besoins (par exemple entre l'acquisition des ressources et l'évitement des risques). Les choix faits par les individus dans l'exploitation d'habitats de différentes qualités peuvent avoir un impact sur leur condition physique, leur dispersion, leur survie, leur reproduction et donc sur la dynamique des populations. Ainsi, la théorie de la sélection des habitats, considérée à diverses échelles, peut être interprétée comme une théorie globale en écologie, qui peut expliquer la dynamique des populations (Holt 1987), la régulation des populations et des assemblages de communautés (Morris 2003) ou encore la spéciation (Thorpe 1945 ; Morris 2003). La gestion et la conservation de certaines espèces sont donc directement reliées à la compréhension du lien entre un individu et son environnement, *via* la sélection des habitats.

Pour que les animaux puissent prendre des décisions dans leur sélection des habitats, il faut bien sûr qu'il y ait du choix entre différents habitats ou ressources (hétérogénéité spatiale) mais également que les individus aient connaissance de ces différentes options, c'est-à-dire qu'ils connaissent les différents habitats disponibles dans leur environnement (éventuellement en les ayant déjà sélectionnés et expérimentés). La théorie de la distribution idéale libre (IFD, *Ideal Free Distribution*) est basée sur ces suppositions, en plus de celle de la libre mobilité des individus entre les habitats (Fretwell & Lucas 1969). Elle prédit que les individus devraient se distribuer de façon idéale parmi les habitats disponibles, de telle sorte que tous les individus de la population aient la même valeur adaptative. Ainsi, un individu qui prend plus de risque à sélectionner des habitats associés à des dérangements et de la prédation, devrait avoir la même valeur adaptative qu'un individu sélectionnant des habitats moins soumis aux risques mais ne permettant qu'une acquisition réduite des ressources alimentaires (en qualité ou en quantité). Dans notre étude, nous avons montré l'existence de différentes stratégies d'utilisation des habitats selon des caractéristiques individuelles, suggérant l'existence d'un syndrome comportemental, ou de personnalités, qui sous-tend le comportement spatial des chevreuils (Chapitre III). Les chevreuils les plus vigilants et qui prenaient la fuite le plus rapidement face à une menace, étaient les individus qui utilisaient le plus les milieux ouverts risqués. Ces individus adaptés, semble-t-il, aux perturbations anthropiques quotidiennes subies dans les milieux ouverts, seraient plus capables de gérer un événement particulièrement stressant, tel que la capture et la manipulation par des humains. Même si ces travaux ne se sont pas penchés sur les conséquences de ces différentes stratégies en termes de survie et/ou de reproduction, ils ont permis de mettre en évidence l'existence de différentes stratégies d'utilisation des habitats (sous la forme d'un gradient) selon les traits de personnalité des individus étudiés.

Dans la plupart des populations d'ongulés sauvages, il semblerait qu'il existe de la variation spatiale de la valeur adaptative individuelle et que la théorie de l'IFD ne soit pas supportée (Petorelli *et al.* 2001 ; McLoughlin *et al.* 2006 ; Jones *et al.* 2006 ; McLoughlin *et al.* 2007 ; Bremset Hansen *et al.* 2009 ; Gaillard *et al.* 2010 ; mais voir Wahlström & Kjellander 1995). Cette variation de la valeur adaptative des individus dans l'espace pourrait s'expliquer du fait que les animaux de populations naturelles sont rarement omniscients et libres dans leurs mouvements entre les habitats. Des barrières physiques ou géographiques

peuvent en effet limiter les déplacements des individus au sein d'un paysage ; par exemple, la défense d'un territoire peut empêcher l'accès de certains habitats pour leurs congénères (Burt 1943). Une stochasticité environnementale marquée peut également changer la valeur relative des habitats pour les individus. Ainsi, de fortes variations spatio-temporelles dans les ressources ou dans le risque de prédation peuvent modifier la valeur alimentaire ou refuge des habitats. Des études précédentes sur le même site d'étude ont montré que les individus vivant dans des milieux ouverts, avec une forte disponibilité de cultures et de prairies riches en ressources alimentaires, avaient une masse corporelle plus importante, probablement dû à un meilleur régime alimentaire (Hewison *et al.* 2009 ; Abbas *et al.* 2011). Chez le chevreuil, la masse corporelle est le déterminant le plus important des variations des traits d'histoire de vie (Gaillard *et al.* 1998 ; Linnell *et al.* 1998). En effet, la masse corporelle influence le comportement de dispersion chez les juvéniles (Debeffe *et al.* 2012) ou encore la taille de la portée et le poids à la naissance des faons pour les femelles (Gaillard *et al.* 1998). Ainsi, on pourrait supposer de la même façon que ces stratégies d'utilisation des habitats en fonction des traits de personnalité chez le chevreuil pourraient être corrélées à des performances différentes entre les individus de personnalités diverses. Afin de déterminer si ces stratégies sont associées à des valeurs adaptatives différentes pour les individus, il faudrait corrélérer la survie ou le succès reproducteur des individus à leur utilisation du milieu ouvert. La masse corporelle étant un bon proxy des traits liés à la valeur adaptative chez le chevreuil (Hewison *et al.* 2009), l'utilisation du milieu ouvert entre le jour et la nuit pourrait être corrélée à la masse corporelle afin de déterminer si les individus qui utilisent préférentiellement les milieux ouverts, y compris durant la journée, sont effectivement plus lourds.

Pour que les individus réalisent leur valeur adaptative annuelle potentielle, ils doivent avoir accès à certaines ressources et conditions déterminantes pour leur survie et leur reproduction (par exemple, la disponibilité des ressources alimentaires ou refuges). Lorsque la distribution de ces ressources et de ces conditions limite la valeur adaptative potentielle, les patrons de sélection des habitats peuvent être modifiés vers la sélection d'habitats qui leur permettent d'accéder à ces ressources et ou conditions limitantes. Ainsi, les animaux devraient sélectionner les habitats qui leur permettent de ne pas être confrontés à ces facteurs limitants. Un facteur limitant peut être défini comme une ressource ou une

condition qui est disponible dans des quantités proches des valeurs minimales requises par les organismes (issu de la loi de Liebig, Odum 1959).

Parce que la disponibilité des habitats dans l'environnement peut modifier la distribution des facteurs limitants, l'intensité de la sélection d'un habitat devrait être dépendante de la disponibilité de cet habitat dans l'environnement. Par exemple, Mysterud & Ims (1998) ont montré que les chevreuils sélectionnent moins les habitats refuges lorsque la disponibilité de ces derniers augmentait. Lorsqu'un habitat est manquant ou trop rare dans l'environnement, celui-ci peut-être compensé par la présence d'un autre habitat, un 'substitut', à partir du moment où celui-ci permet d'accéder à des ressources ou des conditions similaires (Tilman 1980). Ainsi, la disponibilité d'un habitat peut influencer la sélection pour un autre habitat de substitution. Par exemple, Morellet *et al.* (2011b) ont pu montrer sur la population d'Aurignac que, les haies (qui fournissent des ressources similaires aux bois pour les chevreuils) étaient d'autant plus sélectionnées que les habitats boisés étaient peu abondants, alors que les habitats boisés n'étaient pas sélectionnés en fonction de leur disponibilité. Nos résultats exposés dans le Chapitre I sur la sélection des habitats en fonction de la disponibilité des ressources et des risques montrent que les chevreuils vivant dans les milieux ouverts (faible disponibilité des habitats boisés) sélectionnent plus le bois que les individus vivant dans des milieux fortement boisés, qui eux utilisent le bois de façon proportionnelle à sa disponibilité. Réciproquement, les individus qui vivent dans des milieux fortement boisés sélectionnent les cultures alors que les individus vivant dans des milieux ouverts ont tendance à les utiliser proportionnellement à leur disponibilité ou à les éviter. Cependant, ce patron n'est pas vrai pour la sélection des prairies, qui sont globalement utilisées proportionnellement à leur disponibilité par les individus du milieu boisé, laissant suggérer que les prairies ne représentent pas une ressource limitante pour ces chevreuils.

## II. Causes et conséquences de la sélection des habitats

L'étude de la sélection des habitats est basée sur l'observation des mouvements quotidiens réalisés par les individus dans leur exploitation de leur environnement. Ainsi, les interactions entre les facteurs internes et environnementaux qui peuvent influencer les mouvements des organismes (Nathan *et al.* 2008 ; Holyoak *et al.* 2008) sont également susceptibles d'impacter les comportements d'utilisation et de sélection des habitats dans un paysage hétérogène. Chaque décision spatiale dépend en effet des caractéristiques intrinsèques de l'individu (condition corporelle, besoins énergétiques) et des activités qu'il doit réaliser pour maximiser sa valeur adaptative (s'alimenter, se reproduire, élever sa progéniture,...), ainsi que des facteurs environnementaux (présence ou absence d'un risque de prédation, de ressources, de refuges, de conspécifiques ; conditions climatiques ; ...) qui peuvent eux-mêmes impacter les facteurs internes des individus. Nous allons donc discuter dans ce chapitre la façon dont les facteurs environnementaux et individuels peuvent influencer simultanément les patrons de sélection des habitats et quelles conséquences cela peut avoir en termes de valeur adaptative individuelle.

### 1. Variations spatio-temporelles dans le processus de sélection des habitats

Dans les milieux hétérogènes, tels que les milieux agricoles fortement anthropisés, les individus doivent constamment faire des choix dans leur sélection des habitats afin d'exploiter au mieux cette hétérogénéité. La façon dont un individu va exploiter son environnement peut influencer ses interactions avec des conspécifiques ou avec d'autres espèces, de même que son exposition à des perturbations ou à d'éventuelles rencontres avec des prédateurs (Sih 2005; Lima 1998). Les variations spatiales et temporelles de l'environnement peuvent modifier les valeurs alimentaires ou refuges des habitats et donc la façon dont les individus vont exploiter leur environnement *via* la sélection des habitats.

Du fait que la disponibilité des ressources change au cours du temps (par exemple, entre les saisons), Manly *et al.* 2002, préconisait d'analyser les patrons de sélection des habitats sur la période de temps la plus courte possible. La disponibilité des ressources peut

également varier dans l'espace, en fonction de la structure et de la composition en habitats de l'environnement ou encore de la densité locale d'individus partageant les mêmes ressources. De la même façon, l'intensité du risque de prédation peut varier temporellement et spatialement créant un paysage de la peur hétérogène (Laundré *et al.* 2001 ; Laundré *et al.* 2010). Certains habitats peuvent ainsi être associés à des niveaux de risque de prédation plus ou moins élevés. Par exemple, l'habitat forestier représente un milieu plus protecteur et sécurisant que les prairies ou les cultures pour les populations de chevreuils dont le principal prédateur est l'Homme (dans la majorité de son aire de répartition). Au sein de nos différents travaux présentés précédemment, nous avons en effet pu mettre en évidence un fort impact de la composition du paysage en habitats forestiers sur le comportement spatial et alimentaire des chevreuils (Chapitres I & II) dans le paysage de la peur. Même si les résultats obtenus sont à prendre avec précaution, il semblerait que les niveaux de stress (taux de métabolites des glucocorticoïdes fécaux, Chapitre II.3) mesurés dans la population de chevreuils d'Aurignac dépendent de la composition en forêts, en parcelles cultivées et en infrastructures anthropiques de l'environnement proche des individus. Ces résultats sont à corréler avec de précédentes études sur le même site qui ont pu mettre en évidence l'importance de la composition et de la structure des habitats sur divers traits d'histoire de vie et caractéristiques individuelles qui peuvent fortement impacter la valeur adaptative des individus. En effet, les résultats accumulés sur le site d'étude semblent montrer que les chevreuils vivant dans les milieux plus ouverts et plus anthropisés (i) ont une masse corporelle plus importante, probablement due à la richesse des ressources disponibles dans les parcelles cultivées, (Hewison *et al.* 2009 ; Abbas *et al.* 2011), (ii) sélectionnent fortement les milieux boisés et les haies, ces dernières pouvant représenter un habitat de substitution au bois lorsque ceux-ci sont rares dans l'environnement (Morellet *et al.* 2011b ; Chapitres I & II), (iii) sont potentiellement moins parasités (les chevreuils avec les régimes alimentaires les plus riches sont moins infestés par des parasites gastro-intestinaux ; Navarro-Gonzalez *et al.* 2012), (iv) ont une plus forte probabilité de disperser à l'âge de 1 an que les juvéniles des milieux forestiers et parcourent des distances de dispersion plus importantes (Debeffe *et al.* 2012), (v) ont une probabilité plus importante d'avoir des faons (liée à la masse corporelle des femelles) mais une mortalité juvénile accrue (résultats non publiés et discutés plus en détails plus loin dans la discussion). L'ensemble de ces résultats illustre l'importance de la

composition en habitats de l'environnement local sur la santé, le maintien, la survie et la reproduction des chevreuils vivant dans des paysages hétérogènes dominés par l'homme.

En plus de cet effet de la composition en habitats du paysage, la proximité des sources potentielles de dérangement peut également influencer le comportement des individus. En effet, alors que les chevreuils, comme beaucoup d'ongulés, tendent à privilégier les milieux ouverts riches en ressources la nuit et à sélectionner les milieux boisés le jour lorsque le risque de prédation ou de dérangements est plus important (Chap. I & II), nous avons montré que l'utilisation du bois de jour est nettement restreinte au profit des cultures et prairies lorsque les chevreuils sont suffisamment distants des infrastructures humaines (Chap. II.1). La variation spatiale des infrastructures humaines peut donc impacter la sélection des habitats par les chevreuils, mais également la distribution des populations. En effet, des études précédentes réalisées sur le même site d'étude ont montré, *via* l'étude des flux géniques, que les infrastructures humaines, telles que les routes majeures (e.g. autoroutes) et les canaux, pouvaient contraindre les mouvements des individus, générant une légère différenciation des populations (Coulon *et al.* 2006).

Alors que leur impact sur les décisions d'utilisation des habitats peut parfois être plus important que les variations spatiales, l'impact des variations temporelles sont moins représentées dans la littérature, au moins à échelle fine (*i.e.* variations sur quelques heures ou jours pour une espèce longévive). En effet, à différentes échelles, des variations temporelles dans les conditions climatiques (ex. température basse en hiver vs chaudes en été), les ressources disponibles (ex. présence vs absence de cultures en fonction des activités agricoles), l'intensité du risque (ex. jour vs nuit) ou la probabilité d'interactions avec des individus d'une autre espèce ou de la même espèce (ex. formation de groupes ou non selon le cycle biologique) peuvent affecter le comportement spatial des animaux.

Parmi la multitude d'études, un certain nombre d'entre elles se sont focalisées sur l'impact des variations spatiales et/ou temporelles sur le comportement spatial des populations d'ongulés sauvages. Ainsi, et pour n'en citer que quelques unes, Cimino & Lovari (2003) ont pu montrer une modification dans l'utilisation des habitats ainsi qu'un glissement du domaine vital de 19 chevreuils à la suite de modifications spatiales de la disponibilité des

ressources dans leur domaine vital, par le labourage de certaines parcelles cultivées offrant des ressources riches en termes de qualité, de quantité mais également de couvert. De même, Grignolio *et al.* (2011) se sont focalisés sur l'impact de la chasse sur le comportement spatial de 62 chevreuils vivant à la frontière entre une aire « refuge » (protégée de la chasse) et une aire soumise à la chasse, montrant un accroissement de la taille de leur domaine vital résultant d'une augmentation de l'utilisation de l'aire refuge durant la période de chasse. Alors que la majorité des études se focalisent sur des sources uniques de stress pour expliquer le fonctionnement des populations sauvages, le chevreuil cohabite avec les différents acteurs du paysage que sont les chasseurs, les éleveurs et les agriculteurs, ainsi que ses prédateurs naturels (e.g. en France, le renard est le prédateur naturel majeur pour les faons de chevreuils), et doit simultanément faire face à différentes sources de stress. Ainsi, peu d'études ont pris en compte l'importance des variations à la fois spatiales et temporelles sur les patrons de sélection des habitats (mais voir Mysterud *et al.* 1999 ; Boyce 2006 ; Godvik *et al.* 2009). Les résultats présentés dans nos différents chapitres appuient le fait que les variations spatio-temporelles, à différentes échelles, impacte fortement le comportement spatial du chevreuil. Ainsi, la variabilité marquée des patrons de sélection des habitats en fonction de la saison (Chapitre I), montre la sensibilité des chevreuils aux variations à plus larges échelles du risque de prédation (ex. chasse *versus* hors chasse, milieux ouverts *versus* milieux fermés ; Chapitre I & II) et de la disponibilité des ressources (ex. hiver *versus* printemps, milieux agricoles *versus* milieux forestiers ; Chapitre I).

La saisonnalité est un facteur important entrant en jeu dans les variations temporelles de l'utilisation des habitats. En effet, la sélection des habitats par le chevreuil est grandement liée aux variations saisonnières dans la disponibilité des ressources pour le chevreuil (e.g. Chapitre I ; Godvik *et al.* 2009 ; Morellet *et al.* 2011b). Par exemple, les chevreuils vivant dans le Nord de l'Europe (Norvège, Suède) sont soumis à des hivers particulièrement froids ou rudes, avec une forte abondance de neige et peu de ressources disponibles. Ainsi les patrons d'activité et de sélection des habitats seraient modifiés en hiver, notamment par l'évitement des aires avec une épaisseur trop importante de la couche de neige (Holand *et al.* 1998). Sur notre site d'étude les variations dans la disponibilité des ressources sont naturellement moins contrastées que sur les latitudes plus élevées. Cependant des paysages agrosystémiques tel que celui-ci sont caractérisés par une importante rotation des cultures dans l'année. Du fait que les parcelles cultivées

représentent une source alimentaire importante et de qualité pour les chevreuils (Duncan *et al.* 1998 ; Hewison *et al.* 2009 ; Abbas *et al.* 2011), ainsi qu'un refuge potentiel à certaines périodes de l'année (*i.e.*, avril-juin pour le blé, l'orge, le colza, et août-octobre pour le maïs, le tournesol ou le sorgho), il n'est pas étonnant de pouvoir observer une augmentation de la sélection des habitats boisés lorsque la disponibilité des ressources fournies par les parcelles agricoles est fortement réduite (Chapitre I).

Il est cependant souvent difficile de faire la part des choses entre les multiples causes influençant les patrons de sélection des habitats. Dans notre cas, il est difficile de séparer l'effet dû à la diminution de la disponibilité des ressources et à l'augmentation du risque de prédation. Nous avons contourné en partie cette difficulté en testant l'effet de la chasse sur les patrons d'utilisation des habitats sur une période courte durant laquelle la disponibilité des ressources est relativement stable. Ainsi, nous avons montré un effet clair du risque de prédation anthropique sur le comportement spatial des chevreuils (Chap. II.1). Notamment, l'utilisation des cultures « automnales » (tournesol, maïs, sorgho) de jour est réduite lors de la période de chasse (*i.e.* alors qu'elles étaient principalement utilisées durant la journée hors-chasse, elles sont autant utilisées de jour que de nuit pendant la chasse). Nous expliquons ce résultat à priori contre-intuitif, dans le sens où ces cultures sont riches en ressources alimentaires mais également suffisamment hautes à cette période de l'année pour servir de refuge aux chevreuils, par le fait que ces cultures sont régulièrement battues par les chasseurs. De plus, nous avons observé une augmentation d'environ 20% de l'utilisation des habitats boisés entre ces deux périodes, sans et avec chasse, suggérant une recherche plus intense des habitats refuges lorsque les dérangements liés à la chasse sont présents. Avec la chasse, les chevreuils modifient donc leur utilisation des habitats durant la journée, mais également la nuit alors que le risque d'être chassé est quasiment nul. Cela suggère que les chevreuils réagissent spatialement à l'augmentation globale du risque de prédation due à la chasse, et pas uniquement aux événements de chasse durant la journée (battues). Ces résultats sont cohérents avec des travaux précédents sur le même site d'étude qui ont montré que les niveaux de vigilance étaient plus élevés pendant la saison de chasse que hors-chasse et que cette vigilance pouvait également être plus coûteuse en termes d'acquisition des ressources (Benhaïem *et al.* 2008). En effet, deux types de vigilance sont communément observés chez les ongulés : une vigilance dite de routine, où les individus

peuvent continuer à mâcher ou à ruminer tout en étant vigilant, et une vigilance « induite », générée par un stimulus externe où les individus cessent toute activité d'alimentation (y compris de ruminer) pour se consacrer à la surveillance de l'environnement (Blanchard & Fritz 2007). Parce que les mammifères herbivores peuvent passer un certain temps de leur comportement alimentaire à mâcher les bouchées acquises avant de prélever à nouveau des ressources, ce temps peut être partagé avec un comportement de vigilance de routine sans altérer le taux de fourragement (Fortin *et al.* 2004a). Si l'acquisition des ressources n'est pas limitée par le temps de recherche, i.e. le temps passé à mastiquer est plus important que le temps passé à trouver la prochaine ressource à prélever, le taux de fourragement ne devrait pas être altéré par le temps partagé passé en vigilance (Illius & FitzGibbon 1994 ; Fortin *et al.* 2004b). Ainsi les activités anthropiques, en induisant des taux de vigilance plus élevés et des comportements de vigilance plus coûteux en termes de taux de fourragement, peuvent considérablement altérer le comportement alimentaire des populations sauvages vivant dans des milieux fortement anthropisés. Nous avons montré dans le chapitre III que les individus qui utilisent le plus le milieu ouvert durant la journée, sont également les plus vigilants et ceux qui prennent le plus rapidement la fuite face à un dérangement. Au contraire, les individus qui utilisent peu les prairies et cultures de jour sont moins vigilants et moins réactifs lors d'un dérangement lorsqu'ils sont observés en milieu ouvert. Les individus soumis au risque de prédation peuvent gérer le compromis entre l'évitement des risques et l'acquisition de ressources de qualité en compromettant le temps passé dans des habitats riches en nourriture pour l'utilisation d'habitats plus sûrs, notamment lorsque les risques de prédation ou de dérangement sont accrus (Chapitre II), mais également en compromettant le temps passé ou l'effort alloué à se nourrir dans un patch d'alimentation envers un comportement de vigilance (Brown 1999). Chez le chevreuil, il semblerait donc que les deux stratégies soient adoptées : d'une part des individus qui évitent au maximum le risque de prédation en n'utilisant que très peu les habitats risqués durant la journée, et d'autre part des individus qui utilisent les habitats risqués riches en ressources mais qui font preuve de plus de réactivité face à des dérangements (Chapitre III).

A une échelle temporelle fine, il est reconnu que la plupart des espèces d'ongulés, utilisent les habitats plus riches en ressources mais également plus risqués préférentiellement la nuit, et tendent à les éviter de jour lorsque le risque est plus important

(Beier & McCullough 1990 ; Mysterud *et al.* 1999 ; Godvik *et al.* 2009 ; Náhlik *et al.* 2009 ; Bjoørneraas *et al.* 2011). Malgré cela, beaucoup d'études sur la sélection des habitats ignorent comment les ressources et/ou les risques varient sur le cycle journalier d'un animal. Nous avons pu vérifier que la période de la journée (jour *versus* nuit) avait effectivement un impact marqué sur le comportement spatial des chevreuils (Chap. I & II), utilisant davantage les milieux ouverts, riches en ressources en termes de qualité et de quantité, durant la nuit, et davantage les milieux boisés, offrant une valeur refuge plus importante mais moins intéressants en termes de ressources, durant la journée. Bien que cette tendance générale (plus forte utilisation des milieux ouverts la nuit) soit effectivement observable chez la plupart des chevreuils vivant en milieu ouvert, les patrons d'utilisation des habitats entre jour et nuit n'en demeurent pas moins contrastés entre les individus (Chapitre III). Ainsi, alors que certains animaux ont relativement peu de différences dans leur utilisation des habitats ouverts entre le jour et la nuit, d'autres ont des patrons clairement contrastés, utilisant de façon importante les habitats ouverts la nuit mais restant confinés dans les milieux forestiers durant la journée. Pour ces individus, étudier les patrons d'utilisation ou de sélection des habitats sans tenir compte de cette variation entre le jour et la nuit pourrait biaiser les conclusions, i.e. conclure en moyenne à une absence de sélection des habitats.

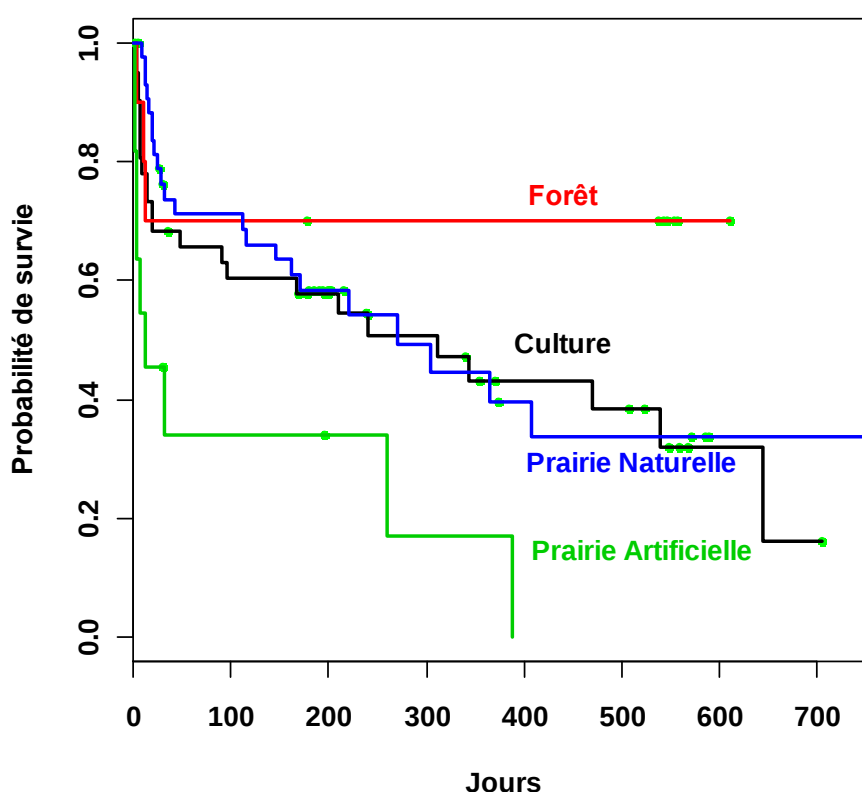
Ainsi, l'ensemble des travaux présentés dans cette thèse tient compte de cette variation journalière du risque de prédation dans l'interprétation des patrons de sélection et d'utilisation des habitats. En effet, en déterminant les patrons de sélection des habitats sur un mois, ou une saison, les études ne tiennent alors pas compte du fait que les niveaux de risque changent généralement sur une échelle temporelle bien plus courte, par exemple entre le jour et la nuit, alors que la disponibilité des ressources a peu de probabilité de varier. Par exemple, le risque de prédation des chevreuils par le lynx, animal forestier avec une bonne vision nocturne, est bien plus important aux crépuscules et la nuit que le jour (Stahl *et al.* 2002). De même, les activités humaines, y compris la chasse, sont bien plus présentes durant la journée.

## 2. Facteurs internes

Alors que beaucoup d'études ont montré l'impact des variations spatio-temporelles des ressources disponibles et du risque de prédation sur le comportement spatial au niveau des populations, beaucoup moins d'informations sont disponibles sur les différences de gestion du compromis « risque-ressources » au sein des populations, au niveau individuel. En effet, selon les besoins énergétiques propres des individus, leur sensibilité aux stress et leur personnalité, le compromis entre l'acquisition des ressources et l'évitement des risques ne devrait pas être résolu de la même façon.

Ainsi, le sexe, l'âge et le statut reproducteur des individus sont autant de facteurs intrinsèques qui peuvent influencer les besoins énergétiques, la prise de risque et les décisions dans l'utilisation des habitats. Le chevreuil étant une espèce peu dimorphique, on ne s'attend pas spécialement à ce que les mâles et les femelles gèrent différemment le compromis entre l'évitement des risques et l'acquisition des ressources dans l'espace, sauf quand leurs besoins énergétiques diffèrent. Ainsi pendant la période de mise-bas (mai-juin), on peut s'attendre à ce que les femelles aient des besoins énergétiques plus importants que les mâles, qui plus est du fait que le chevreuil est un « income breeder » utilisant donc les ressources acquises durant la période de reproduction pour faire face aux besoins en énergie accrus (ne puisant donc pas dans des réserves d'énergie stockées en amont comme les « capital breeder » ; Jönsson 1997 ; Andersen *et al.* 1998, 2000). Le statut reproducteur peut donc influencer de manière importante les besoins énergétiques, pour les femelles du fait que la mise-bas et les soins maternels sont très coûteux en énergie, mais également pour les mâles qui dépensent beaucoup d'énergie pendant la période de rut à défendre leur territoire, chercher des partenaires sexuels et se reproduire. L'âge peut également avoir une influence sur la façon dont les individus gèrent le compromis entre risques et ressources. En effet, jusqu'à 6 mois, le faon est très dépendant de sa mère. A partir de l'automne il commence à être un peu plus indépendant mais ne s'émancipe réellement qu'à partir des mois de mars-avril de l'année suivante, réalisant des excursions hors de leur domaine vital et potentiellement une dispersion (Debeffe *et al.* 2012 ; Debeffe *et al.* in prep). Durant cette première année d'émancipation, le comportement spatial de ces jeunes animaux, naïfs et pas totalement stabilisés sur un domaine vital, peut différer de celui des adultes.

Il est par exemple connu que, chez les ongulés, les juvéniles sont soumis à un fort niveau de prédation (Linnell *et al.* 1995). Chez le chevreuil, la mortalité juvénile est effectivement importante dans les premières semaines de vie du faon, du fait de la prédation par les renards et des activités agricoles de fauche des prairies et des cultures (Aanes *et al.* 1998 ; Linnell *et al.* 1998). Dans la population de chevreuils d'Aurignac, les causes de mortalité, lorsqu'elles sont connues, sont principalement dues à la prédation (26%) et aux activités de fauche (20%). Environ 40% des faons meurent dans les 45 premiers jours après la naissance, le taux de survie étant plus important dans les milieux forestiers que dans les milieux ouverts (Fig. 12). Les prairies artificielles représentent l'habitat où la mortalité des faons est la plus forte. Seuls 40% des jeunes survivent au-delà de 1 an (Fig. 12).



**Fig. 12 :** Courbes de survie des faons marqués en Mai-Juin juste après leur naissance, en fonction des différents habitats dans lesquels ils ont été capturés. *Graphe : N. Morellet.*

Les choix spatiaux réalisés par la mère lors de la mise-bas et l'élevage des faons sont donc cruciaux pour la survie des jeunes, mais également pour leur condition corporelle une fois adulte, et donc pour la dynamique de la population (Gaillard *et al.* 1998 ; Gaillard *et al.* 2000 ; Pettorelli *et al.* 2002 ; Nielsen *et al.* 2004 ; Pettorelli *et al.* 2005). Par exemple, il a été montré que la disponibilité de ressources de qualité dans le domaine vital des femelles

pouvait affecter la survie juvénile, notamment lorsque les conditions environnementales rencontrées sont difficiles (conditions climatiques ou densités) (Pettorelli *et al.* 2005). Ainsi, les besoins énergétiques et d'évitement du risque de prédation diffèrent entre individus de statut reproducteur et de sexes différents (mâles, femelles avec faons, femelles sans faon) et devraient fortement influencer les décisions spatiales des animaux à ces périodes cruciales pour la survie juvénile. Notamment les comportements anti-prédateurs devraient être plus marqués chez les femelles avec un faon (Caro 2005 ; Ciuti *et al.* 2006 ; Grignolio *et al.* 2007 ; Bongi *et al.* 2008). Nos résultats présentés dans le chapitre I de la thèse, semblent confirmer ces différences de patrons de sélection des habitats en fonction du statut reproducteur, du sexe et de l'âge des individus. En dehors de ces périodes printanières et estivales particulièrement contraignantes en termes d'acquisition d'énergie pour les deux sexes (du fait de la territorialité puis du rut pour les mâles, et de la gestation, de la mise-bas et de l'élevage des juvéniles pour les femelles), des différences sont également observables en Automne-Hiver, lors de la saison de chasse, selon l'âge des individus. En effet, lors des saisons les plus risquées, les sub-adultes, qui vivent leur première saison de chasse depuis leur émancipation, sélectionnent plus les habitats boisés protecteurs que les individus adultes (Chapitre I). Ainsi, selon que les individus soient territoriaux, reproducteurs, qu'ils aient des faons à élever ou non et selon que ce soit la première fois qu'ils accèdent à la reproduction ou pas, ils ne sont pas affectés de la même manière par les contraintes liées à l'acquisition des ressources et à l'évitement des risques et font donc des choix différents en termes de sélection des habitats (Chapitre I).

Cette variabilité dans la sélection de l'habitat en fonction des différentes catégories de sexe, d'âge, de statut reproducteur prise en compte, il persiste cependant de la variabilité inter-individuelle. Cette hétérogénéité individuelle, qui a longtemps été négligée dans l'interprétation du comportement des animaux sauvages, est aujourd'hui particulièrement étudiée, sous la forme de mises en évidence de traits de personnalités ou de syndromes comportementaux (Sih 2004 ; Dingemanse *et al.* 2010 ; Réale *et al.* 2010). De plus en plus d'études, notamment sur les vertébrés, ont permis de mettre en évidence l'impact des profils comportementaux, ou personnalités, sur les réponses anti-prédatrices adoptées par les individus. Par exemple, Watts *et al.* (2010) ont montré des différences individuelles

constantes dans les patrons de vigilance de hyènes (*Crocuta crocuta*) face aux lions. Il semblerait également que le comportement alimentaire des daims (*Dama dama*) soit influencé par les traits de personnalité des individus, les animaux les plus courageux ayant un taux d'ingestion de ressources plus importants que les timides dans des situations nouvelles (Bergvall *et al.* 2010). Peu d'études ont cependant réussi à corréler les traits de personnalité des individus avec leur comportement spatial dans des populations sauvages. Martin & Réale (2008) ont toutefois démontré une association entre les profils comportementaux de tamias rayés (*Tamias striatus*) et la proximité des terriers à des sources de perturbations anthropiques (chemins), les individus les plus courageux ayant des terriers plus proches des chemins que les individus plus timides. De même, nos travaux ont permis de mettre en évidence un syndrome comportemental dans la façon dont les individus gèrent le compromis entre « risque et acquisition » de par leur utilisation des habitats ouverts risqués (Chap. III). Ainsi, nous avons montré que le comportement d'utilisation des habitats peut être expliqué par des caractéristiques individuelles, telle que la température, la réaction comportementale à un événement particulièrement stressant, le niveau de vigilance en milieu naturel et la distance de tolérance avant la fuite.

### **3. Conséquences de la sélection des habitats en termes de valeur adaptative**

L'un des objectifs de l'étude des patrons de sélection des habitats est de mieux comprendre comment les différents habitats et leurs caractéristiques conditionnent les performances des individus d'une population. La définition de l'habitat la plus couramment utilisée (y compris dans cette thèse) est basée sur l'identification d'ensembles de communautés végétales distinctes (Hutto 1985). Une autre définition cependant permet d'identifier les habitats comme un ensemble de ressources et de conditions environnementales qui vont déterminer la performance de la population (présence, survie et reproduction) (Hutchinson 1957 ; Gaillard *et al.* 2010). La sélection par les individus se fait alors sur des ressources (alimentaire ou refuge) et des conditions environnementales particulières, qui sont associées à une certaine performance.

L'hétérogénéité spatiale des paysages est donc souvent accompagnée d'une variation dans l'espace de la valeur adaptative parmi les individus (Gaillard *et al.* 2010 ; Mayor *et al.* 2009 ; McLoughlin *et al.* 2007). En effet, les quantités et la qualité des ressources

disponibles, la densité locale de population et l'intensité du risque de prédation peuvent varier de façon importante entre les habitats. Les habitats ne sont donc pas équivalents dans les coûts et bénéfices qu'ils apportent aux organismes, et peuvent affecter les performances d'un individu en termes de survie et de reproduction en fonction de leurs qualités intrinsèques (Gaillard *et al.* 2010). Ainsi, les stratégies d'utilisation ou de sélection des habitats adoptées par les individus peuvent avoir des conséquences importantes en termes de valeur adaptative individuelle (Gaillard *et al.* 2010).

Parce que l'habitat sélectionné par un organisme n'est pas forcément celui qui maximise sa valeur adaptative individuelle (Gaillard *et al.* 2010), il peut être intéressant de considérer différentes caractéristiques des habitats pour définir leur qualité ou l'association de différents habitats au sein du domaine vital des individus comme un indice de qualité. Ainsi, McLoughlin *et al.* (2007) ont pu montrer qu'il existe de la variation spatiale de la valeur adaptative individuelle, et plus particulièrement de la LRS (*Lifetime Reproductive Success* ; soit le nombre de descendants viables produit par un individu tout au long de sa vie), en fonction de la présence de certains habitats importants pour l'accès aux ressources et au couvert pour les chevreuils de cette population (prairies, fourrés). Partant du postulat que le milieu boisé est un habitat fondamental pour le chevreuil, espèce initialement forestière (Linnell *et al.* 1998 ; Danilkin & Hewison 1996), l'habitat forestier peut être considéré comme un indice de la qualité du domaine vital des individus (Myrsterud & Ostbye 1999 ; Nilsen *et al.* 2004). La proportion de bois dans le domaine vital hivernal des chevrettes semblerait en effet influencer le succès reproducteur des femelles, avec des tailles de portée plus grandes et des masses corporelles des juvéniles plus lourdes pour les individus les plus forestiers de cette population (Nielsen *et al.* 2004). Ces résultats ne sont pas en accord avec ce que nous avons pu observer au sein de la population de chevreuils d'Aurignac. En effet, les milieux ouverts (prairies et cultures) présents dans cet agrosystème permettent aux chevreuils d'acquérir en quantité des ressources alimentaires riches (Hewison *et al.* 2009 ; Abbas *et al.* 2011). Ainsi, les individus qui ont le plus accès à ces ressources de qualité dans leur environnement ont un régime alimentaire de meilleure qualité (taux plus élevés de phosphore et nitrogène fécaux et moins de lignine et d'hémicellulose) et une masse corporelle plus importante. Le chevreuil est un petit cervidé, le plus petit en Europe, avec une masse corporelle qui varie peu une fois adulte (peu de variations intra-annuelles comme

inter-annuelles; Hewison *et al.* 1996; Andersen *et al.* 2000) et des femelles qui investissent beaucoup d'énergie dans la reproduction et l'élevage des faons, en utilisant l'énergie acquise sur le moment ("income breeder"). Ainsi, chez le chevreuil, la masse corporelle est un déterminant essentiel de la taille des portées, la masse corporelle des faons à la naissance et leur croissance (Andersen *et al.* 1998). Sur le site d'étude d'Aurignac, les femelles les plus lourdes, qui vivent dans des milieux plus ouverts, ont bien des tailles de portée plus importantes et des faons plus lourds à la naissance (données non publiées). Cependant la survie des jeunes est nettement moins élevée dans les habitats ouverts par rapport aux habitats forestiers (Fig. 12).

Indirectement, les décisions comportementales des femelles dans leur sélection des habitats peuvent donc fortement impacter la condition corporelle et la survie de leurs jeunes en plus de leur propre survie et donc avoir des conséquences importantes pour la démographie et la dynamique des populations (Nilsen *et al.* 2009 ; Gaillard *et al.* 1998 ; Holt 1987). En effet, la survie juvénile est un paramètre démographique qui peut varier de manière importante dans l'espace et dans le temps influençant ainsi fortement la dynamique des populations de chevreuils à court et long-termes (Gaillard *et al.* 1998). Dans les agrosystèmes, la mortalité la plus importante étant due à la prédation (par les renards comme par les machines agricoles) durant les premières semaines de vie des faons, les stratégies de sélection des habitats qui augmentent la survie des faons durant cette période sont particulièrement importantes. Les patrons de sélection des habitats comparés pour les femelles suitées et non suitées (chapitre I) montrent effectivement que les femelles suitées observées en automne ont précédemment sélectionné les bois durant la journée pendant la période de mise-bas (mai-juin) alors que les femelles qui sont observées sans faon à l'automne utilisent les bois proportionnellement à leur disponibilité. Ces dernières ont également tendance à sélectionner davantage les cultures pendant cette période, même si la différence avec les femelles suitées est légère. Ces résultats suggèrent que les femelles qui sélectionnent le bois de jour durant les premiers mois de vie des faons (lorsqu'ils restent immobiles et cachés dans la végétation), ont effectivement un succès reproducteur plus important. Parce que les femelles sont souvent soumises à un compromis entre la sélection de milieux protecteurs pour leurs faons et l'acquisition de ressources de qualité pour répondre à leurs besoins énergétiques durant cette période, il serait intéressant d'étudier

comment le maintien et la survie des femelles sont impactés par leur stratégie d'utilisation des habitats en parallèle à la survie de leur progéniture. Ces différences de sélection des habitats forestiers entre les femelles soutiennent les résultats obtenus dans le chapitre III de ce manuscrit suggérant l'existence d'un syndrome comportemental dans la gestion du risque, soit des différences inter-individuelles dans l'utilisation des habitats risqués. De la même façon, un syndrome comportemental dans la gestion spatiale du compromis entre l'évitement du risque de prédation pour leur progéniture et l'accès à des ressources de qualité pour les mères pourrait expliquer les différences observées dans les patrons de sélection des habitats entre les femelles.

### **III. Applications en termes de gestion des populations de chevreuils**

Les travaux réalisés dans cette thèse visaient à mieux comprendre l'impact des activités humaines sur le comportement spatial d'une population sauvage d'un grand herbivore : le Chevreuil. Afin de maintenir un équilibre entre les populations sauvages et leurs habitats, qu'ils partagent avec différents acteurs du paysage, une meilleure compréhension du fonctionnement des populations s'avère nécessaire. A travers nos résultats, nous espérons ainsi pouvoir améliorer la compréhension du fonctionnement des populations d'ongulés sauvages en cohabitation avec l'homme, ce qui pourrait permettre de faire évoluer les outils de gestion durable de ces populations et d'aménagement du territoire.

En Europe, le Chevreuil est une ressource à forte valeur économique, mais plus particulièrement pour la chasse. Avec plus de 0,5 million en France annuellement, le Chevreuil est, en effet, une espèce socio-économique importante. Les gestionnaires doivent ainsi souvent faire face à des demandes contradictoires provenant des différents acteurs afin de maintenir un équilibre agro-sylvo-cynégétique.

Les activités des différents acteurs anthropiques des paysages que sont les chasseurs, mais aussi les agriculteurs, les éleveurs et les forestiers, représentent autant de sources potentielles de dérangement pour les chevreuils. Nos différents résultats ont permis de déterminer les facteurs de variations intrinsèques et extrinsèques du comportement spatial des chevreuils. Notamment, ils nous ont permis d'appréhender la façon dont les chevreuils

répondent spatialement aux sources de dérangement liées aux facteurs anthropiques, et ce en fonction de la saison, de la période de la journée, de l'environnement local et des caractéristiques individuelles. Pour comprendre les conséquences concrètes de ces résultats, il nous faut prendre en compte le chevreuil et son comportement dans un contexte plus global de fonctionnement des communautés, de réseau trophique et de dynamique des populations.

- On sait aujourd'hui que, à la fois les effets directs et indirects du risque de prédation, peuvent avoir des effets en cascade sur les niveaux trophiques inférieurs (Schmidt-Entling & Siegenthaler 2009). L'intensité du risque de prédation peut ainsi impacter les communautés végétales en influençant l'intensité et la distribution de la pression d'herbivorie (Frid & Dill 2002), par exemple via la modification du comportement spatial de la proie ce qui peut provoquer localement une utilisation disproportionnée des ressources disponibles. En effet, lorsque les animaux passent peu de temps dans les habitats risqués, ils devraient consommer une proportion moins importante des ressources disponibles sur l'aire d'alimentation de ces habitats risqués. Benhaïem *et al.* 2008 ont montré sur le même site d'étude que l'augmentation du risque dû à la chasse altérerait le comportement de sélection des sites d'alimentation. En effet, durant la saison de chasse, les chevreuils ne sélectionnaient plus les sites d'alimentation en fonction de la disponibilité des ressources, ce qui était le cas hors saison de chasse, suggérant une potentielle diminution du régime alimentaire pendant la chasse. Des études précédentes sur d'autres espèces, ont pu faire le lien entre les effets indirects des activités humaines et les proportions de ressources disponibles consommées par les proies (e.g., Gill *et al.* 1996, sur une oie (*Anser brachyrhynchus*); Vistnes *et al.* 2004 sur le Renne, *Rangifer tarandus*). Par exemple, Vistnes *et al.* (2004), ont pu montrer une corrélation positive entre la biomasse de lichens disponible et la présence de routes et de lignes à haute tension à proximité. Les auteurs relient ce résultat directement à la pression d'herbivorie exercée par les rennes sur les populations de lichens. L'impact des chevreuils sur la végétation est également aujourd'hui reconnu (Cederlund *et al.* 1998 ; Reimoser & Putman 2011) et les activités humaines peuvent donc affecter indirectement les communautés végétales par leur impact sur les populations d'ongulés sauvages.

Les chevreuils, comme d'autres ongulés, peuvent affecter de manière importante la composition et la structure des forêts qu'ils utilisent, notamment via l'abrouissement de jeunes pousses et des feuilles de jeunes arbustes et les frottis (i.e., marques faites sur l'écorce de jeunes arbres par les mâles, avec leurs bois, lorsqu'ils marquent leur territoire ou se débarrassent de leurs velours) (Gill 1992). Ces comportements peuvent fortement impacter la régénération des forêts et causer des pertes productives et financières pour les forestiers. Certaines essences sont plus attractives et plus sensibles que d'autres (exemples le sapin, le pin, le chêne, le châtaignier, ...) alors que d'autres, moins appétentes, sont moins concernées par l'abrouissement (e.g. le bouleau, le tilleul). Ainsi, la composition des sous-bois peut être altérée, avec la disparition progressive des espèces les plus appétentes et une régénération difficile des arbres et arbustes. Nos résultats présentés dans le chapitre II, montrent que les chevreuils tendent à utiliser les habitats ouverts riches en ressources, y compris durant la journée, lorsqu'ils sont suffisamment éloignés des infrastructures humaines. Dans notre cas, la pression d'alimentation des chevreuils sur les ressources disponibles dans les cultures et les prairies devrait augmenter au fur et à mesure de l'éloignement aux routes et habitations. Au contraire, les milieux boisés éloignés des sources de dérangements potentielles devraient être moins soumis à la pression d'alimentation des chevreuils. Cette hypothèse devrait cependant être vérifiée par le relevé d'indices d'abrouissement et de frottis sur différentes parcelles, plus ou moins distantes des sources de perturbations potentielles.



Exemples d'abrouissement d'un cervidé sur un frêne (gauche) et de frottis de chevreuil sur un sapin (droite).

Afin de réduire l'impact de l'abrutissement et des frottis sur les communautés végétales forestières, des systèmes pour attirer les chevreuils dans des aires moins sensibles (par exemple en leur mettant à disposition des habitats à fortes valeurs alimentaires et refuges) ou au contraire les repousser de certaines zones à protéger (par exemple en introduisant une source de perturbations, par exemple une odeur de prédateurs) doivent être considérées seulement sous la connaissance des variations spatio-temporelles des patrons de sélection des habitats de la population de chevreuils. En effet, les contraintes qui déterminent les patrons de sélection des habitats varient dans le temps, par exemple en fonction des saisons (Chapitres I & II). Ainsi, des méthodes de gestion qui pourraient être efficaces au printemps lors de la gestation puis de la mise bas des faons (femelles plus sensibles aux dérangements et avec des besoins alimentaires élevés), pourraient très bien ne plus l'être en hiver, lorsque les ressources agricoles sont considérablement réduites et que la chasse bat son plein (aucun intérêt pour les chevreuils à utiliser les milieux ouverts).

- Les populations ne sont pas constituées d'individus identiques. La prise en compte de ces individualités permet de mieux comprendre les mécanismes au niveau individuel participant à la dynamique des populations. Avec nos travaux, nous avons montré que cette variabilité individuelle pouvait résulter en des stratégies différentes de gestion du risque *via* l'utilisation des habitats (Chapitre III), exposant certains individus moins sensibles aux stress à un risque de prédation et de dérangement plus important. Malgré leur capacité à réagir de façon plus prompte, car étant plus vigilant et fuyant plus rapidement (Chapitre III), ces individus devraient tout de même être plus exposés aux risques liés à la chasse. Ainsi, on peut se demander si certains « profils comportementaux » d'individus sont plus particulièrement prélevés par les chasseurs que d'autres. Par exemple, lors des événements de chasse à l'affût ou à l'approche, qui peuvent avoir lieu en été, les mâles sont prioritairement prélevés pour les trophées. Quelle proportion de ces mâles prélevés à la chasse provient d'individus dits « téméraires » ? Nous n'avons pas encore la possibilité de répondre à cette question sur notre population. Cependant, nous pouvons supposer que les individus avec des profils comportementaux plus « téméraires », avec une utilisation des milieux ouverts plus marquée, y compris durant la journée lorsque les risques de prédation

et de perturbation sont maximaux, seraient plus exposés au risque de chasse. Il pourrait en résulter un effort de chasse plus ciblé vers les individus les plus téméraires et visibles de la population exerçant une pression de sélection plus forte contre les téméraires au profit des timides. Des études ont montré que les mouflons les plus téméraires (les individus les plus facilement attrapés) avaient une meilleure survie que les plus timides face à la prédation par les cougars, suggérant un effet micro-évolutif de la pression de prédation par les cougars sur la personnalité des mouflons (Réale & Festa-Bianchet 2003). De la même façon, on pourrait s'attendre à un effet des pressions de prédation anthropiques sur les profils comportementaux d'une population chassée. Les démonstrations de tels effets sont rares et une étude sur des mouflons mâles n'a pas montré de corrélation entre la personnalité des individus et le taux de survie (i.e. probabilité d'être prélevé par la chasse) (Réale *et al.* 2009). Cependant, des études suggèrent que certains comportements pourraient être le résultat de pressions de sélection à long-terme par les humains. Par exemple, la moindre agressivité des ours bruns en Europe par rapport à ceux d'Amérique du Nord, ou encore la plus grande tolérance des loups européens aux activités humaines, pourraient résulter de méthodes de chasse plus agressives en Europe par rapport à l'Amérique du Nord (Festa-Bianchet 2003). Il serait donc nécessaire d'approfondir nos connaissances sur l'impact réel des pressions de sélection par la chasse sur le comportement des populations animales chassées de manière intensive. Cette question n'est pas sans importance puisqu'un prélèvement disproportionné de certains types d'individus par rapport à d'autres peut créer un biais dans la composition et la structure de la population et affecter sa dynamique de population. En effet, la pression de sélection due à la chasse (ou à la pêche) peut avoir des conséquences évolutives à plus ou moins long-terme sur les populations prélevées (Coltman *et al.* 2003 ; Kuparinen & Merilä 2007 ; Bischof *et al.* 2009 ; Servanty *et al.* 2011). Par exemple, il a été démontré que des pressions de sélection dues à la chasse sont impliquées dans l'avancée de l'âge à maturité sexuelle ou de la date de mise-bas (e.g., Gamelon *et al.* 2011, sur le sanglier). Plus particulièrement, la sélection d'animaux pour les trophées ont également induit une diminution de la taille corporelle chez certaines espèces (e.g., Coltman *et al.* 2003; Garel *et al.* 2007 ; sur deux espèces de mouflons, respectivement *Ovis canadensis* et *Ovis gmelini musimon*) ou de la taille des cornes ou des bois (e.g., Coltman *et al.* 2003; Garel *et al.* 2007).

#### IV. Perspectives

Les incroyables avancées technologiques récentes (GPS, SIG ...) ont permis une évolution rapide des enjeux scientifiques, notamment dans la compréhension des mécanismes influençant les mouvements des individus, leur distribution dans l'espace et leurs stratégies de sélection des habitats (Cagnacci *et al.* 2010 ; Tomkiewicz *et al.* 2010 ; Urbano *et al.* 2010).

La prochaine étape, à laquelle certains scientifiques se sont déjà attelés, est d'intégrer les capacités intrinsèques des individus à se mouvoir et à s'orienter dans la détermination des patrons de sélection des habitats (Nathan *et al.* 2008). En effet, lorsque l'on interprète les patrons d'utilisation des habitats en fonction de leur disponibilité dans le domaine vital, on suppose indirectement que l'individu a une connaissance complète des habitats disponibles dans son domaine vital. Or, certains habitats théoriquement disponibles pour un individu, peuvent en réalité lui être inaccessibles, du fait de la présence de barrières physiques (e.g. clôtures, routes), ou de barrières comportementales (e.g. territorialité). Ainsi, il peut être important de considérer uniquement et seulement les habitats accessibles pour les individus observés ainsi que de considérer leur capacité de perception des informations sur leur environnement. De même, les capacités de locomotion des individus ne sont généralement pas prises en compte. Cependant, en fonction de l'intérêt de l'individu à quitter un habitat par rapport à celui d'y rester, en fonction du type de substrat sur lequel se déplace l'animal, des conditions climatiques et des ses capacités intrinsèques de déplacement, la sélection des habitats et également la disponibilité locale des habitats peuvent fortement varier. La prise en compte d'autant d'éléments dans l'interprétation des patrons de sélection des habitats est bien évidemment extrêmement complexe, d'autant plus sur des populations sauvages étudiées en milieu naturel.

Nous avons étudié dans cette thèse différents facteurs internes et externes qui pouvaient influencer la sélection des habitats par le chevreuil. Nous n'avons cependant pas abordé les conséquences que la sélection de l'habitat peut avoir sur la qualité phénotypique des individus, et au final, leur capacité à croître, à survivre et à se reproduire. Certains habitats favorisent plus que d'autres la reproduction (e.g. meilleure probabilité de rencontrer un partenaire ou meilleure probabilité de suffire aux besoins de sa progéniture) tandis que d'autres permettent de maintenir une bonne condition physique (riches en

ressources). La plupart du temps, les animaux doivent faire des choix entre les différents types d'habitats, en fonction de l'activité recherchée, et les habitats qui améliorent la reproduction et le maintien des individus sont généralement aussi les habitats les plus risqués. Les choix faits par les individus dans ces circonstances peuvent donc profondément affecter leur valeur adaptative (McLoughlin *et al.* 2007; Gaillard *et al.* 2010). Par exemple, il a été montré que les modifications d'utilisation des habitats chez le cerf élaphe, dirigées vers une réduction de l'utilisation des prairies et une augmentation des habitats forestiers plus sûrs, induisaient une diminution de la qualité du régime alimentaire des individus et donc des taux d'ingestion d'énergie (Hernández & Laundré 2005). Alors que nous avons démontré un effet des activités humaines sur les patrons d'utilisation des habitats, nous n'avons pas montré que cet effet a des impacts négatifs sur la qualité phénotypique des chevreuils, puisque nous ne l'avons pas relié à des mesures de la condition physique des individus. Hewison *et al.* (2009) ont cependant montré une corrélation positive entre l'ouverture et la fragmentation du paysage et la masse corporelle chez le chevreuil. Chez le chevreuil, dont la masse corporelle adulte varie peu au cours du temps, on peut s'attendre à observer une relation entre sélection des habitats et qualité phénotypique et valeur adaptative des individus. Ainsi, McLoughlin *et al.* (2007), ont pu montrer dans une population de chevreuils vivant en milieu forestier, que la composition du domaine vital de chevrettes en hiver en prairies (valeur alimentaire) et arbustes (valeur refuge) était positivement corrélée à leur succès reproducteur tout au long de leur vie (LRS). De même, la proportion de bois présente dans le domaine vital des chevrettes influence le succès reproducteur des femelles (date de mise-bas, taille de portée, survie et masse corporelle des faons ; Nilsen *et al.* 2004). De même, on pourrait supposer que les chevreuils qui sélectionnent davantage les milieux boisés protecteurs au sein de leur domaine vital soient en moins bonne condition physique que les chevreuils qui sélectionnent davantage les milieux ouverts, du fait de la plus forte densité présente en milieu boisé et de la limitation des ressources de bonne qualité disponibles. En comparant des individus vivant dans des milieux contrastés en termes de proportion de bois et de fragmentation, des études précédentes ont montré une masse corporelle plus faible et une charge parasitaire plus élevée chez les chevreuils majoritairement forestiers (Hewison *et al.* 2009; Navarro-Gonzalez *et al.* 2010). Cependant, ces deux types de stratégies (sélection du milieu fermé vs milieu plus ouvert) ne reflètent pas l'ensemble des stratégies de sélection des habitats que peuvent adopter les individus.

Celles-ci se répartiraient plutôt le long d'un gradient entre la sélection quasi exclusive des milieux boisés vs la sélection quasi exclusive des milieux ouverts (Chap. III). Ainsi, il serait intéressant de confronter tous les types de stratégies, c'est-à-dire tous les patrons de sélection des habitats observés pour chaque individu, à sa qualité phénotypique (masse corporelle, charge parasitaire) et son succès reproducteur (nombre de descendants, ...). Ceci pourrait nous donner un aperçu des stratégies de sélection des habitats les plus « rentables ». Nous pourrions également nous rendre compte si les différentes stratégies sont équivalentes en termes de valeur adaptative individuelle.

Cette perspective soulève également la question de la mise en évidence des traits de personnalité chez le chevreuil. Notre Chapitre III amène des résultats préliminaires qui semblent indiquer l'existence de types de personnalités différents dans notre population de chevreuils. Ces résultats doivent être approfondis avant de pouvoir conclure définitivement sur la question. Cependant, des travaux parallèles sur la personnalité-dépendance de la dispersion sur le même site d'étude suggèrent là aussi que différents types de personnalités pourraient être liés au comportement de dispersion chez le chevreuil, les individus les plus actifs et les moins néophobes ayant une plus forte probabilité de disperser (Debeffe *et al.* en préparation). Grâce aux données comportementales obtenues lors des observations de chevreuils en milieu naturel, telles que nous l'avons fait lors de l'observation de la vigilance et de la distance de fuite, ainsi que pendant les captures et des données liées au comportement spatial des chevreuils équipés de colliers GPS, de nombreuses informations sont déjà disponibles concernant la témérité, l'exploration et l'activité des individus. Ces traits comportementaux sont généralement utilisés pour déterminer les types de personnalités, avec la sociabilité et l'agressivité (Réale *et al.* 2007). L'ensemble des données physiologiques (température, rythme cardiaque, métabolites fécaux des glucocorticoïdes) et comportementales (réaction à la capture, taux de vigilance, comportement de fuite face à une menace) sont autant d'indices nous permettant de définir la témérité des animaux échantillonnés. De même que les suivis GPS qui nous permettent par exemple de déterminer l'utilisation des habitats risqués des individus (ex. chapitre III). Les données récoltées via les colliers GPS nous permettent également de définir le comportement exploratoire et les patrons d'activité des individus. C'est ainsi que Debeffe *et al.* (en préparation) ont pu mettre en évidence que les individus les plus explorateurs et les plus actifs sont également les

individus qui font le plus d'évènements de dispersion. Des données sont également disponibles sur le comportement sociable des individus, par l'observation de la taille et de la composition des groupes auxquels les animaux observés appartiennent. En groupe, les chevreuils sont souvent observés avec les mêmes individus. Des analyses génétiques sur une autre population de chevreuils ont montré que les individus les plus proches spatialement, et donc potentiellement ceux formant un groupe, sont significativement plus apparentés que ne le voudrait le hasard, suggérant une plus forte tolérance spatiale pour les individus apparentés (Bonnot *et al.* 2010 en Annexe II). Cependant, des observations supplémentaires sur la formation et la composition des groupes, ainsi que sur le comportement sociable des différents individus au sein de ces groupes (ex. recherche ou non d'interactions, évitement spatial des autres individus tout en restant à proximité) seraient nécessaires pour déterminer de manière plus approfondie la sociabilité des individus. Les comportements agonistiques étant rares entre les individus d'un groupe, l'agressivité peut difficilement être déterminée lors des observations « courtes » et ponctuelles des groupes réalisées jusqu'à présent. La mise en évidence de types de personnalité, corrélés à des comportements d'utilisation de l'espace, d'acquisition des ressources, de prise de risque, pourrait permettre de mieux comprendre les mécanismes individuels qui sous-tendent le comportement des chevreuils dans un paysage agrosystémique anthropisé.

La mise en évidence de types de personnalités différentes peut parfois également dépendre du type de situation dans lequel se trouvent les organismes. Par exemple, certaines études ont montré un effet du risque sur la mise en évidence de personnalités, suggérant que l'expression de personnalités différentes peut dépendre de la situation (Dingemanse & Réale 2005 ; VanOers *et al.* 2005). Ainsi, alors que nous avons montré une corrélation entre l'utilisation des habitats risqués de jour et la sensibilité aux risques des individus en automne, soit durant la saison de chasse, cette corrélation pourrait ne pas être vérifiée dans d'autres périodes de l'année moins risquée. La comparaison d'individus soumis à deux types de situations, risquée ou non, et l'évaluation de la différence dans leurs comportements pour chaque situation, pourraient nous permettre de déterminer si l'existence de personnalités différentes est situation-dépendante chez le chevreuil. Certains individus observés en automne avaient également été observés au printemps précédent. Cependant, le nombre trop faible d'individus répétés dans ces deux situations et des

changements environnementaux autres que l'intensité du risque dû à la chasse (disponibilité des ressources différentes, mise en place de la territorialité pour les mâles, gestation pour les femelles, ...) n'ont pas permis d'identifier de différences dans les profils comportementaux des chevreuils entre les deux saisons. Alors que ces expériences sont difficiles à réaliser en milieu naturel, ce type de comportement avec des personnalités « situation-dépendante » pourrait avoir des conséquences importantes en termes de dynamique des populations et de gestion des populations.

L'ensemble des travaux présentés dans cette thèse, associés aux futurs travaux évoqués ci-dessus dans les perspectives, permettra de mieux comprendre le processus de sélection des habitats dans les populations d'ongulés sauvages en cohabitation avec l'homme. Alors que de nombreux facteurs, environnementaux et internes, impactent les décisions prises par les organismes dans leur comportement spatial, dont certains ont été mis en évidence au cours de ces travaux, très peu d'éléments sont disponibles sur l'impact potentiel de l'existence de personnalités différentes dans les populations de grands herbivores. En effet, les variations dans le compromis que doivent faire les individus entre l'évitement des risques et l'acquisition de ressources, du fait de la variabilité spatiale et temporelle de l'intensité des risques, de la disponibilité des ressources, du statut reproducteur, etc..., peuvent être gérées de façon différentes entre les individus. Dans le Chapitre III de ce manuscrit, l'observation de variations inter-individuelles marquées dans l'utilisation d'habitats risqués durant la journée, lorsque le risque de prédation et de perturbation est bien plus important, suggère effectivement que ces variations entre les individus sont liées à la gestion du risque. Pour la première fois à notre connaissance, nous avons ainsi pu montrer dans une population d'ongulés sauvages que les stratégies d'utilisation des habitats adoptées dépendaient du profil comportemental des individus. Même si ces résultats restent à approfondir, des données continuent d'ailleurs à être récoltées dans ce sens, cela suggère que la façon dont les individus gèrent les risques peut conditionner le comportement des individus, et notamment sa distribution dans l'espace. Alors que le comportement de sélection des habitats constitue l'un des premiers remparts

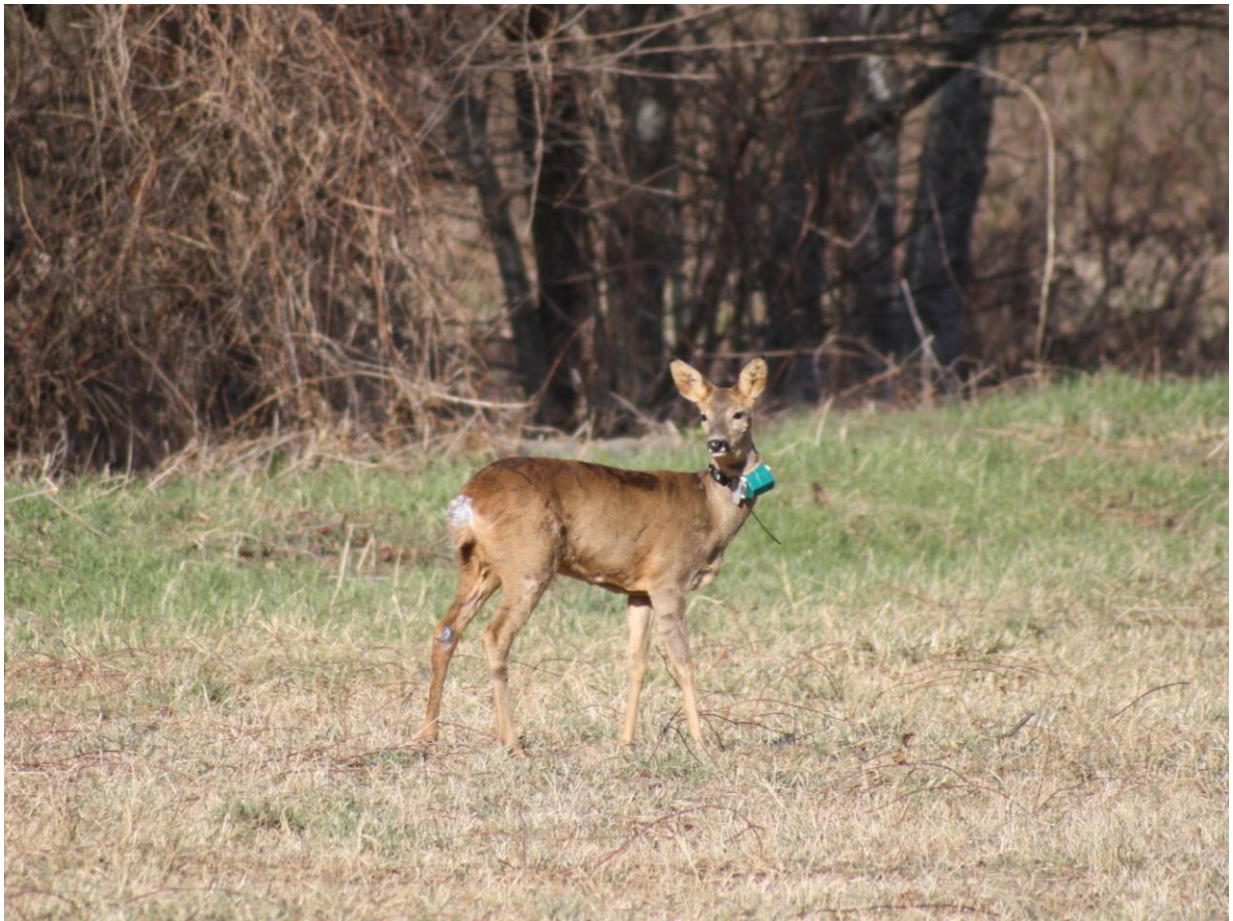
au risque de prédation, via l'évitement des habitats risqués, l'existence de tels profils comportementaux dans les populations pourrait avoir des conséquences importantes en termes de dynamique des populations. En effet, ces stratégies d'utilisation des habitats selon un gradient comportemental de gestion du risque peuvent être associées à des valeurs de succès reproducteurs et de survie différentes. Par exemple, nous avons observé que les femelles qui utilisaient le plus les milieux boisés durant la période de mise-bas avaient une plus grande probabilité d'avoir un faon en automne, et donc un meilleur succès reproducteur.

Face à des paysages de plus en plus anthropisés, on peut légitimement se demander comment les pressions humaines grandissantes vont impacter les populations d'animaux sauvages. Dans une population sauvage de mouflons, il a été montré que les comportements de prise de risque (entrer dans une trappe pour accéder à des pierres de sel) ou de docilité (lutte lors de manipulations par les humains) étaient significativement héritable (Réale *et al.* 2000 ; Dingemanse & Réale 2005). Cela laisse penser qu'une part des profils comportementaux observés dans les populations est héritable. Ainsi, si certains individus d'une population, avec un profil comportemental donné, ont une valeur adaptative moindre par rapport à d'autres individus, les pressions de sélection subies par la population peuvent induire des changements évolutifs. En supposant que les chevreuils les plus audacieux (qui utilisent le plus les milieux ouverts durant la journée, qui ont une réponse comportementale adaptée à ces milieux risqués en étant plus vigilants et en fuyant plus rapidement, et qui sont moins stressés face aux manipulations par l'homme), ont un succès reproducteur moins important (cf chapitre I, pour les femelles) et un risque de mortalité plus fort (du fait de l'utilisation des milieux ouverts lorsque les risques sont plus grands), les traits comportementaux liés à ce type de personnalité pourraient être contre-sélectionnés, les pressions humaines favorisant les chevreuils les plus timides. Grâce à l'étude intensive de la population d'Aurignac depuis plus de deux décennies, nous avons montré que les chevreuils au sein de cette population utilisant préférentiellement les milieux boisés ont une masse corporelle plus faible, produisent également des jeunes plus petits et moins lourds (comparaison lors du premier hiver), ont un taux de parasitisme plus élevé et dispersent moins (Hewison *et al.* 2009; Navarro-Gonzalez *et al.* 2010 ; Abbas *et al.* 2011 ; Debeffe *et al.* 2012). De ce fait, la sélection de tels animaux au sein des populations de chevreuils soumises à de fortes pressions anthropiques peut potentiellement avoir des conséquences

importantes en termes de santé populationnelle et de dynamique des populations. Les pressions humaines sur les habitats et les populations d'animaux sauvages étant de plus en plus importantes, de telles questions sur la façon dont les différents individus d'une population gèrent ces risques et sont impactés par les activités humaines, doivent être résolues pour une meilleure gestion des populations sur le long-terme et afin de trouver un équilibre dans la cohabitation entre l'homme et la faune sauvage.



## *Références Bibliographiques*



*Individu 504, juste après le marquage et la pose du collier GPS. ©N. Bonnot*

Aanes R, Linnell JDC, Perzanowski K, Karlsen J, Odden J. 1998. Roe deer as prey. In: Andersen R, Duncan P, Linnell JDC. *The European Roe Deer: The Biology of Success*. Scandinavian University Press, Oslo, Norway. p. 139-159.

Abbas F, Morellet N, Hewison AJM, Merlet J, Cargnelutti B, Lourtet B, Angibault J-M, Daufresne T, Aulagnier S, Verheyden H. 2011. Landscape fragmentation generates spatial variation of diet composition and quality in a generalist herbivore. *Behavioral Ecology* 167:401-411.

Abrahams MV. 1993. The trade-off between foraging and courting in male guppies. *Animal Behaviour*. 45:673-681.

Adrados C, Girard I, Gendner JP, Janeau G. 2002. Global positioning system (GPS) location accuracy improvement due to selective availability removal. *Comptes Rendus Biologies*. 325 : 165-170.

Adrados C, Verheyden-Tixier H, Cargnelutti B, Pépin D, Janeau G. 2003. GPS approach to study fine-scale site use by wild red deer during active and inactive behaviors. *Wildlife Society Bulletin* 31:544-552.

Adriaenssens B, Johnsson J. 2011. Shy trout grow faster: exploring links between personality and fitness-related traits in the wild. *Behavioral Ecology*. 22:135-143.

Allendorf FW, England PR, Luikart G, Ritchie PA, Ryman N. 2008. Genetic effects of harvest on wild animal populations. *Trends in Ecology & Evolution*. 23: 327-337.

Altendorf KB, Laundré JW, López González CA, Brown JS. 2001. Assessing effects of predation risk on foraging behavior of mule deer. *Journal of Mammalogy*. 82:430-439.

Andersen R, Duncan P, Linnell JDC. 1998a. *The European Roe Deer: The Biology of Success*. Scandinavian University Press, Oslo, Norway.

Andersen R, Gaillard J-M, Liberg O, San José C. 1998b. Variation in life history parameters in roe deer. In: Andersen R, Duncan P, Linnell JDC. *The European Roe Deer: The Biology of Success*. Scandinavian University Press, Oslo, Norway. p. 285–308.

Andersen R, Gaillard J-M, Linnell JDC, Duncan P. 2000. Factors affecting maternal care in an income breeder, the European roe deer. *Journal of Animal Ecology*. 69: 672-682

- Andersen R, Linnell JDC, Langvatn R. 1996. Short-term behavioural and physiological response of moose *Alces alces* to military disturbance in Norway. *Biological conservation*. 77:169-176.
- Apollonio M, Andersen R, Putman RJ. 2010. Present status and future challenges for European ungulate management. *In: Apollonio M, Andersen R, Putman R, editors. European Ungulates and Their Management in the 21st Century*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. pp 578–604.
- Apollonio M, Putman RJ, Grignolio S, Bartoš L. 2011. Hunting seasons in relation to biological breeding seasons and the implications for the control or regulation of ungulate populations. *In: Putman R, Apollonio M, Andersen R, editors. Ungulate management in Europe: problems and practices*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. pp. 80-106.
- Archard GA, Braithwaite VA. 2010. The importance of wild populations in studies of animal temperament. *Journal of Zoology*. 281: 149-160.
- Bakken M, Moe RO, Smith AJ, Selle G-ME. 1999. Effects of environmental stressors on deep body temperature and activity levels in silver fox *Vulpes vulpes*. *Applied Animal Behaviour Science*. 64:141-151.
- Banks SC, Piggott MP, Stow AJ, Taylor AC. 2007. Sex and sociality in a disconnected world: a review of the impacts of habitat fragmentation on animal social interactions. *Canadian Journal of Zoology*. 85: 1065-1079.
- Bates D, Maechler M, Bolker B. 2011. Lme4: Linear mixed-effects models using S4 classes. R package version 0.999375-4.
- Béchet A, Giroux J-F, Gauthier G. 2004. The effects of disturbance on behaviour, habitat use and energy of spring staging snow geese. *Journal of Applied Ecology*. 41: 689-700.
- Beier P, McCullough DR. 1990. Factors influencing white-tailed deer activity patterns and habitat use. *Wildlife Monographs*. 109:3-51.
- Bell A, Hankison SJ, Laskowski KL. 2009. The repeatability of behaviour: a meta-analysis. *Animal Behaviour*. 77:771-783.
- Belovsky GE. 1986. Optimal foraging and community structure: implications for a guild of generalist grassland herbivores. *Oecologia*. 70:35-52.

Benhaïem S, Delon M, Lourtet B, Cargnelutti B, Aulagnier S, Hewison AJM, Morellet N, Verheyden H. 2008. Hunting increases vigilance levels in roe deer and modifies feeding site selection. *Animal Behaviour*. 76:611-618.

Benton TG, Vickery JA, Wilson JD. 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key ? *Trends in Ecology & Evolution*. 18: 182-188.

Bergvall UA, Schäpers A, Kjellander P, Weiss A. 2011. Personality and foraging decisions in fallow deer, *Dama dama*. *Animal Behaviour*. 81:101-112.

Bernard C. 1878. *Les phénomènes de la vie*. Vol.1. Librairie JB Baillière et Fils, Paris, France.

Berry RJ. 1990. Industrial melanism and peppered moths (*Biston betularia* (L.)). *Biological Journal of the Linnean Society*. 39: 301-322.

Beyer HL, Haydon DT, Morales JM, Frair JL, Hebblewhite M, Mitchell M, Matthiopoulos J. 2010. The interpretation of habitat preference metrics under use-availability designs. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*. 365: 2245-2254.

Bischof R, Swenson JE, Yoccoz NG, Mysterud A, Gimenez O. 2009. The magnitude and selectivity of natural and multiple anthropogenic mortality causes in hunted brown bears. *Journal of Animal Ecology*. 78: 656-665.

Biro PA, Post JR, Parkinson EA. 2003. From individuals to populations: prey fish risk-taking mediates mortality in whole-system experiments. *Ecology*. 84: 2419-2431.

Biro PA, Stamps JA. 2008. Are animal personality traits linked to life-history productivity? *Trends in Ecology & Evolution*. 23: 361–368.

Bjørneraas K, Solberg EJ, Herfindal I, Van Moorter B, Rolandsen CM, Tremblay J-P, Skarpe C, Saether B-E, Eriksen R, Astrup R. 2011. Moose *Alces alces* habitat use at multiple temporal scales in a human-altered landscape. *Wildlife Biology*. 17:44-54.

Blanchard P, Fritz H. 2007. Induced or routine vigilance while foraging. *Oikos*. 116: 1603-1608.

Blas J, Bortolotti GR, Tella JL, Baos R, Marchant TA. 2007. Stress response during development predicts fitness in a wild, long lived vertebrate. *PNAS*. 104:8880-8884.

Blumstein DT, Daniel JC. 2002. Isolation from mammalian predators differentially affects two congeners. *Behavioral Ecology*. 13:657-663.

- Body G, Ferté H, Gaillard JM, Delorme D, Klein F, Gilot-Fromont E. 2011. Population density and phenotypic attributes influence the level of nematode parasitism in roe deer. *Oecologia*. 167: 635-646.
- Boissy A. 1995. Fear and fearfulness in animals. *Quarterly Review of Biology*. 70: 165-191.
- Bongi P, Ciuti S, Grignolio S, Del Frate M, Simi S, Gandelli D, Apollonio M. 2008. Anti-predator behaviour, space use and habitat selection in female roe deer during the fawning season in a wolf area. *Journal of Zoology*. 276: 242-251.
- Bonier F, Martin PR, Moore IT, Wingfield JC. 2009. Do baseline glucocorticoids predict fitness ? *Trends in Ecology & Evolution*. 24: 634-642.
- Bonnot N, Gaillard J-M, Coulon A, Galan M, Cosson J-F, Delorme D, Klein F, Hewison AJM. 2010. No Difference between the Sexes in Fine-Scale Spatial Genetic Structure of Roe Deer. *PLoS ONE*. 5: e14436.
- Bonnot N, Morellet N, Verheyden H, Cargnelutti B, Lourtet B, Klein F, Hewison AJM. 2013. Habitat use under predation risk: hunting, roads and human dwellings influence the spatial behaviour of roe deer. *European Journal of Wildlife Research*. 59: 185-193.
- Bourgoin G, Garel M, Blanchard P, Dubray D, Maillard D, Gaillard J-M. 2011. Daily responses of mouflon (*Ovis gmelini musimon* x *Ovis sp.*) activity to summer climatic conditions. *Canadian Journal of Zoology*. 89:765-773.
- Boyce MS. 2006. Scale for resource selection functions. *Diversity and Distributions*. 12: 269-276
- Boyle SA, Samson FB. 1985. Effects of non-consumptive recreation on wildlife: A review. *Wildlife Society Bulletin*. 13:110-116.
- Bremset Hansen B, Herfindal I, Aanes R, Sæther BE, Henriksen S. 2009. Functional response in habitat selection and the tradeoffs between foraging niche components in a large herbivore. *Oikos*. 118 : 859-872.
- Brooks TM, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Da Fonseca GA, Rylands AB, Konstant WR, Flick P, Pilgrim J, Oldfield S, Magin G, Hilton-Taylor C. 2002. Habitat loss and extinction in the hotspots of biodiversity. *Conservation biology*. 16: 909-923.

Brown JS. 1988. Patch use as an indicator of habitat preference, predation risk, and competition. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 22:37-47.

Brown JS. 1999. Vigilance, patch use and habitat selection: foraging under predation risk. *Evolutionary Ecology Research*. 1: 49-71.

Brown JS, Kotler BP. 2004. Hazardous duty pay and the foraging cost of predation. *Ecology letters*. 7 : 999-1014.

Brown JS, Kotler BP, Bouskila A. 2001. Ecology of fear: foraging games between predators and prey with pulsed resources. *Annales Zoologici Fennici* 38 : 71-87.

Brown JS, Laundré JW, Gurung M. 1999. The ecology of fear: optimal foraging, game theory, and trophic interactions. *Journal of Mammalogy*. 80:385-399.

Bubenik GA, Bubenik AB, Schams D, Leatherland JF. 1983. Circadian and circannual rhythms of LH, FSH, testosterone (T), prolactin, cortisol, T3 and T4 in plasma of mature, male white-tailed deer. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*. 76: 37-45.

Bubenik GA, Schams D, White RG, Rowell J, Blake J, Bartos L. 1998. Seasonal levels of metabolic hormones and substrates in male and female reindeer (*Rangifer tarandus*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Pharmacology, Toxicology and Endocrinology*. 120: 307-315.

Burnham KP, Anderson DR. 1998. Model selection and inference: A practical information-theoretic approach. Springer-Verlag, New-York, New-York, USA.

Burt WH. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of mammalogy*. 24 : 346-352.

Cagnacci F, Boitani L, Powell RA, Boyce MS. 2010. Animal ecology meets GPS-based radiotelemetry: a perfect storm of opportunities and challenges. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 365 : 2157-2162.

Calenge C. 2006. The package 'adehabitat' for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling*. 197, 516-519.

Cannon WB. 1914. The emergency function of the adrenal medulla in pain and the major emotions. *American Journal of Physiology*. 33: 356-372.

Carere C, van Oers K. 2004. Shy and bold great tits (*Parus major*): body temperature and breath rate in response to handling stress. *Physiology and Behavior*. 82:905–912.

- Cargnelutti B, Coulon A, Hewison AJM, Goulard M, Angibault J-M, Morellet N. 2007. Testing Global Positioning System performance for wildlife monitoring using mobile collars and known reference points. *The Journal of wildlife management*. 71 : 1380-1387.
- Cargnelutti B, Reby D, Desneux L, Angibault J-M, Joachim J, Hewison AJM. 2002. Space use by roe deer in a fragmented landscape some preliminary results. *Revue d'écologie*. 57:29-37.
- Caro T. 2005. Antipredator defenses in birds and mammals. The University of Chicago Press, Chicago, London.
- Carr JM, Lima SL. 2012. Heat-conserving postures hinder escape: a thermoregulation-predation trade-off in wintering birds. *Behavioral Ecology*. 23:434-441.
- Casazza ML, Coates PS, Miller MR, Overton CT, Yparraguirre DR. 2012. Hunting influences the diel patterns in habitat selection by northern pintails *Anas acuta*. *Wildlife Biology*. 18: 1-13
- Cederlund G. 1981. Daily and seasonal activity pattern of roe deer in a boreal habitat. *Swedish Wildlife Research* 11: 315-347.
- Cederlund G, Bergqvist J, Kjellander P, Gill RMA, Gaillard J-M, Boisaubert B, Ballon P, Duncan P. 1998. Managing roe deer and their impact on the environment: maximising the net benefits to society. In: *Andersen R, Duncan P, Linnell JDC. The European Roe Deer: The Biology of Success*. Scandinavian University Press, Oslo, Norway. p. 337-372.
- Charnov EL. 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical population biology*. 9 : 129-136.
- Cimino L, Lovari S. 2003. The effects of food or cover removal on spacing patterns and habitat use in roe deer (*Capreolus capreolus*). *Journal of Zoology*. 261:299-305.
- Ciuti S, Bongi P, Vassale S, Apollonio M. 2006. Influence of fawning on the spatial behaviour and habitat selection of female fallow deer (*Dama dama*) during late pregnancy and early lactation. *Journal of Zoology*. 268: 97-107
- Ciuti S, Muhly TB, Paton DG, McDevitt AD, Musiani M, Boyce MS. 2012. Human selection of elk behavioural traits in a landscape of fear. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 279:4407-4416.

Ciuti S, Northrup JM, Muhly TB, Simi S, Musiani M, Pitt JA, Boyce MS. 2012. Effects of humans on behaviour of wildlife exceed those of natural predators in a landscape of fear. *PLoS ONE*. 7:e50611.

Ciuti S, Pipia A, Ghiandai F, Grignolio S, Appollonio M. 2008. The key role of lamb presence in affecting flight response in Sardinian mouflon (*Ovis orientalis musimon*). *Behavioural Processes*. 77:408-412.

Ciuti S, Pipia A, Grignolio S, Ghiandai F, Apollonio M. 2009. Space use, habitat selection and activity patterns of female Sardinian mouflon (*Ovis orientalis musimon*) during the lambing season. *European Journal of Wildlife Research*. 589-595.

Cole EK, Pope MD, Anthony RG. 1997. Effects of road management on movement and survival of Roosevelt elk. *Journal of Wildlife Management*. 61: 1115-1126.

Coltman DW, O'Donoghue P, Jorgenson JT, Hogg JT, Strobeck C, Festa-Bianchet M. 2003. Undesirable evolutionary consequences of trophy hunting. *Nature*. 426 : 655-658.

Cote J, Clobert J, Brodin T, Fogarty S, Sih A. 2010. Personality-dependent dispersal: characterization, ontogeny and consequences for spatially structured populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 365: 4065-4076.

Couchoux C, Cresswell W. 2012. Personality constraints versus flexible antipredation behaviors: how important is boldness in risk management of redshanks (*Tringa totanus*) foraging in a natural system? *Behavioral Ecology*. 23:290-301.

Coulon A, Guillot G, Cosson J-F, Angibault J-M, Aulagnier S, Cargnelutti B, Galan M, Hewison AJM. 2006. Genetic structure is influenced by landscape features: empirical evidence from a roe deer population. *Molecular Ecology*. 15: 1669-1679.

Coulon A, Morellet N, Goulard M, Cargnelutti B, Angibault J-M, Hewison AJM. 2008. Inferring the effects of landscape structure on roe deer (*Capreolus capreolus*) movements using a step selection function. *Landscape Ecology*. 23:603-614.

Cowlishaw G. 1997. Trade-offs between foraging and predation risk determine habitat use in a desert baboon population. *Animal Behaviour*. 53:667-686.

Creel S, Christianson D. 2008. Relationships between direct predation and risk effects. *Trends in Ecology & Evolution*. 23:194-201.

- Creel S, Christianson D, Liley S, Winnie Jr JA. 2007. Predation risk affects reproductive physiology and demography of elk. *Science*. 315:960.
- Creel S, Winnie Jr JA, Maxwell B, Hamlin K, Creel M. 2005. Elk alter habitat selection as an antipredator response to wolves. *Ecology*. 86:3387-3397.
- Creel S, Winnie Jr JA. 2005. Responses of elk herd size to fine-scale spatial and temporal variation in the risk of predation by wolves. *Animal Behaviour*. 69:1181–1189.
- Cresswell W. 1994. Song as a pursuit-deterrent signal, and its occurrence relative to other anti-predation behaviours of skylark (*Alauda arvensis*) on attack by merlins (*Falco columbarius*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 34: 217-223.
- Dall S, Houston A, McNamara J. 2004. The behavioural ecology of personality: consistent individual differences from an adaptive perspective. *Ecology Letters*. 7:734–739.
- Danilkin A, Hewison AJM. 1996. Behavioural ecology of Siberian and European roe deer. London: Chapman & Hall.
- Darimont CT, Carlson SM, Kinnison MT, Paquet PC, Reimchen TE, Wilmsers CC. 2009. Human predators outpace other agents of trait change in the wild. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 106: 952-954.
- Debeffe L, Morellet N, Cargnelutti B, Lourtet B, Bon R, Gaillard J-M, Hewison AJM. 2012. Condition-dependent natal dispersal in a large herbivore: heavier animals show a greater propensity to disperse and travel further. *Journal of Animal Ecology*. 81: 1327.
- Debeffe L, Morellet N, Bonnot N, Cargnelutti B, Lourtet B, Verheyden H, Clobert J, Bon R, Hewison AJM. *In prep*. The link between behavioural profiles and dispersal outcomes reveals a dispersal syndrome in a large herbivore.
- Debeffe L, Morellet N, Cargnelutti B, Lourtet B, Coulon A, Gaillard J-M, Bon R, Hewison AJM. *In prep*. Exploration as a key component of natal dispersal: dispersers explore more than philopatric individuals in roe deer.
- De Kloet ER, Oitzl MS, Joëls M. 1999. Stress and cognition: are corticosteroids good or bad guys ? *Trends in Neurosciences*. 22: 422-426.
- Dehnhard M, Clauss M, Lechner-Doll M, Meyer HHD, Palme R. 2001. Noninvasive monitoring of adrenocortical activity in Roe deer (*Capreolus capreolus*) by measurement of fecal cortisol metabolites. *General and comparative endocrinology*. 123: 111-120.

De Palma C, Viggiano E, Barillari E, Palme R, Dufour AB, Fantini C, Natoli E. 2005. Evaluating the temperament in shelter dogs. *Behaviour*. 142: 1307-1328.

Dill LM. 1974. The escape response of the zebra danio (*Brachydanio rerio*) II. The effect of experience. *Animal Behaviour*. 22 : 723-730.

Dingemanse N, Dochtermann NA, Nakagawa S. 2012. Defining behavioural syndromes and the role of 'syndrome deviation' in understanding their evolution. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 66:1543-1548.

Dingemanse N, Réale D. 2005. Natural selection and animal personality. *Behaviour* 142:1159-1184.

Dingemanse NJ, Kazem AJ, Réale D, Wright J. 2010. Behavioural reaction norms: animal personality meets individual plasticity. *Trends in Ecology & Evolution*. 25: 81-89.

Dingemanse N, Wolf M. 2010. Recent models for adaptive personality differences: a review. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 365: 3947-3958.

Dodson S. 1989. Predator-induced reaction norms. *Bioscience*. 39:447-452.

Dray S, Dufour AB. 2007. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*. 22: 1-20.

Duncan P, Tixier H, Hoffman RR, Lechner-Doll M. 1998. Feeding strategies and the physiology of digestion in roe deer. *In: Andersen R, Duncan P, Linnell JDC, editors. The European Roe Deer: The Biology of Success*. Scandinavian University Press, Oslo, Norway. p. 91-116.

Dunning J, Danielson BJ, Pulliam HR. 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos*. 65: 169-175.

Eckert R, Randall D, Burggren W, French K. 1988. *Animal Physiology: Mechanisms and Adaptations*, Fourth edition. Freeman WH, New York.

Edmunds M. 1974. *Defence in animals*. New York, Longman.

Edwards J. 1983. Diet shifts in moose due to predator avoidance. *Oecologia* 60: 185-189.

- Endler JA. 1991. Interactions between predators and prey. *In: Krebs JR & Davies NB editors. Behavioural ecology : An evolutionary approach.* Blackwell Scientific Publications, Oxford, London. pp 169-196.
- Festa E. 1925. Il capriolo dell'Italia centrale (*Capreolus capreolus italicus* sbsp. nova). Bollettino del Museo di Zoologia e Anatomia Comparata Dell'università di Torino. 7: 1-2.
- Festa-Bianchet M. 1988. Seasonal range selection in bighorn sheep: conflicts between forage quality, forage quantity, and predator avoidance. *Oecologia.* 75: 580-586.
- Festa-Bianchet M. 2003. Exploitative wildlife management as a selective pressure for life-history evolution of large mammals. *In: Festa-Bianchet M & Apollonio M, editors. Animal behavior and wildlife conservation.* Island Press, Whashington, DC. pp. 191-207.
- Festa-Bianchet M, Gaillard J-M, Cote SD. 2003. Variable age structure and apparent density dependence in survival of adult ungulates. *Journal of animal ecology.* 72 : 640-649.
- FitzGibbon CD. 1990. Anti-predator strategies of immature Thomson's gazelles: hiding and the prone response. *Animal Behaviour.* 40: 846-855.
- FitzGibbon CD. 1993. Antipredator strategies of female Thomson's gazelles with hidden fawns. *Journal of Mammalogy.* 74: 758-762.
- FitzGibbon CD, Fanshawe JH. 1988. Stotting in Thomson's gazelles: an honest signal of condition. *Behavioral Ecology and Sociobiology.* 23 : 69-74.
- FitzGibbon CD, Fanshawe JH. 1989. The condition and age of Thomson's gazelles killed by cheetahs and wild dogs. *Journal of Zoology.* 218 : 99-107.
- Flowerdew JR, Ellwood S. 2001. Impacts of woodland deer on small mammal ecology. *Forestry.* 74 : 277-287.
- Fortin D, Andruskiw M. 2003. Behavioral response of free-ranging bison to human disturbance. *Wildlife Society Bulletin.* 31: 804-813.
- Fortin D, Beyer HL, Boyce MS, Smith DW, Duchesne T, Mao JS. 2005. Wolves influence elk movements: behavior shapes a trophic cascade in Yellowstone National Park. *Ecology.* 86: 1320-1330.
- Fortin D, Boyce MS, Merrill EH, Fryxell JM. 2004a. Foraging costs of vigilance in large mammalian herbivores. *Oikos.* 107: 172-180.

Fortin D, Boyce MS, Merrill EH. 2004b. Multi-tasking by mammalian herbivores: overlapping processes during foraging. *Ecology*. 85: 2312-2322.

Frair JL, Merrill EH, Visscher DR, Fortin D, Beyer HL, Morales JM. 2005. Scales of movement by elk (*Cervus elaphus*) in response to heterogeneity in forage resources and predation risk. *Landscape Ecology*. 20: 273-287

Fraser DF, Huntingford F. 1986. Feeding and avoiding predation hazard: the behavioral response of the prey. *Ethology*. 73:56-68.

Fraser DF, Gilliam JF, Daley MJ, Le AN, Skalski GT. 2001. Explaining leptokurtic movement distributions: intrapopulation variation in boldness and exploration. *The American Naturalist*. 158:124-135.

Frid A, Dill L. 2002. Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conservation Ecology*. 6:11.

Fretwell SD, Lucas HL Jr. 1969. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. 1. Theoretical development. *Acta Biotheoretica*. 19: 16–36.

Fuller RJ, Gill RMA. 2001. Ecological impacts of increasing numbers of deer in British woodland. *Forestry*. 74 : 193-199.

Gaillard J-M, Hebblewhite M, Loison A, Fuller M, Powell R, Basille M, Van Moorter B. 2010. Habitat-performance relationships: finding the right metric at a given spatial scale. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 365: 2255-2265.

Gaillard J-M, Festa-Bianchet M, Yoccoz NG, Loison A, Toïgo C. 2000. Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 31: 367-393.

Gaillard J-M, Liberg O, Andersen R, Hewison AJM, Cederlund G. 1998. Population dynamics of roe deer. *In: Andersen R, Duncan P, Linnell JDC, editors. The European Roe Deer: The Biology of Success*. Scandinavian University Press, Oslo, Norway. p. 309-335.

Gamelon M, Besnard A, Gaillard J-M, Servanty S, Baubet E, Brandt S, Gimenez O. 2011. High hunting pressure selects for earlier birth date: wild boar as a case study. *Evolution*. 65 : 3100-3112.

- Garel M, Cugnasse, JM, Maillard D, Gaillard J-M, Hewison AJM, Dubray D. 2007. Selective harvesting and habitat loss produce long-term life history changes in a mouflon population. *Ecological Applications*. 17 : 1607-1618.
- Gauthier-Clerc M, Tamisier A & Cezilly F. 1998. Sleep-vigilance trade-off in green-winged teals (*Anas crecca crecca*). *Canadian Journal of Zoology*. 76 : 2214-2218.
- Gill RMA. 1992a. A review of damage by mammals in north temperate forests: 1. Deer. *Forestry*. 65 : 145-169.
- Gill RMA. 1992b. A review of damage by mammals in north temperate forests: 3. Impact on trees and forests. *Forestry*. 65 : 363-388.
- Gill RMA, Beardall V. 2001. The impact of deer on woodlands: the effects of browsing and seed dispersal on vegetation structure and composition. *Forestry*. 74: 209-218.
- Gill JA, Norris K, Sutherland WJ. 2001. The effects of disturbance on habitat use by black-tailed godwits *Limosa limosa*. *Journal of Applied Ecology*. 38:846-856.
- Gill JA, Sutherland WJ, Watkinson AR. 1996. A method to quantify the effects of human disturbance on animal populations. *Journal of Applied Ecology*. 33 : 786-792.
- Gilliam JF, Fraser DF. 1987. Habitat selection under predation hazard: test of a model with foraging minnows. *Ecology*. 68:1856-1862.
- Ginsberg JR, Milner-Gulland EJ. 1994. Sex-biased harvesting and population dynamics in ungulates: implications for conservation and sustainable use. *Conservation Biology*. 8 : 157-166.
- Godvik I, Loe LE, Vik J, Veiberg V, Langvatn R, Mysterud A. 2009. Temporal scales, trade-offs, and functional responses in red deer habitat selection. *Ecology*. 90:699-710.
- Greenberg N, Carr JA, Summers CH. 2002. Causes and consequences of stress. *Integrative and Comparative Biology*. 42:508-516
- Grignolio S, Merli E, Bongi P, Ciuti S, Apollonio M. 2011. Effects of hunting with hounds on a non-target species living on the edge of a protected area. *Biological Conservation*. 144: 641-649.
- Grignolio S, Rossi I, Bertolotto E, Bassano B, Apollonio M. 2007. Influence of the kid on space use and habitat selection of female Alpine Ibex. *The Journal of Wildlife Management*. 71: 713-719.

Hannah L, Lohse D, Hutchinson C, Carr JL, Lankerani A. 1994. A preliminary inventory of human disturbance of world ecosystems. *Ambio*. 23: 246-250.

Hannah L, Carr JL, Lankerani A. 1995. Human disturbance and natural habitat: a biome level analysis of a global data set. *Biodiversity & Conservation*. 4: 128-155.

Hastie TJ, Tibshirani RJ. 1990. Generalized additive models. Chapman, Hall, London.

Hayes CL, Krausman PR. 1993. Nocturnal activity of female desert mule deer *Ovis montanus*. *The Journal of Wildlife Management*. 57: 897-904.

Heithaus MR, Dill LM. 2002. Food availability and tiger shark predation risk influence bottlenose dolphin habitat use. *Ecology*. 83:480-491.

Hernández L, Laundré JW. 2005. Foraging in the 'landscape of fear' and its implications for habitat use and diet quality of elk *Cervus elaphus* and bison *Bison bison*. *Wildlife Biology*. 11: 215-220.

Hewison AJM, Angibault J-M, Bideau E, Vincent JP, Boutin J, Sempere A. 1996. Annual variation in body composition of roe deer (*Capreolus capreolus*) in moderate environmental conditions. *Canadian Journal of Zoology*. 74: 245-253.

Hewison AJM, Angibault J-M, Cargnelutti B, Coulon A, Rames J-L, Serrano E, Verheyden H, Morellet N. 2007. Using radio-tracking and direct observation to estimate roe deer *Capreolus capreolus* density in a fragmented landscape: a pilot study. *Wildlife Biology*. 13:313-320.

Hewison AJM, Gaillard J-M. 2001. Phenotypic quality and senescence affect different components of reproductive output in roe deer. *Journal of Animal Ecology*. 70: 600-608.

Hewison AJM, Morellet N, Verheyden H, Daufresne T, Angibault J-M, Cargnelutti B, Merlet J, Picot D, Rames J-L, Joachim J, Lourtet B, Serrano E, Bideau E, Cebe N. 2009. Landscape fragmentation influences winter body mass of roe deer. *Ecography*. 32:1062-1070.

Hewison AJM, Vincent J-P, Angibault J-M, Delorme D, Laere GV, Gaillard J-M. 1999. Tests of estimation of age from tooth wear on roe deer of known age: variation within and among populations. *Canadian Journal of Zoology*. 77: 58-67.

- Hewison AJM, Vincent J-P, Joachim J, Angibault JM, Cargnelutti B, Cibien C. 2001. The effects of woodland fragmentation and human activity on roe deer distribution in agricultural landscapes. *Canadian Journal of Zoology*. 79:679-689.
- Hewison AJM, Vincent J-P, Reby D. 1998. Social organisation of European roe deer. *In: Andersen R, Duncan P, Linnell JDC, editors. The European Roe Deer: The Biology of Success*. Scandinavian University Press, Oslo, Norway. p. 189-219.
- Hik DS. 1995. Does risk of predation influence population dynamics ? Evidence from cyclic decline of snowshoe hares. *Wildlife Research*. 22 :115-129.
- Hobbs NT, Hanley TA. 1990. Habitat evaluation: do use/availability data reflect carrying capacity. *Journal of Wildlife Management*. 54: 515–522.
- Hochman V, Kotler BP. 2007. Patch use, apprehension, and vigilance behavior of *Nubian Ibex* under perceived risk of predation. *Behavioral Ecology*. 18:368-374.
- Holand Ø, Mysterud A, Wannag A, Linnell JDC. 1998. Roe deer in northern environments: physiology and behaviour. *In: Andersen R, Duncan P, Linnell JDC, editors. The European Roe Deer: The Biology of Success*. Scandinavian University Press, Oslo, Norway. p. 117-137.
- Holt RD. 1987. On the relation between niche overlap and competition: the effect of incommensurable niche dimensions. *Oikos*. 48 : 110-114.
- Holley AJ. 1993. Do brown hares signal to foxes? *Ethology*. 94 : 21-30.
- Holyoak M, Casagrandi R, Nathan R, Revilla E, Spiegel O. 2008. Trends and missing parts in the study of movement ecology. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 105: 19060-19065.
- Huang C, Sih A. 1991. Experimental studies on direct and indirect interactions in a three trophic-level stream system. *Oecologia*. 85: 530-536.
- Huber S, Palme R, Arnold W. 2003. Effects of season, sex, and sample collection on concentrations of fecal cortisol metabolites in red deer (*Cervus elaphus*). *General and Comparative Endocrinology*. 130:48-54.
- Huggard DJ. 1993a. Prey selectivity of wolves in Banff National Park. II. Age, sex, and condition of elk. *Canadian Journal of Zoology*. 7: 140-147.

- Huggard DJ. 1993b. Effect of snow depth on predation and scavenging by gray wolves. *The Journal of Wildlife Management*. 57:382-388.
- Hughes JJ, Ward D. 1993. Predation risk and distance to cover affect foraging behaviour in Namib Desert gerbils. *Animal Behaviour*. 46 : 1243-1245.
- Hutchinson GE. 1957. Population studies - animal ecology and demography - concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*. 22: 415-427.
- Hutto RL. 1985. Habitat selection by nonbreeding, migratory land birds. *In: Cody ML, editor. Habitat selection in birds*. Academic Press. p. 455-476.
- Illius AW, Fitzgibbon C. 1994. Costs of vigilance in foraging ungulates. *Animal Behaviour*. 47: 481-484
- Isbell LA. 2005. Predation on primates: ecological patterns and evolutionary consequences. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*. 3: 61-71.
- Jayakody S, Sibbald AM, Gordon IJ, Lambin X. 2008. Red deer *Cervus elaphus* vigilance behaviour differs with habitat and type of human disturbance. *Wildlife Biology*. 14:81-91.
- Jayakody S, Sibbald AM, Mayes RW, Hooper RJ, Gordon IJ, Lambin X. 2011. Effects of human disturbance on the diet composition of wild red deer (*Cervus elaphus*). *European Journal of Wildlife Research*. 57: 939-948.
- Jeppesen JL. 1989. Activity patterns of free-ranging roe deer (*Capreolus capreolus*) at Kalø. *Danish Review of Game Biology*. 13:1-32.
- Jiang G, Zhang M, Ma J. 2008. Habitat use and separation between red deer *Cervus elaphus xanthopygus* and roe deer *Capreolus pygargus bedfordi* in relation to human disturbance in the Wandashan Moutains, northeastern China. *Wildlife Biology*. 14:92-100.
- Johnson DH. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology*. 61: 65-71
- Jones OR, Pilkington JG, Crawley MJ. 2006. Distribution of a naturally fluctuating ungulate population among heterogeneous plant communities: ideal and free? *Journal of animal ecology*. 75 : 1387-1392.
- Jönsson KI. 1997. Capital and income breeding as alternative tactics of resource use in reproduction. *Oikos*. 78: 57-66.

- Keay JM, Singh J, Gaunt MC, Kaur T. 2006. Fecal glucocorticoids and their metabolites as indicators of stress in various mammalian species: a literature review. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine*. 37: 234-244.
- Keuling O, Stier N, Roth M. 2008. How does hunting influence activity and spatial usage in wild boar *Sus scrofa* L.? *European Journal of Wildlife Research*. 54:729-737.
- Kie JG. 1999. Optimal foraging and risk of predation: effects on behavior and social structure in ungulates. *Journal of Mammalogy*. 80:1114-1129.
- Kilgo JC, Labisky RF, Fritzen DE. 1998. Influences of hunting on the behavior of white-tailed deer: implications for conservation of the Florida panther. *Conservation Biology*. 12: 1359-1364
- Kilpatrick AM. 2003. The impact of thermoregulatory costs on foraging behaviour: a test with American Crows (*Corvus brachyrhynchos*) and eastern grey squirrels (*Sciurus carolinensis*). *Evolutionary ecology research*. 5: 781-786.
- Kjøstvedt JH, Myrsetrud A, Østbye E (1998) Roe deer *Capreolus capreolus* use of agricultural crops during winter in the Lier valley, Norway. *Wildlife Biology*. 4: 23-31.
- Kneib T, Knauer F, Kuchenhoff H. 2011. A general approach to the analysis of habitat selection. *Environmental and Ecological Statistics*. 18: 1-25.
- Knight R, Gutzwiller K. 1995. *Wildlife and recreationists: Coexistence through management and research*. Island Press, Washington, DC.
- Komdeur J, Kats RKH. 1999. Predation risk affects trade-off between nest guarding and foraging in Seychelles warblers. *Behavioral Ecology*. 10: 648-658.
- Koolhaas JM, de Boer SF, Buwalda B, van Reenen K. 2007. Individual variation in coping with stress: a multidimensional approach of ultimate and proximate mechanisms. *Brain Behavior and Evolution*. 70: 218-226.
- Koolhaas JM, Korte SM, de Boer SF, van der Vegt BJ, van Reenen CG, Hopster H, de Jong IC, Ruis MAW, Blokhuis HJ. 1999. Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*. 23: 925-935.
- Korhonen H, Hansen SW, Malmkvist J, Houbak B. 2000. Effect of capture, immobilization and handling on rectal temperatures of confident and fearful male mink. *Journal of Animal Breeding and Genetics*. 117: 337-345.

Kotler BP, Ayal Y, Subach A. 1994. Effects of predatory risk and resource renewal on the timing of foraging activity in a gerbil community. *Oecologia*. 100: 391-396.

Krebs JR. 1980. Optimal foraging, predation risk and territory defence. *Ardea*. 68: 83-90.

Kuparinen A, Merilä J. 2007. Detecting and managing fisheries-induced evolution. *Trends in Ecology & Evolution*. 22: 652-659.

Larson TJ, Rongstad OJ, Terbilcox FW. 1978. Movement and habitat use of white-tailed deer in Southcentral Wisconsin. *Journal of Wildlife Management*. 42: 113-117.

Laundré JW, Hernández L, Altendorf KB. 2001. Wolves, elk, and bison: reestablishing the "landscape of fear" in Yellowstone National Park, U.S.A. *Canadian Journal of Zoology*. 79: 1401-1409.

Laundré JW, Hernández L, Ripple WJ. 2010. The landscape of fear: Ecological implications of being afraid. *The Open Ecology Journal*. 3: 1-7.

Liley S, Creel S. 2008. What best explains vigilance in elk: characteristics of prey, predators, or the environment? *Behavioral Ecology*. 19:245-254.

Lima SL. 1985. Maximizing feeding efficiency and minimizing time exposed to predators: a trade-off in the black-capped chickadee. *Oecologia*. 66: 60-67.

Lima SL. 1986. Predation risk and unpredictable feeding conditions: determinants of body mass in birds. *Ecology*. 377-385.

Lima SL. 1987. Distance to cover, visual obstructions, and vigilance in house sparrows. *Behaviour*. 102: 3-4.

Lima SL. 1995. Back to the basics of anti-predatory vigilance: the group-size effect. *Animal Behaviour*. 49: 11-20.

Lima SL. 1998. Nonlethal effects in the ecology of predator-prey interactions. *Bioscience*. 48: 25-34.

Lima SL, Bednekoff PA. 1999. Temporal variation in danger drives antipredator behavior: the predation risk allocation hypothesis. *The American Naturalist*. 153: 649-659.

Lima SL, Dill LM. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*. 68: 619-640.

- Lima SL, Valone TJ, Caraco T. 1985. Foraging-efficiency-predation-risk trade-off in the grey squirrel. *Animal Behaviour*. 33: 155-165.
- Linnell JDC, Andersen R. 1995. Site tenacity in roe deer: short-term effects of logging. *Wildlife Society Bulletin*. 23:31-35.
- Linnell JDC, Duncan P, Andersen R. 1998. The European roe deer: A portrait of a successful species. *In: Andersen R, Duncan P, Linnell JDC, editors. The European roe deer: the biology of success*. Scandinavian University Press, Oslo, Norway. p. 11-22.
- Linnell JDC, Zachos FE. 2011. Status and distribution patterns of European ungulates: genetics, population history and conservation. *In: Putman R, Apollonio M, Andersen R (eds). Ungulate management in Europe: problems and practices*. . Cambridge University Press, Cambridge, UK. pp 12-53.
- Linnaeus C. 1758. *Systema naturae*, vol. 1.
- Liu J, Ouyang Z, Taylor WW, Groop R, Tan Y, Zhang H. 1999. A framework for evaluating the effects of human factors on wildlife habitat: the case of giant pandas. *Conservation Biology*. 13: 1360-1370.
- López P, Hawlena D, Polo V, Amo L, Martín J. 2005. Sources of individual shy-bold variations in antipredator behaviour of male Iberian rock lizards. *Animal Behaviour*. 69:1-9.
- Lupien SJ, McEwen BS, Gunnar MR, Heim C. 2009. Effects of stress throughout the lifespan on the brain, behaviour and cognition. *Nature Reviews*. 10: 434-445.
- Luttbeg B, Sih A. 2010. Risk, resources and state-dependent adaptive behavioural syndromes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 365:3977-3990.
- MacArthur RA, Geist V, Johnston RH. 1982. Cardiac and behavioral responses of mountain sheep to human disturbance. *Journal of Wildlife Management*. 46:351-358.
- MacArthur RH, Pianka ER. 1966. On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist*. 100:603-609.
- Madsen J, Fox AD. 1995. Impacts of hunting disturbance on waterbirds - a review. *Wildlife Biology*. 1: 193-207.

Manly BFJ, McDonald LL, Thomas DL, McDonald TL, Erickson WP. 2002. Resource selection by animals: statistical analysis and design for field studies. Kluwer, Boston, Massachusetts, USA.

Manor R, Saltz D. 2005. Effects of human disturbance on use of space and flight distance of mountain gazelles. *Journal of Wildlife Management*. 69:1683-1690.

Marchlewska-Koj A. 1997. Sociogenic stress and rodent reproduction. *Neuroscience, Biobehavioral Reviews*. 21: 699-703.

Markovchick-Nicholls L, Regan HM, Deutschman DH, Widyanata A, Martin B, Noreke L, Hunt TA. 2008. Relationships between human disturbance and wildlife land use in urban habitat fragments. *Conservation Biology*. 22: 99-109.

Martin J, Réale D. 2008a. Animal temperament and human disturbance: Implications for the response of wildlife to tourism. *Behavioural Processes*. 77: 66-72.

Martin J, Réale D. 2008b. Temperament, risk assessment and habituation to novelty in eastern chipmunks, *Tamias striatus*. *Animal Behaviour*. 75: 309-318.

Mathot KJ, Wright J, Kempenares B, Dingemanse N. 2012. Adaptive strategies for managing uncertainty may explain personality-related differences in behavioural plasticity. *Oikos*. 121:1009-1020.

Mayor SJ, Schneider DC, Schaefer JA, Mahoney SP. 2009. Habitat selection at multiple scales. *Ecoscience*. 16 : 238-247.

Mazerolle MJ. 2011. AICcmodavg: Model selection and multimodel inference based on (Q)AIC(c). R package version 1.19.

McLellan BN, Shackleton DM. 1988. Grizzly bears and resource-extraction industries: effects of roads on behaviour, habitat use and demography. *Journal of Applied Ecology*. 25: 451-460.

McLoughlin PD, Boyce MS, Coulson T, Clutton-Brock T. 2006. Lifetime reproductive success and density-dependent, multi-variable resource selection. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 273: 1449-1454.

McLoughlin PD, Dunford JS, Boutin S. 2005. Relating predation mortality to broad-scale habitat selection. *Journal of Animal Ecology*. 74: 701-707

- McLoughlin PD, Gaillard J-M, Boyce MS, Bonenfant C, Messier F, Duncan P, Delorme D, Van Moorter B, Saïd S, Klein F. 2007. Lifetime reproductive success and composition of the home range in a large herbivore. *Ecology*. 88: 3192-3201
- Mech LD. 1970. The wolf: The ecology and behavior of an endangered species. Minneapolis, University of Minnesota Press.
- Meunier K. 1983. Das Spanische Reh. In: RR Hoffman (ed). *Wildbiologische Informationen für den Jäger*. Jagd+ Hege Ausbildungsbuch VI, Berlin. pp 149-153.
- Millspaugh JJ, Washburn BE. 2003. Within-sample variation of fecal glucocorticoid measurements. *General and Comparative Endocrinology*. 132: 21-26.
- Milner JM, Nilsen EB, Andreassen HP. 2007. Demographic side effects of selective hunting in ungulates and carnivores. *Conservation Biology*. 21: 36-47.
- Moberg GP, Mench JA. 2000. The biology of animal stress: basic principles and implications for animal welfare. CABI.
- Møller AP, Garamszegi LZ. 2012. Between individual variation in risk-taking behavior and its life history consequences. *Behavioral Ecology*. 23:843-853.
- Møller AP. 2010. Interspecific variation in fear responses predicts urbanization in birds. *Behavioral Ecology*. 21: 365-371.
- Montané J, Marco I, Lopez-Olvera J, Perpignan D, Manteca X, Lavin S. 2003. Effects of Acepromazine on capture stress in roe deer (*Capreolus capreolus*). *Journal of Wildlife Diseases*. 39:375–386.
- Morellet N, Klein F, Solberg E, Andersen R. 2011a. The census and management of populations of ungulates in Europe. In: Putman R, Apollonio M, Andersen R, editors. *Ungulate management in Europe: problems and practices*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. pp. 106–143.
- Morellet N, Van Moorter B, Cargnelutti B, Angibault J-M, Lourtet B, Merlet J, Ladet S, Hewison AJM. 2011b. Landscape composition influences roe deer habitat selection at both home-range and landscape scales. *Landscape Ecology*. 26: 999-1010.
- Morellet N, Verheyden H, Angibault JM, Cargnelutti B, Lourtet B, Hewison AJM. 2009. The effect of capture on ranging behaviour and activity of the European roe deer *Capreolus capreolus*. *Wildlife Biology*. 15: 278-287

- Morris DW. 1987. Ecological scale and habitat use. *Ecology*. 68: 362-369
- Munns WR. 2006. Assessing risks to wildlife populations from multiple stressors: Overview of the problem and research needs. *Ecological Society*. 11:23.
- Mysterud A. 2011. Selective harvesting of large mammals: how often does it result in directional selection? *Journal of Applied Ecology*. 48:827-834.
- Mysterud A, Ims RA. 1998. Functional responses in habitat use: availability influences relative use in trade-off situations. *Ecology*. 79 : 1435-1441.
- Mysterud A, Larsen PK, Ims RA, Østbye E. 1999a. Habitat selection by roe deer and sheep: does habitat ranking reflect resource availability ? *Canadian Journal of Zoology*. 77:776-783.
- Mysterud A, Lian L-B, Hjermann DØ. 1999b. Scale-dependent trade-offs in foraging by European roe deer (*Capreolus capreolus*) during winter. *Canadian Journal of Zoology*. 77: 1486-1493.
- Mysterud A, Østbye E. 1999. Cover as a habitat element for temperate ungulates: effects on habitat selection and demography. *Wildlife Society Bulletin*. 27:385-394.
- Mysterud A, Østbye E. 2004. Roe deer (*Capreolus capreolus*) browsing pressure affects yew (*Taxus baccata*) recruitment within nature reserves in Norway. *Biological Conservation*. 120:545-548.
- Mysterud A, Tryjanowski P, Panek M. 2006. Selectivity of harvesting differs between local and foreign roe deer hunters: trophy stalkers have the first shot at the right place. *Biology Letters*. 2: 632-635.
- Náhlik A, Sándor G, Tari T, Király G. 2009. Space use and activity patterns of red deer in a highly forested and in a patchy forest-agricultural habitat. *Acta Silv Lign Hung*. 5: 109-118.
- Nakagawa S, Schielzeth H. 2010. Repeatability for gaussian and non-gaussian data: a practical guide for biologists. *Biological Reviews*. 85:935-956.
- Nathan R, Getz WM, Revilla E, Holyoak M, Kadmon R, Saltz D, Smouse PE. 2008. A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 105: 19052-19059.
- Navarro-Gonzalez N, Verheyden H, Hoste H, Cargnelutti B, Lourtet B, Merlet J, Daufresne T, Lavín S, Hewison AJM, Morand S, Serrano E. 2011. Diet quality and

immunocompetence influence parasite load of roe deer in a fragmented landscape. *European Journal of Wildlife Research*. 57: 639-645.

Nilsen EB, Linnell JDC, Andersen R. 2004. Individual access to preferred habitat affects fitness components in female roe deer *Capreolus capreolus*. *Journal of Animal Ecology*. 73:44-50.

Nonacs P, Dill LM. 1990. Mortality risk vs. food quality trade-offs in a common currency: ant patch preferences. *Ecology*. 1886-1892.

Odum EP. 1959. *Fundamentals of ecology*. (2nd ed.) Saunders, Philadelphia.

Ohashi H, Saito M, Horie R, Tsunoda H, Noba H, Ishii H, Kuwabara T, Hiroshige Y, Koike S, Hoshino Y, Toda H, Kaji K. 2013. Differences in the activity pattern of the wild boar *Sus scrofa* related to human disturbance. *European Journal of Wildlife Research*. 59: 167-177.

Ottoni EB. 2000. EthoLog 2.2: a tool for the transcription and timing of behavior observation sessions. *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers*. 32:446-449.

Øverli Ø, Sørensen C, Pulman KGT, Pottinger TG, Korzan W, Summers CH, Nilsson GE. 2007. Evolutionary background for stress-coping styles: Relationships between physiological, behavioral, and cognitive traits in non-mammalian vertebrates. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*. 31:396-412.

Panzacchi M, Linnell JDC, Odden M, Odden J, Andersen R. 2009. Habitat and roe deer fawn vulnerability to red fox predation. *Journal of Animal Ecology*. 78: 1124-1133.

Parker ED Jr, Forbes VE, Nielsen SL, Ritter C, Barata C, Baird DJ, Admiraal W, Levin L, Loeschke V, Lyytikäinen-Saarenmaa P, Høgh-Jensen H, Calow P, Ripley BJ. 1999. Stress in ecological systems. *Oikos*. 86:179-184.

Pérez-Tris J, Díaz JA, Tellería JL. 2004. Loss of body mass under predation risk: cost of antipredatory behaviour or adaptive fit-for-escape ? *Animal Behaviour*. 67: 511-521.

Perrins CM, Overall R. 2001. Effect of increasing numbers of deer on bird populations in Wytham Woods, central England. *Forestry*. 74: 299-309.

Pettorelli N, Gaillard, J-M, Yoccoz NG, Duncan P, Maillard D, Delorme D, Van Laere G, Toïgo C. 2005. The response of fawn survival to changes in habitat quality varies according to cohort quality and spatial scale. *Journal of Animal Ecology*. 74 : 972-981.

Pettorelli N, Gaillard, J-M, Van Laere G, Duncan P, Kjellander P, Liberg O, Delorme D, Maillard D. 2002. Variations in adult body mass in roe deer: the effects of population density at birth and of habitat quality. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 269: 747-753.

Preisser E, Bolnik D, Benard M. 2005. Scared to death ? The effects of intimidation and consumption in predator-prey interactions. *Ecology*. 86:501-509.

Pyke GH, Pulliam HR, Charnov EL. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *The Quarterly Review of Biology*. 52:137-154.

R Core Team. 2012. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.

R Development Core Team. 2010. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>

Raminelli JLF, de Sousa MBC, Cunha MS, Barbosa MFV. 2001. Morning and afternoon patterns of fecal cortisol excretion among reproductive and non-reproductive male and female common marmosets, *Callithrix jacchus*. *Biological Rhythm Research*. 32: 159-167.

Ratcliffe PR, Mayle BA. 1992. Roe deer biology and management. Forestry Commission Bulletin, 105. HMSO, London, UK.

Rattenborg NC, Lima SL & Amlaner CJ. 1999. Half-awake to the risk of predation. *Nature*. 397: 397-398.

Réale D, Dingemanse N, Kazem AJN, Wright J. 2010. Evolutionary and ecological approaches to the study of personality. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 365:3937–3946.

Réale D, Festa-Bianchet M. 2003. Predator-induced natural selection on temperament in bighorn ewes. *Animal Behaviour*. 65:463-470.

Réale D, Martin J, Coltman DW, Poissant J, Festa-Bianchet M. 2009. Male personality, life-history strategies and reproductive success in a promiscuous mammal. *Journal of evolutionary biology*. 22: 1599-1607.

- Réale D, Reader SM, Sol D, McDougall PT, Dingemanse N. 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews*. 82:291-318.
- Reimoser F, Putman RJ. 2011. Impact of large ungulates on agriculture, forestry and conservation habitats in Europe. *In: Putman RJ, Apollonio M & Andersen R, editors. Ungulate management in Europe: problems and practices*. Cambridge University Press, Cambridge. pp 144-191.
- Rieucou G, Vickery WL, Doucet GJ, Laquerre B. 2007. An innovative use of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) foraging behavior in impact studies. *Canadian Journal of Zoology*. 85: 839-846.
- Rieucou G, Vickery W, Doucet GJ. 2009. A patch use model to separate effects of foraging costs on giving-up densities: an experiment with white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 63: 891-897.
- Ripple WJ, Beschta RL. 2004. Wolves and the ecology of fear: Can predation risk structure ecosystems? *BioScience*. 54:755-766.
- Robertson DR. 1996. Interspecific competition controls abundance and habitat use of territorial Caribbean damselfishes. *Ecology*. 885-899.
- Robinson RA, Sutherland WJ. 2002. Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal of Applied Ecology*. 39: 157-176
- Rovero F, Hughes RN, Chelazzi G. 1999. Cardiac and behavioural responses of mussels to risk of predation by dogwhelks. *Animal Behaviour*. 58:707-714.
- Ruxton GD, Lima SL. 1997. Predator-induced breeding suppression and its consequences for predator-prey population dynamics. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 264: 409-415.
- Saïd S, Tolon V, Brandt S, Baubet E. 2012. Sex effect on habitat selection in response to hunting disturbance: the study of wild boar. *European Journal of Wildlife Research*. 58: 107-115.
- Saltz D, White GC. 1991. Urinary cortisol and urea nitrogen responses to winter stress in mule deer. *The Journal of Wildlife management*. 55: 1-16.

Sand H, Wikenros CP, Strømseth TH, Wabakken P. 2012. Comparing body condition of moose (*Alces alces*) selected by wolves (*Canis lupus*) and human hunters: consequences for the extent of compensatory mortality. *Canadian Journal of Zoology*. 90: 403-412.

Sapolsky RM. 1992. Stress, the aging brain, and the mechanisms of neuron death. MIT Press, Cambridge, MA.

Savicky P. 2009. pspearman: Spearman's rank correlation test. R package version 0.2-5.

Schielzeth H, Nakagawa S. 2011. rptR: Repeatability for Gaussian and non-Gaussian data. R package version 0.6.404/r44. <http://R-Forge.R-project.org/projects/rptr/>.

Schmidt-Entling MH, Siegenthaler E. 2009. Herbivore release through cascading risk effects. *Biology letters*. 5 : 773-776.

Schmitz OJ. 1991. Thermal constraints and optimization of winter feeding and habitat choice in white-tailed deer. *Ecography*. 14:104-111.

Schmitz OJ. 1998. Direct and indirect effects of predation and predation risk in old-field interaction webs. *The American Naturalist*. 151 : 327-342.

Schoener TW. 1971. Theory of feeding strategies. *Annual review of ecology and systematics*. 2: 369-404.

Scillitani L, Monaco A, Toso S. 2010. Do intensive drive hunts affect wild boar (*Sus scrofa*) spatial behaviour in Italy? Some evidences and management implications. *European Journal of Wildlife Research*. 56: 307-318

Searle KR, Stokes CJ, Gordon IJ. 2008. When foraging and fear meet: Using foraging hierarchies to inform assessments of landscapes of fear. *Behavioral Ecology*. 19:475-482

Sempéré AJ, Maudet R, Maudet C. 1998. Reproductive physiology of roe deer. *In: Andersen R, Duncan P, Linnell JDC, editors. The European roe deer: the biology of success*. Scandinavian University Press, Oslo, Norway. pp 189-219.

Sempéré AJ, Sokolov VE, Danilkin AA. 1996. *Capreolus capreolus*. *Mammalian Species*. 538: 1-9.

Servanty S, Gaillard J-M, Ronchi F, Focardi S, Baubet E, Gimenez O. 2011. Influence of harvesting pressure on demographic tactics: implications for wildlife management. *Journal of Applied Ecology*. 48 : 835-843.

- Shrader AM, Brown JS, Kerley GI, Kotler BP. 2008. Do free-ranging domestic goats show 'landscapes of fear'? Patch use in response to habitat features and predator cues. *Journal of Arid Environments*. 72: 1811-1819.
- Sih A, Bell A, Johnson JC. 2004. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology & Evolution*. 19:372-378.
- Sih A, Cote J, Evans M, Fogarty S, Pruitt J. 2012. Ecological implications of behavioral syndromes. *Ecology Letters*. 15: 278-289.
- Sih A, Ziemba R, Harding KC. 2000. New insights on how temporal variation in predation risk shapes prey behavior. *Trends in Ecology & Evolution*. 15:3-4.
- Sih A. 1994. Predation risk and the evolutionary ecology of reproductive behaviour. *Journal of fish biology*. 45: 111-130.
- Sih A. 1980. Optimal behavior: can foragers balance two conflicting demands? *Science*. 210: 1041-1043.
- Sih A. 2005. Predator-prey space use as an emergent outcome of a behavioral response race. In: *Barbosa P & Castellanos I, editors. Ecology of predator-prey interactions*. Oxford University Press, USA. pp. 256-278.
- Smith BR, Blumstein DT. 2008. Fitness consequences of personality: a meta-analysis. *Behavioral Ecology*. 19: 448-455.
- Sotherton NW. 1998. Land use changes and the decline of farmland wildlife: an appraisal of the set-aside approach. *Biological Conservation*. 83: 259-268.
- Stahl P, Vandel JM, Ruetten S, Coat L, Coat Y, Balestra L. 2002. Factors affecting lynx predation on sheep in the French Jura. *Journal of Applied Ecology*. 39: 204-216.
- Stamps JA, Groothuis TGG. 2010. The development of animal personality: relevance, concepts and perspectives. *Biological Reviews*. 85:301-325.
- Stamps JA. 2007. Growth-mortality tradeoffs and 'personality traits' in animals. *Ecology Letters*. 10:355-363.
- Stankowich T, Blumstein DT. 2005. Fear in animals: a meta-analysis and review of risk assessment. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 272:2627-2634.
- Stankowich T. 2008. Ungulate flight responses to human disturbance: A review and meta-analysis. *Biological conservation*. 141:2159-2173.

Stewart AJA. 2001. The impact of deer on lowland woodland invertebrates: a review of the evidence and priorities for future research. *Forestry*. 74: 259-270.

Stoner CJ, Caro TM, Graham CM. 2003. Ecological and behavioral correlates of coloration in artiodactyls: Systematic attempts to verify conventional hypotheses. *Behavioral Ecology*. 14: 823-840.

Tarlow EM, Blumstein DT. 2007. Evaluating methods to quantify anthropogenic stressors on wild animals. *Applied Animal Behaviour Science*. 102:429-451.

Theuerkauf J, Rouys S. 2008. Habitat selection by ungulates in relation to predation risk by wolves and humans in the Bialowieza forest, Poland. *Forest Ecology and Management*. 256: 1325-1332.

Thomas DL, Taylor EJ. 1990. Study designs and tests for comparing resource use and availability. *The Journal of Wildlife Management*. 54: 332-330.

Thorpe WH. 1945. The evolutionary significance of habitat selection. *The Journal of Animal Ecology*. 14: 67-70.

Toïgo C, Servanty S, Gaillard JM, Brandt S, Baudet E. 2008. Disentangling natural from hunting mortality in an intensively hunted wild boar population. *The Journal of Wildlife Management*. 72: 1532-1539.

Tollrian R, Harvell CD. 1999. The evolution of inducible defenses: current ideas. *In: Tollrian R, Harvell CD, editors. The Ecology and Evolution of Inducible Defenses*. Princeton University Press, Princeton. pp 306-321.

Tolon VTV, Dray SDS, Loison ALA, Zeileis AZA, Fischer CFC, Baubet EBE. 2009. Responding to spatial and temporal variations in predation risk: space use of a game species in a changing landscape of fear. *Canadian Journal of Zoology*. 87: 1129-1137.

Tomkiewicz SM, Fuller MR., Kie JG, Bates KK. 2010. Global positioning system and associated technologies in animal behaviour and ecological research. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 365 : 2163-2176.

Tufto J, Andersen R, Linnell JDC. 1996. Habitat use and ecological correlates of home range size in a small cervid: the roe deer. *Journal of Animal Ecology*. 65: 715-724.

Turner DC. 1979. An analysis of time-budgeting by roe deer (*Capreolus capreolus*) in an agricultural area. *Behaviour*. 71:246-289.

- Tutt JW. 1896. British moths. George Routledge, London, UK.
- Urbano F, Cagnacci F, Calenge C, Dettki H, Cameron A, Neteler M. 2010. Wildlife tracking data management: a new vision. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 365 : 2177-2185.
- Valeix M, Loveridge AJ, Chamaillé-Jammes S, Davidson Z, Murindagomo F, Fritz H, Macdonald DW. 2009. Behavioral adjustments of African herbivores to predation risk by lions: Spatiotemporal variations influence habitat use. *Ecology*. 90:23-30.
- Van der Merwe M, Brown JS. 2008. Mapping the landscape of fear of the cape ground squirrel (*Xerus inauris*). *Journal of Mammalogy*. 89: 1162-1169.
- van Lier E, Pérez-Clariget R, Forsberg M. 2003. Sex differences in cortisol secretion after administration of an ACTH analogue in sheep during the breeding and non-breeding season. *Animal Reproduction Science*. 79: 81-92.
- Van Oers K, Drent PJ, de Goede P, van Noordwijk AJ. 2004. Realized heritability and repeatability of risk-taking behaviour in relation to avian personalities. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 271: 65-73.
- Van Oers K, Klunder M, Drent PJ. 2005. Context dependence of personalities: risk-taking behavior in a social and a nonsocial situation. *Behavioral Ecology*. 16: 716-723.
- Vanpé C, Gaillard JM, Morellet N, Kjellander P, Liberg O, Delorme D, Hewison AM. 2009. Age-specific variation in male breeding success of a territorial ungulate species, the European roe deer. *Journal of Mammalogy*. 90: 661-665.
- Venables WN, Ripley BD. 2002. *Modern Applied Statistics with S*. Fourth Edition. Springer, New York.
- Vercauteren KC, Hygnstrom SE. 1998. Effects of agricultural activities and hunting on home ranges of female white-tailed deer. *Journal of Wildlife Management*. 62: 280-285
- Verdolin JL. 2006. Meta-analysis of foraging and predation risk trade-offs in terrestrial systems. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 60:457-464.
- Vermeij GJ. 1982. Unsuccessful predation and evolution. *American Naturalist*. 120: 701-720.
- Vistnes I, Nellemann C, Jordhøy P, Strand O. 2004. Effects of infrastructure on migration and range use of wild reindeer. *Journal of wildlife management*. 68 : 101-108.

Walhström LK, Kjellander P. 1995. Ideal free distribution and natal dispersal in female roe deer. *Oecologia*. 103: 302-308.

Walther FR. 1969. Flight behaviour and avoidance of predators in Thomson's gazelle (*Gazella thomsoni* : Guenther 1884). *Behaviour*. 34: 184-221.

Watson M, Aebischer NJ, Potts GR, Ewald JA. 2007. The relative effects of raptor predation and shooting on overwinter mortality of grey partridges in the United Kingdom. *Journal of Applied Ecology*. 44 : 972-982.

Watts HE, Blankenship LM, Dawes SE, Holekamp KE. 2010. Responses of spotted hyenas to lions reflect individual differences in behavior. *Ethology*. 116:1199-1209.

Webb SL, Dzialak MR, Harju SM, Hayden-Wing LD, Winstead JB. 2011. Effects of human activity on space use and movement patterns of female elk. *Wildlife Society Bulletin*. 35: 261-269.

Weimerskirch H, Cherel Y, Cuenot-Chaillet F, Ridoux V. 1997. Alternative foraging strategies and resource allocation by male and female wandering albatrosses. *Ecology*. 78 : 2051-2063.

Werner EE, Peacor SD. 2003. A review of trait-mediated indirect interactions in ecological communities. *Ecology*. 84: 1083-1100.

Wilcove DS, Rothstein D, Dubow J, Phillips A, Losos E. 1998. Quantifying threats to imperiled species in the United States. *BioScience*, 48: 607-615.

Venter O, Brodeur NN, Nemiroff L, Belland B, Dolinsek IJ, Grant JW. 2006. Threats to endangered species in Canada. *Bioscience*. 56: 903-910.

Willems EP, Hill RA. 2009. Predator-specific landscapes of fear and resource distribution: effects on spatial range use. *Ecology*. 90:546-555.

Wilson DS, Clark AB, Coleman K, Dearstyne T. 1994. Shyness and boldness in humans and other animals. *Trends in Ecology & Evolution*. 9:442-446.

Wolf M, van Doorn GS, Leimar O, Weissing FJ. 2007. Life-history trade-offs favour the evolution of animal personalities. *Nature*. 447:581-584.

Woodland DJ, Jaafar Z, Knight ML. 1980. The "pursuit deterrent" function of alarm signals. *The American Naturalist*. 115: 748-753.

Wood SN. 2011. Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models. *Journal of the Royal Statistical Society B*. 73: 3-36.

Ydenberg RC, Krebs JR. 1987. The tradeoff between territorial defense and foraging in the great tit (*Parus major*). *American Zoologist*. 27: 337-346.

Ydenberg RC, Dill LM. 1986. The economics of fleeing from predators. *Advances in the study of behavior*. 16: 229-249.

Ylönen H, Eccard JA, Jokinen I, Sundell J. 2006. Is the antipredatory response in behaviour reflected in stress measured in faecal corticosteroids in a small rodent ? *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 60: 350-358.



## *Annexes*



*Lever de soleil sur le site d'Aurignac. ©N. Bonnot*



**THE LANDSCAPE OF FEAR: MOVEMENT AND ACTIVITY OF ROE DEER ARE  
CONSTRAINED BY EXPOSURE TO HUMAN DISTURBANCE<sup>4</sup>**

ELISA GOTTARDI<sup>1</sup>, NICOLAS MORELLET<sup>1</sup>, HÉLÈNE VERHEYDEN<sup>1</sup>, BRUNO CARGNELUTTI<sup>1</sup>, BRUNO  
LOURTET<sup>1</sup>, NADÈGE BONNOT<sup>1</sup> & A.J. MARK HEWISON<sup>1</sup>

<sup>1</sup>INRA, UR35, CEFS, 31326 Castanet-Tolosan Cedex, France.

---

<sup>4</sup> Article soumis et refusé en l'état dans *Canadian Journal of Zoology*

## **ABSTRACT**

Natural landscapes across much of Europe have been modified extensively by man, with potentially marked impacts on wildlife behaviour. In this study, we analyze the effect of landscape structure on animal behaviour by studying activity levels and movement rates of a hunted roe deer population along a landscape gradient, from predominantly forest habitat to open agricultural plain. We found that, during day time, deer activity and movement rates generally decreased along the gradient of increasing landscape openness, but that landscape structure had little direct effect on activity or movement during the night. We also found that deer of both sexes were more active and moved more frequently during the night than during the day, and that this day-night difference was more pronounced in the open sectors of the landscape compared to the forest sector. Taken together, these results suggest that human disturbance strongly constrains the patterns of activity and movement of deer during daylight hours, and that the influence of this disturbance is more keenly felt in more open and exposed environments. Finally, deer were generally more active and moved more frequently during winter and early spring compared to the rest of the year, probably because of the need to range more widely during foraging trips to compensate for poorer food availability and quality during this period. Males also moved more frequently during the rut, presumably linked to their reproductive activity. These results illustrate how spatial heterogeneity in the distribution of both resources and sources of disturbance interacts with reproductive constraints to determine how deer behaviour varies across fragmented landscapes.

## **KEYWORDS:**

Fragmentation • Environment • Habitat • Plasticity • Disturbance • Feeding

## INTRODUCTION

Landscape fragmentation, resulting in increased local habitat heterogeneity, is an ongoing and widespread process across much of Europe, with notable effects on the behaviour of animals in terms of activity rhythm, movements, feeding behaviour and habitat use (Kremsater and Bunnell 1992; Kie *et al.* 2005; Brinkman *et al.* 2005; Banks *et al.* 2007; Rhoads *et al.* 2010; Abbas *et al.* 2011; Morellet *et al.* 2011). Landscape fragmentation involves both absolute loss of primary habitat and the reduction in size and increasing isolation of remnant habitat patches (Saunders *et al.* 1991; Andr  n 1994). This process may provoke an increase in disturbance due to associated human activity (Cole *et al.* 1997; Markovchick-Nicholls *et al.* 2008) and can potentially endanger species, populations, communities and hence entire ecosystems, resulting in biodiversity reduction (World Resource Institute 1990; Hansen *et al.* 2005).

The process of landscape fragmentation has often resulted from the conversion of natural woodland areas to agricultural crops and open meadows devoted to livestock grazing during agricultural intensification. However, habitat generalists may be able to colonize and live in secondary matrix habitat because of their behavioural plasticity (*sensu* Komers 1997) and ecological flexibility (Hansen *et al.* 2005; Devictor *et al.* 2008). A key aspect of this plasticity is the ability to adapt activity patterns in response both to the modification of landscape structure, notably the distribution and size of secure feeding patches (Johnson *et al.* 2001; Godvik *et al.* 2009; Owen-Smith *et al.* 2010), and to the increase in human disturbance (Rhoads *et al.* 2010). For example, a strictly nocturnal species can become cathemeral (irregularly active at any time of night or day, according to prevailing circumstances) as a consequence of the increasing use of matrix when the size of native habitat fragments decreases (e.g. Norris *et al.* 2010). Very few studies have dealt with the effect of landscape structure on activity patterns in wildlife (but see Godvik *et al.* 2009; Rhoads *et al.* 2010), likely because of the difficulties of monitoring a large number of individuals across a wide range of landscape structures. Today, the use of GPS monitoring coupled with activity sensors has enabled us to overcome this difficulty (L  ttker *et al.* 2009; Tomkiewicz *et al.* 2010). In this paper we study how the activity pattern of a generalist ungulate, the roe deer *Capreolus capreolus*, varies in relation to landscape structure in a fragmented European landscape.

Roe deer were previously thought of as a species of closed, predominantly wooded, habitats, foraging preferentially along habitat edges with open areas (Tufto *et al.* 1996). However, they have relatively recently colonized a wide variety of habitats, including open agricultural landscapes (Hewison *et al.* 2001), thanks to their marked behavioural plasticity, although they do generally avoid areas associated with human activity and, hence, disturbance (Hewison *et al.* 2001; Coulon *et al.* 2008). Roe deer populations show substantial variation in social and spatial structure in response to landscape structure (Hewison *et al.* 1998; Lamberti *et al.* 2006, Morellet *et al.* 2011). Open field roe deer use larger home ranges (Hewison *et al.* 1998; Cargnelutti *et al.* 2002) and may form larger social groups, especially during winter (Hewison *et al.* 1998, 2001). Feeding behaviour may also be affected by the greater availability of forage in cultivated areas and disturbance caused by farmers working in their fields (Turner 1979). Such differences in behavioural patterns between forest and field deer are presumably the result of a phenotypic response to contrasting environmental conditions (i.e. behavioural plasticity, Komers 1997), rather than genetic (Andersen *et al.* 1998), although Kaluzinski (1974) considered field and forest deer to be separate ecotypes. Hence, although some behavioural differences between roe deer populations inhabiting open field and forest have been previously documented (Kaluzinski 1974; Bresiński 1982; Jeppesen 1990), the extent of behavioural plasticity in relation to landscape structure within a single population has only just begun to be investigated (see Benhaïem *et al.* 2008, Abbas *et al.* 2011, Morellet *et al.* 2011).

The temporal organization of activity patterns is peculiar to each species, being modulated by both internal (physiological state) and external (environmental conditions) factors (Ratikainen *et al.* 2007). The activity time-budget of ungulates changes over the year (Godvik *et al.* 2009; Pepin *et al.* 2009; Owen-Smith *et al.* 2010; Rhoads *et al.* 2010), for example, in relation to seasonal variation in daylight conditions (Beier and McCullough 1990), temperature (Beier and McCullough 1990; Schmitz 1991; Demarchi and Bunnell, 1995), and as a consequence of the annual changes in the reproductive status of individuals (Moncorps *et al.* 1997; Pepin *et al.* 2009; Rhoads *et al.* 2010). In ungulates inhabiting temperate and boreal areas, annual variation in activity pattern is associated with seasonal changes in the availability of food resources (roe deer, Turner 1979; red deer, *Cervus elaphus*, Godvik *et al.* 2009; white-tailed deer, *Odocoileus virginianus*, Beier and McCullough

1990; caribou, *Rangifer tarandus*, Roby and Thing 1985; reindeer, *Rangifer tarandus tarandus*, Skarin *et al.* 2010; moose, *Alces alces*, Cederlund 1989; isard, *Rupicapra pyrenaica*, Bruno and Lovari 1989). For example, the roe deer adapts to seasonal variations in forage availability through changes in metabolic rate, which declines in winter (Weiner 1977). This decline is associated with a concomitant decline in activity level (Cederlund 1981) and food intake (Drozdz and Osiecki 1973; Drozdz 1979) such that the proportion of time a deer is active shows a marked annual cycle, from 40% in winter to 50% in summer. These annual rhythms result from changes in the frequency and length of activity bouts for these ruminants, with the shortest bout lengths recorded during summer and the longest during winter (Jeppesen 1989).

Seasonal activity patterns can be modified in the presence of predators and human disturbance (Singer *et al.* 1991; Skarin *et al.* 2010). Indeed, diurnal human disturbance can lead to greater nocturnal activity in ungulates (Georgii 1981; Langbein *et al.* 1997; Kamler *et al.* 2007), while the use of disturbed sites increases at night (Hayes and Krausman 1993; Ratikainen *et al.* 2007), probably because animals feel more secure during darkness. For example, a study in South Dakota showed that hunted deer changed from being mostly diurnal to crepuscular as a consequence of the loss of escape cover due to removal of large forest tracts (Naugle *et al.* 1997). Agro-ecosystems in particular generally provide an environment that is subject to high levels of human disturbance. In such contexts, deer may be obliged to modify their habitat use, activity patterns and movements in order to adjust to habitat heterogeneity (Kie *et al.* 2005; Rhoads *et al.* 2010). For example, in many rural populations, deer spend the day in woodlots, but use cultivated fields for feeding during the night (Nixon *et al.* 1991). In addition, their centers of activity may change as crops mature (Vercauteren and Hygnstrom 1998). As a result of these regular forays between woodlots and fields, the movement speed and activity level of deer living in agro-ecosystems is generally thought to be higher than that of forest populations (Rouleau *et al.* 2002), with potential consequences for the energy budgets of individual animals.

Here, we explore how roe deer activity and movement behaviour varies within a single population in relation to variation in local landscape structure. We expected 1. that activity level and movement rate should increase with increasing landscape openness due to the

necessity of moving between the woodlots, which provide shelter, and the more open areas, which are exploited for foraging, in fragmented landscapes; 2. that activity level and movement rate should be higher during night time than during the day throughout the year, as animals tend to forage under the cover of night in human-dominated landscapes, and that this day-night difference should be most marked in the more open areas of the landscape and during the hunting season; and 3. that reproductive considerations should constrain these patterns, such that males are more active and move more frequently during the rut, while females should be more active during fawning.

## MATERIALS AND METHODS

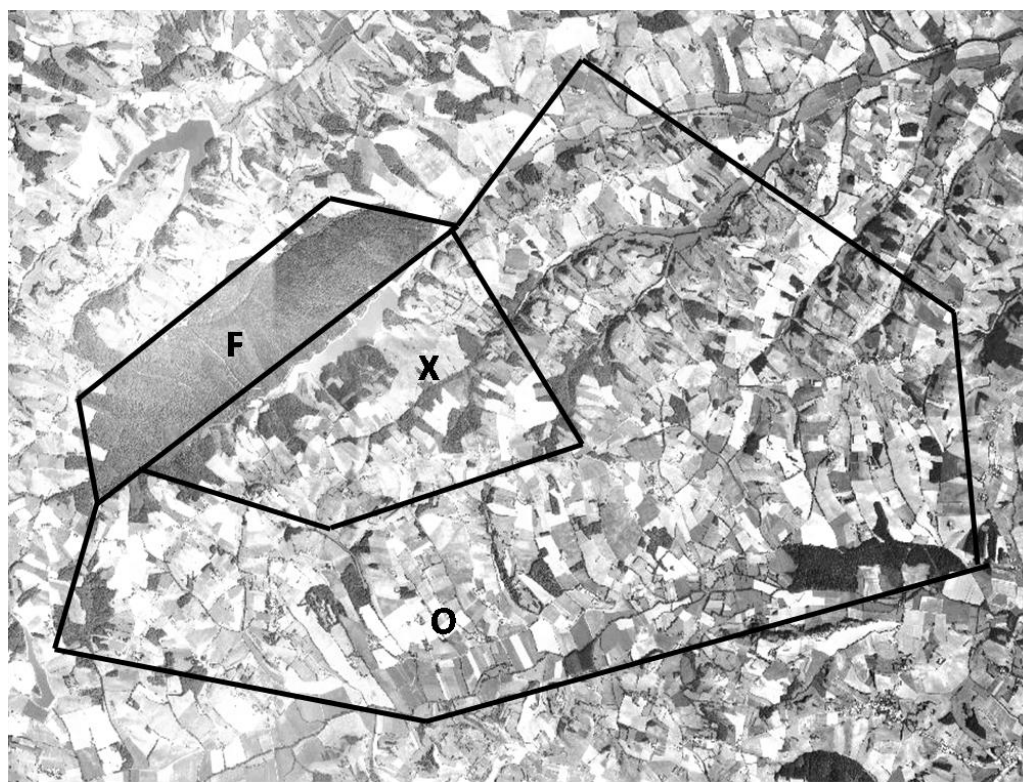
### 1. Study site

The study was carried out in a fragmented agricultural landscape (Fig. 1) of 7500 ha (ca.) situated in the south-west of France, in the Comminges region of the Midi-Pyrénées, in the Aurignac canton (43°13'N, 0°52'E). It is a hilly zone, rising to a maximum of 380 m a.s.l., with an oceanic climate (average annual temperature 11-12°C and 800 mm precipitation, mainly rain).

The study area is characterized by a mixed landscape of cultivated fields (about 33% of the total area), hedges (7% of the total area), meadows (34% of the total area) and small woodland patches (14% of the area with an average size of 3 ha), and a central forest of 672 ha (7% of the area) (Hewison *et al.* 2009). The natural vegetation of the area is classified as a southwest European lowland-colline downy oak forest (Bohn *et al.* 2004). The open fields are cultivated mostly with wheat and barley (51%), some sunflower (15%), maize (10%), soya (5%), sorghum (8%) and rape (4%) (Hewison *et al.* 2009). Hedges contain numerous ligneous shrubs and trees (*Prunus spinosa*, *Cornus sp.*, *Lonicera sp.*, *Quercus sp.*, *Rubus sp.*, *Rosa sp.*, *Crataegus sp.*, *Hedera helix*, *Ligustrum vulgare*), grasses, sedge and forbs (*Gallium sp.*). The meadows have a variable species composition, with most fields dominated by *Dactylis glomerata* and *Festuca arundinacea* or by *Festuca rubra* and *Agrostis capillaris*, and less frequently by ray grass *Lolium perenne*, *Holcus lanatus*, lucerne *Medicago sp.* and clover *Trifolium sp.* With the exception of ray grass, the meadows also contain forbs such as the leguminous *Potentilla sp.*, *Geranium sp.*, *Sanguisorba sp.*, and *Taraxacum sp.*. The woodland

patches are dominated by oak *Quercus spp.*, often associated with hornbeam *Carpinus betulus*, while the central forest is a mixed species forest of oak, Douglas-fir *Pseudotsuga menziesii*, hornbeam *Carpinus betulus* and pine *Pinus spp.*. The understorey is dominated by brambles *Rubus spp.*, butcher's broom *Ruscus aculeatus*, ivy *Hedera helix* and common honeysuckle *Lonicera peryclimenum* (Hewison *et al.* 2009).

Small villages and farms are distributed all along the extensive road network that covers the zone. Human-mediated activity is widely distributed across the study site as a result of agricultural and silvicultural practices. The primary land use of the study site is pastoral for sheep and cattle grazing, with an intensification of agricultural activities during recent decades (Hewison *et al.* 2007).



**Figure 1:** Map (year 2007) of the study site (Aurignac, France, 43°13'N, 0°52'E) with the three sectors defined on the basis of landscape openness. F = forest sector, X = intermediate sector and O = open field sector.

Within this single study site, we identified three landscape units (Fig. 1) of contrasting habitat structure in terms of woodland extent and the relative proportions of meadows and cultivated fields (see Morellet *et al.* 2011). The open field sector is composed of 11.9% woodland, 6.6% hedgerows, 32.4% meadows and 41.1% cultivated fields. The intermediate sector is composed of 27.7% woodland, 3.6% hedgerows, 41.0% meadows and 22.3% cultivated fields. The forest sector is composed of 57.8% woodland, 1.4% hedgerows, 22.1% meadows and 11.3% cultivated fields (Fig. 1).

Deer density for the period analysed here (2005-2008) was estimated using radio-tracking and direct observation (Hewison *et al.* 2007) to average 9.0 deer/100 ha (+/- 2.31, min = 6.2, max = 11.0) in the open field sector, 10.1 deer/100 ha (+/- 2.10, min = 7.9, max = 11.2) in the intermediate sector, and 32.2 deer/100 ha (+/- 4.10, min = 30.1, max = 34.3) in the forest sector (unpubl. data). An annual index of deer abundance indicated a relatively stable population from 1992 to 2008 (unpubl. data). The roe deer population was hunted on a regular basis during autumn and winter (from September to January) by drive hunts with dogs and bucks were also stalked during summer (from June to August) (Hewison *et al.* 2009).

## **2. Study population and data description**

Our study was based on the GPS fix and activity sensor data collected during 4 years (2005-2008) of continuous monitoring of the studied population. Animals were caught every year during winter (December-February) using large-scale drives of between 30 and 100 beaters and up to 4 km of long-nets, with each capture area placed in order to adequately sample across the gradient of landscape openness in the study site (Hewison *et al.* 2009). Tooth wear was used to assess age (Hewison *et al.* 1999) in three classes: juveniles (less than one year-old), yearlings (between one and two years-old) and adults (two years-old or more). However, in this analysis we considered only yearlings and adult animals. The data set analysed was therefore composed of 67 animals (24 males and 43 females). Animals were monitored over a continuous time period of minimum 5 months and maximum 13 months. Within this sample, 39 animals (11 males and 28 females) inhabited the open sector, 11 animals (4 males and 7 females) inhabited the intermediate sector and 17 animals (9 males and 8 females) inhabited the forest sector (Fig.1).

The deer were equipped with GPS Lotek 3300 for medium-size mammals (Lotek Engineering, Inc., Newmarket, ON, Canada) that were fitted following the procedure recommended in the Lotek manual (Lotek Wireless INC. 2002). The collars provided information on activity-inactivity (through the two head-neck position sensors) and movement (through GPS location data). The activity sensors generated three variables: a count of vertical collar movements (Y), a count of horizontal movements (X) and the proportion of time the Y captor was in an extreme (head down) position (HD). Activity sensor data were available for only 63 (22 males and 41 females) of the 67 animals individuals, as some collars were not equipped with these sensors. The activity-inactivity data were recorded every 5 minutes (the sum of movements in each plane over a 5 minute period).

GPS locations were classified into four categories corresponding to the expected values of median location error (2Dfix-F0=37.6m, 2Dfix-Fn=20.8m, 3Dfix-F0=23.2m and 3Dfix-Fn=7.9m) following extensive field tests (see Cargnelutti *et al.* 2007). GPS locations were programmed to be taken at regular time intervals of 6 hours (06:00, 12:00, 18:00 and 24:00) throughout the year. In addition, we programmed some periods of intensive monitoring of 24 hours (from 12:00 of one day to 12:00 of the following day), taking a fix every 10 minutes, to focus on behaviour during certain key periods of the year, in particular, during territoriality, mating, gestation and lactation (the days were assigned at random within these periods). In the current analysis, we only used data from these intensive 24 hour monitoring periods, which occurred on a total of 58 different days over the period of study (1 in December 2004, 13 in each of 2005 and 2006, 14 in the 2007 and 17 in the 2008). We divided the year in relation to the different seasons, taking into account the roe deer's biological cycle, as well as hunting activity, as follows: December-January (W="Winter"), February-March-April (S="Late Winter-Early Spring"), May-June (F="Fawning"), July-August (R="Rut"), September-October-November (A="Autumn"). The "Winter" period included the data from January (the beginning of the year N) and the data from December of the previous year (N-1). Animals were drive hunted from September to January (i.e. the "Autumn" and "Winter" periods). The "Fawning" period and the "Rut" period corresponded to the reproductive season (respectively, fawn births and mating). The territoriality phase starts during the "Late Winter-Early Spring" period, generally sometime in March (Hewison *et al.* 1998).

### 3. Statistical analysis

We estimated levels of activity for each 5 minute interval and movement for each 10 minute interval for each individual and for each 24 hour period of intensive monitoring. To determine activity, we used a discriminant model generated from the calibration of the activity sensors by direct observation of captive animals carrying these same collars (Gottardi *et al.* 2011). We used the three variables provided by the activity sensors of the collars (Y, X, HD) to determine activity within each 5 minute interval based on this model. This model correctly discriminated 84% of the “active” time intervals (defined as the animal spending at least 30% of the time active), and 97% of inactive ones (Gottardi *et al.* 2011).

To determine whether an individual moved or not over a given 10 minute inter-fix interval, we calculated the distance between successive GPS fixes of that individual and compared this to instrument error (see Cargnelutti *et al.* 2007). That is, we determined that movement had occurred during a given 10 minute interval if the distance between successive fixes was greater than the sum of the errors associated with each of the two fixes considered (Gottardi *et al.* 2011).

Subsequently, we calculated the proportion of intervals during which an individual was active (5 minute intervals) and moved (10 minute intervals) during daylight and during night. Daylight and night hours were determined according to the time of sunset and sunrise recorded on our study site coordinates (sunset and sunrise timetables obtained from the Bureau des Longitudes, CNRS). For a given 24 hour period, daylight was defined as from 12:00 a.m. (the start of each intensive monitoring period) to sunset plus from sunrise to 12:00 a.m. of the following day, while night was defined as from sunset to sunrise.

Each animal was assigned to a landscape sector (Fig.1) based on the position of its home range. Note that adult roe deer are generally highly sedentary (Hewison *et al.* 1998) and indeed animals in this study always remained within a given sector during the year’s monitoring. We did not analyse juveniles, as they are likely to disperse, indeed juveniles of both sexes show a high rate of natal dispersal (Linnell *et al.* 1998). Home ranges were generated and mapped using the Kernel method (Worton 1989) at the 95% isocline with ArcView® 3.2 GIS (ESRI, Redlands, California, USA). We used the fixed kernel method recommended by Seaman and Powell (1996), which seems to be the most conservative

(Bowman *et al.* 1997). While this method may overestimate home range size to a certain degree, the alternative, the least squares cross validation method, may introduce a marked variability to the estimates, especially at low sample size (Börger *et al.* 2006). We also removed data during the first 8 days of monitoring to avoid potential bias due to the short-term effects of capture on behaviour (Morellet *et al.* 2009).

To analyse variation in activity and movement along our landscape gradient, we performed linear mixed models (lme in the RGui v2.4.0 (<http://cran.r-project.org>) software, R Development Core Team (2007)), considering the proportion of intervals including i. activity, or ii. movement as the dependent variable, with the seasonal period (5 modalities), moment (day/night) and landscape sector (3 modalities) as fixed factors. We also included animal identity as a random factor to account for non-independence of data (pseudo-replication) at the individual level. In these models, as the dependent variable was expressed as a proportion, we first performed arcsine square root transformation to achieve normality. Prior to analysis, we checked for normality (Shapiro-Wilk test) and the graphical structure of the residuals. We carried out the above analysis for the two sexes separately, because roe deer behaviour changes across the year in a sex-specific way in relation to reproduction and physiological constraints (Andersen *et al.* 1998).

## RESULTS

### 1. Activity rates

#### 1.1. Males

In the model analyzing the activity level of male roe deer, the effects of the three-way interaction period\*sector\*moment (LR=11.76, df=32, P=0.16) was not significant. In contrast, all three of the two-way interaction terms had a significant impact on male activity level, suggesting that the activity level of male roe deer varied in relation to landscape structure, but in a different manner depending on the period of the year and the moment in the day. Firstly, there was a general pattern of a gradient of decreasing activity level among males with increasing landscape openness, but this was only clearly apparent during the day (sector\*moment: LR=9.06, df=24, P=0.01) and was more marked during winter and, to a lesser extent, during fawning and autumn (period\*sector: LR=23.23, df=24, P=0.003). Winter

activity level of males ranged from the highest value in the forest sector (deer active 38% during daytime and 44% during night) to the lowest in the open field sector (deer active 25% during daytime and 38% during night) (Fig. 2a). Overall, daily activity rates of males were somewhat lower during the fawning, rutting and autumn seasons compared to winter and late winter-early spring (Fig. 2a), although this difference was somewhat more marked during daytime compared to nighttime (period\*moment: LR=12.26, df=24, P=0.01). Finally, throughout the year and across the whole landscape gradient, males were more active at night than during the day, but this difference was less pronounced in the forest sector than in the more open sectors of the landscape (Fig. 2a).

## **1.2. Females**

In the model analyzing the activity level of female roe deer, the effect of the three-way interaction period\*sector\*moment (LR=9.46, df=32, P=0.30) was not significant. In contrast, the activity level of females was significantly influenced by the two way interactions period\*moment (LR=17.23, df=16, P=0.002) and sector\*moment (LR=9.70, df=16, P=0.008), while there was a marginally non-significant trend for an influence of the two-way interaction period\*sector (LR=14.48, df=24, P=0.07). Thus, activity level of female roe deer was significantly related to landscape structure, with the highest overall activity in the forest sector and the lowest in the open sector, but this effect was only evident during the day (Fig. 2b). Indeed, throughout the year, the activity level of females was higher during the night than during the day, although the degree of this difference was least marked in the forest sector and most marked in the open sector (Fig. 2b). Overall, activity level was lower during the fawning and rutting seasons and higher during winter and early spring, but this was particularly the case during the night.

Fig. 2. a.

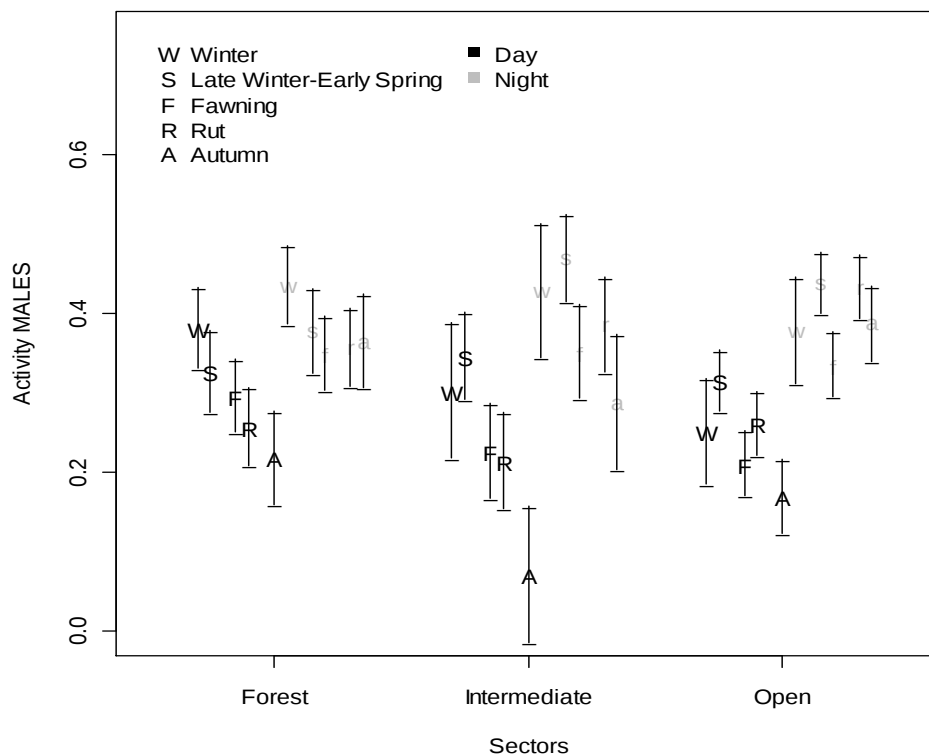
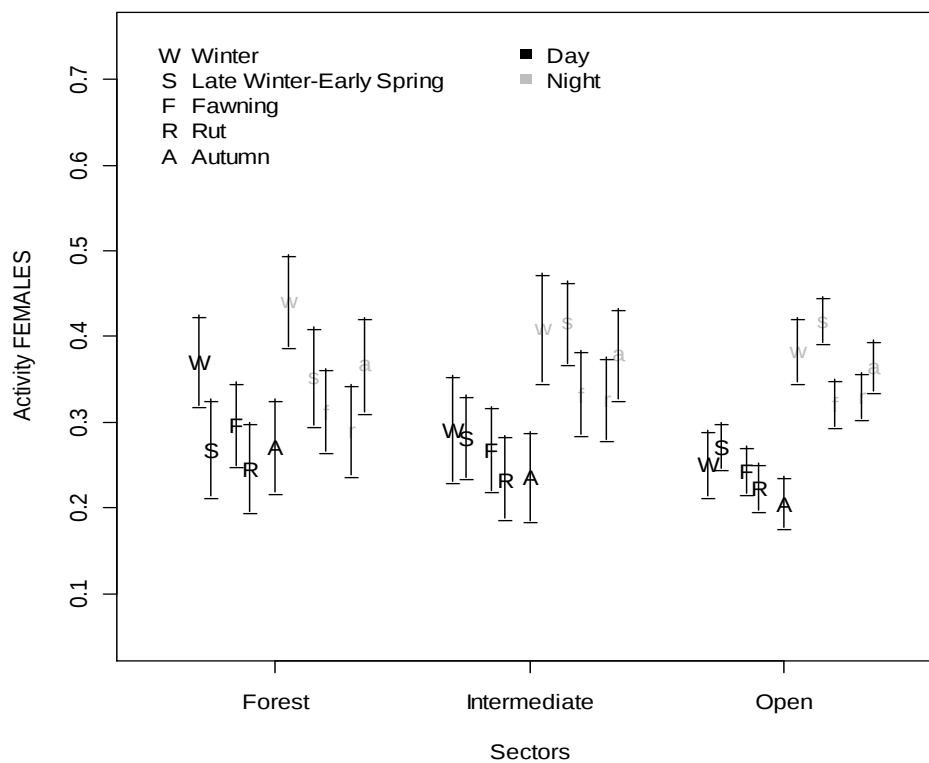


Fig. 2. b.



**Figures 2:** Activity level during the day (in bold) and at night (in grey) of **a)** male and **b)** female roe deer in the 3 landscape sectors across the year: W="Winter" (December-January), S="Late Winter-Early Spring" (February-March-April), F="Fawning" (May-June), R="Rut" (July-August), A="Autumn" (September-October-November).

## **2. Movement rates**

### **2.1. Males**

In the model analyzing the movement rate of male roe deer, the effect of the three-way interaction period\*sector\*moment (LR=15.42, df=32, P=0.051) was marginally not significant. In contrast, all three of the two-way interaction terms had a significant impact on male movement rate. Thus, movement rate of male roe deer varied in relation to landscape structure. Daily movement rate was generally higher in the forest sector than in the intermediate and open field sectors (forest sector: mean of 37% of the day time moving; intermediate and open field sector: mean of 31%), while at night males moved more frequently in the intermediate sector (mean of 52%), compared to the forest (mean of 41%) and open field sectors (mean 44%). Further, males moved more frequently at night than during the day, but this difference was markedly more pronounced in the intermediate and open field sectors than in the forest sector (sector\*moment: LR=31.09, df=24, P<0.0001, Fig. 3a). The difference in movement rate among periods was most pronounced in the intermediate sector (period\*sector: LR=20.91, df=24, P=0.007, Fig. 3a). Overall, the rate of movements was lowest in autumn, while it was highest during the rutting season and, to a lesser extent, late winter-early spring, although this pattern differed somewhat between day and night (period\*moment: LR=17.47, df=24, P=0.002, Fig. 3a).

### **2.2. Females**

In the model analyzing the movement rate of female roe deer, the effects of the three-way interaction period\*sector\*moment (LR=12.34, df=32, P=0.14) and the two-way interaction sector\*moment (LR=0.68, df=24, P=0.71) were not significant. In contrast, the movement rate of females was significantly influenced by the two way interaction period\*moment (LR=18.64, df=18, P<0.001) and marginally non-significantly by the two way interaction period\*sector (LR=15.48, df=14, P=0.051). That is, movement rate was lower during the fawning and rutting seasons and higher during the winter and late winter-early spring periods, and these differences were somewhat more marked in the most open sector (Fig. 3b). In addition, movement rate of females was higher during the night (mean of 39%) than during the day (mean of 34%), but this difference was particularly marked during autumn (Fig. 3b).

Fig. 3. a.

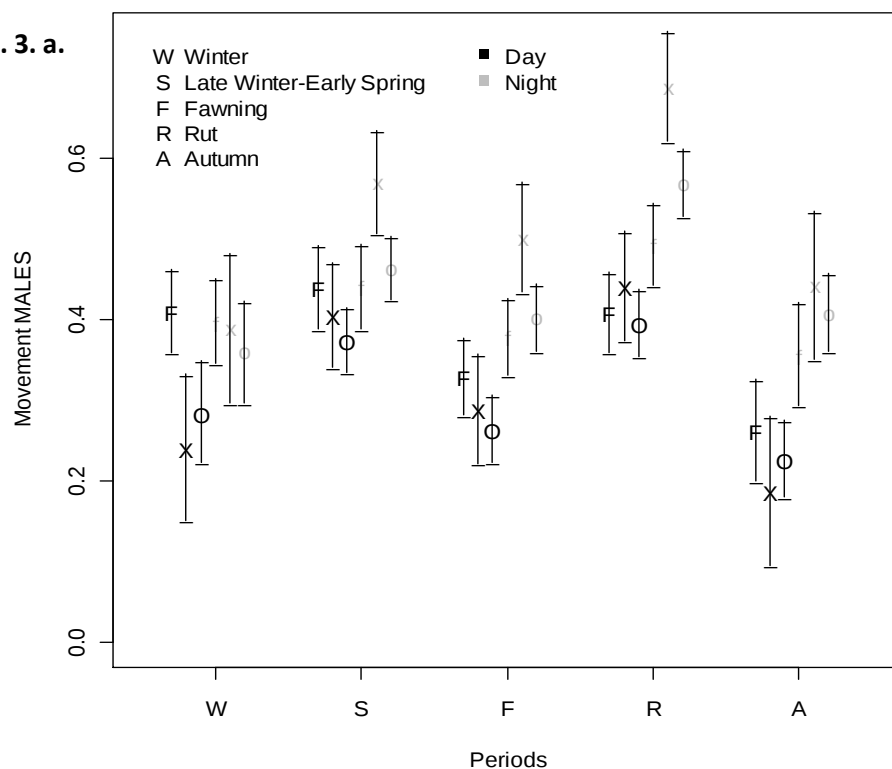
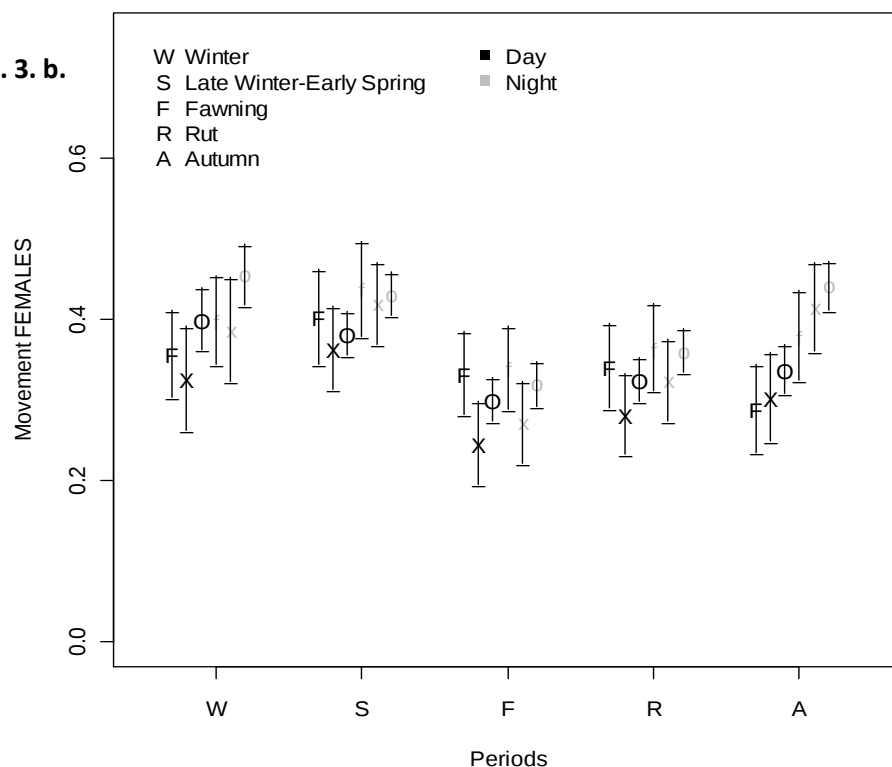


Fig. 3. b.



**Figures 3:** Movement rate (proportion of 10 minute intervals during which the deer moved) during the day (in bold) and at night (in grey) of a) male and b) female roe deer in the 3 landscape sectors (forest=F, intermediate=X and open=O) across the year: W="Winter" (December-January), S="Late Winter-Early Spring" (February-March-April), F="Fawning" (May-June), R="Rut" (July-August), A="Autumn" (September-October-November).

## DISCUSSION

Our analysis of roe deer behavioural patterns in a fragmented landscape revealed that deer activity and movement rates were determined by a combination of landscape structure, seasonal effects and diurnal cycles.

First, we found that, activity levels and movement rates generally decreased along the gradient of increasing landscape openness, but only during daylight. That is, the highest daytime activity levels (both sexes) and movement rates (males only) were observed in the strict forest environment and the lowest in the most open sectors of the landscape (Figs. 2 and 3). Thus, this result did not support our expectation, which predicted an opposite pattern of higher activity and movement in the most open sectors because of the higher distance between landscape elements providing high quality food (open fields) and those providing shelter (woodlots) in highly fragmented areas (Nixon *et al.* 1991; Rouleau *et al.* 2002; Godvik *et al.* 2009). Food quality and quantity is generally richer in more open areas with respect to pure forest, particularly in agro-ecosystems (Turner 1979; Andersen *et al.* 1998; Hewison *et al.* 2009). Indeed, in our study site, we have previously shown that levels of both nitrogen and phosphorous were higher in deer faecal samples collected in the more open sectors of the landscape compared to the forest environment, suggesting marked spatial variation in the availability of high quality feeding habitat due to the presence of cultivated crops in the agricultural plain (Hewison *et al.* 2009). In addition, we have shown that deer living in the forest have a lower quality diet, with less cell content and higher lignin and hemicellulose content than those living in the open sector of our study site (Abbas *et al.* 2011). Thus, deer in a strict forest habitat may be obliged to increase their foraging time (activity and movements) to compensate for the lower availability and quality of food (Moncorps *et al.* 1997; Iason *et al.* 2000; Skarin *et al.* 2010). However, as this effect was essentially only apparent during daylight hours, this suggests that other factors are also important, in particular, disturbance due to human activity which is likely more acutely perceived by animals in open landscapes (see below).

Second, in support of our expectation, we found strong evidence that deer of both sexes were more active and moved more frequently during the night than during the day throughout the year (Figs 2 and 3). In general, the activity pattern of cervids shows a peak at

dawn and dusk (Georgii 1981; Cederlund 1989; Pepin *et al.* 2006; Owen-Smith *et al.* 2010), but in human-dominated landscapes, in the presence of diurnal human disturbance (e.g. agricultural practices), ungulates generally increase their nocturnal activity (Georgii 1981; Langbein *et al.* 1997; Pipia *et al.* 2008; Godvik *et al.* 2009). We also observed, as we predicted, that these day-night differences in activity levels and movement rates were particularly marked in the intermediate and open landscape sectors (Figs 2 and 3). In more open, fragmented landscapes, deer are more vulnerable to potential threats and likely avoid disturbance by spending the day in woodlots and moving to meadows or cultivated fields to feed during night (Nixon *et al.* 1991; Ager *et al.* 2003; Godvik *et al.* 2009). However, contrary to our prediction, we did not find any clear evidence that the contrast in activity level or movement rate between day and night was more marked during the hunting season. This suggests that deer become more nocturnal in response to the general level of non-specific disturbance, rather than because of a specific anti-predator strategy to avoid mortality through hunting (*cf* Singer *et al.* 1991; Naugle *et al.* 1997; Neumann *et al.* 2009).

Third, both male and female deer were more active during winter and early spring compared to the rest of the year (Fig. 2) and females also moved more during this period (Fig. 3b). In contrast, males moved more frequently during the rut, especially during the night (Fig. 3a) (Neumann *et al.* 2009; Pepin *et al.* 2009). This partially supports our expectation, in that males appear to increase their movement rate as a result of searching for mates (Flint and Krzywinski 1997; Kamler *et al.* 2007). However, in contrast to our expectation, fawning did not lead to increased activity among females (Figs 2b and 3b) contrary to what was observed for red deer (Clutton-Brock *et al.* 1982) and bighorn sheep (Ruckstuhl and Festa-Bianchet 1998). Rather, it seems that the hiding behaviour of roe deer fawns as their neonatal security strategy imposes a spatial constraint on the movement of adult females (Linnell *et al.* 1998) causing them to decrease their movements and activity during this period (Saïd *et al.* 2005; Rhoads *et al.* 2010). Indeed, roe deer fawns only start to regularly follow their mother at the end of the rutting season (Linnell 1994), whereas in follower species such as bighorn the offspring follow the mother from the birth (Ruckstuhl and Festa-Bianchet 1998). The high overall activity rates of both sexes that we observed during winter and early spring (Fig. 2) are in contrast with other studies showing lower levels of activity in winter in roe deer (Cederlund 1981; Jeppesen 1989) and in other ungulates

(Langbein *et al.* 1997; Maier and White 1998; Pepin *et al.* 2009) in relation to a general shortage of food availability, high snow cover and a concomitant decrease of basal metabolism (Drozdz *et al.* 1975; Weiner 1977). In our study area, the climate is mild, without long lasting snow cover, and the growing season often begins in late winter, especially in meadows and cultivated field habitats (Lavalle *et al.* 2009). Thus, food availability may not decline so drastically in winter, and snow is not a physical impediment to movement, allowing roe deer to maintain a high level of foraging activity. This result could also potentially indicate that deer are more active at this time in order to avoid being hunted. Indeed, hunting induces an increase in movements (Root *et al.* 1988; Millspaugh *et al.* 2000; Vieira *et al.* 2003) and vigilance (Jayakody 2008; Benhaïem *et al.* 2008), that may be especially marked in open areas (Naugle *et al.* 1997; Benhaïem *et al.* 2008; Jayakody 2008). However, we did not observe similarly high activity levels in the early part of the hunting season (September-November) (Fig. 2), suggesting that this pattern is probably due to nutritional constraints (Skarin *et al.* 2010) rather than hunting disturbance. Indeed, food quality and availability is generally lower during winter and highest during summer, particularly in cultivated landscapes (Nixon *et al.* 1991; Lesage *et al.* 2000), allowing deer to achieve rumen fill with good quality forage both more quickly and without the need for substantial movement (Skarin *et al.* 2010). This season also coincides with the establishment phase of the territorial period for male adults that starts in February-March (Hewison *et al.* 1998) and during which male movement rates generally increase (Sempéré 1979). Indeed, roe deer males are considered strongly territorial, with territory establishment and defense comprising self-advertisement, often ritualized in displays, chases and retreats, and more rarely combat (Danilkin and Hewison 1996).

In conclusion, we have shown how spatial heterogeneity in the distribution of both food and sources of disturbance interacts with reproductive constraints to determine how deer behaviour varies across fragmented landscapes. Further work should aim to complement the present analysis with direct observations of the time budgets of individual roe deer (feeding, vigilance, reproductive behavior, etc.) in order to elucidate in more detail the underlying mechanisms by which landscape structure influences behavioural patterns of large herbivores.

## ACKNOWLEDGEMENTS

We would like to thank the many colleagues and volunteers that participated in the capture and monitoring of the roe deer population, as well as J.P. Chanal, the local hunting associations and the Fédération Départementale des Chasseurs de la Haute Garonne for allowing us to work on this site.

## REFERENCES

- Abbas F., Morellet N., Hewison A.J.M., Merlet J., Cargnelutti B., Lourtet B., Angibault J.M., Daufresne T., Aulagnier S., and Verheyden H. 2011. Landscape fragmentation generates spatial variation of diet composition and quality in a generalist herbivore. *Oecologia* 167: 401-411. doi:10.1007/s00442-011-1994-0.
- Ager, A.A., Johnson, B.K., Kern, J.W., and Kie, J.G. 2003. Daily and seasonal movements and habitat use by female rocky mountain elk and mule deer. *J. Mammal.* 84: 1076-1088.
- Andersen, R., Duncan, P., and Linnell, J.D.C. 1998. The European roe deer: the biology of success. Scandinavian University Press, Oslo.
- Andr  n, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* 71: 355-366.
- Banks, S.C., Piggott, M.P., Stow, A.J., and Taylor, A.C. 2007. Sex and sociality in a disconnected world: a review of the impacts of habitat fragmentation on animal social interactions. *Can. J. Zool.* 85: 1065–1079. doi:10.1139/Z07-094.
- Beier, P., and McCullough, D.R. 1990. Factors influencing white-tailed deer activity patterns and habitat use. *Wildl. Monogr.* 109: 1-51.
- Benhaïem, S., Delon, M., Lourtet, B., Cargnelutti, B., Aulagnier, S., Hewison, A.J.M., Morellet, N., and Verheyden, H. 2008. Hunting increases vigilance levels in roe deer and modifies feeding site selection. *Anim. Behav.* 76: 611-618.
- Bohn, U., Gullub, G., Hettwer, C., Neu  hauslova, Z., Schl  ter, H., and Weber, H. 2004. Map of the natural vegetation of Europe. Scale 1:2.500.000. Interactive CD-ROM (S.

Hennekens), Bonn-Bad Godesberg. Federal Agency for nature Conservation: map of the natural vegetation of Europe. Scale 1:2.500.000. Federal Agency for nature Conservation.

Börger, L., Franconi, N., De Michele, G., Gantz, A., Meschi, F., Manica, A., Lovari, S., and Coulson, T. 2006. Effects of sampling regime on the mean and variance of home range size estimates. *J Anim. Ecol.* 75: 1393-405. doi: 10.1111/j.1365-2656.2006.01164.x.

Bowman, A.W., and Azzalini, A. 1997. Applied smoothing techniques for data analysis. Clarendon Press, Oxford.

Bresiniński, W. 1982. Grouping tendencies in roe deer under agrocenosis conditions. *Acta Theriol.* 27: 427–447.

Brinkman, T.J., Deperno, C.S., Jenks, J.A., Haroldson, B.S., and Osborn, R.G. 2005. Movement of female white-tailed deer: effects of climate and intensive row-crop agriculture. *J. Wildl. Manage.* 69: 1099-1111.

Bruno, E., and Lovari, S. 1989. Foraging behavior of adult female Appennine chamois in relation to seasonal variation in food supply. *Acta Theriol.* 34: 513-523.

Cargnelutti, B., Reby, D., Desneux, L., Angibault, J-M., Joachim J., and Hewison, A.J.M. 2002. Space use by roe deer in a fragmented landscape some preliminary results. *Rev. Ecol. (Terre Vie).* 57: 29-37.

Cargnelutti, B., Coulon, A., Hewison, A.J.M., Goulard, M., Angibault, J-M., and Morellet, N. 2007. Testing global positioning system performance for wildlife monitoring using mobile collars and known reference points. *J. Wildl. Manage.* 71: 1380-1387.

Cederlund, G. 1989. Activity patterns in moose and roe deer in a north boreal forest. *Ecography* 12: 39-45. doi: 10.1111/j.1600-0587.1989.tb00820.x.

Cederlund, G., and Nystrom, A. 1981. Seasonal differences between moose and roe deer in ability to digest browse. *Holarctic Ecol.* 4: 59 -65.

Clutton-Brock, T.H., Iason, G.R., Albon, S.D., and Guinness, F.E. 1982. Effects of lactation on feeding-behavior and habitat use in wild red deer hinds. *J. Zool.* 198: 227-236.

Cole, E.K., Pope, M.D., and Anthony, R.G. 1997. Effects of road management on movement and survival of Roosevelt elk. *J. Wildl. Manag.* 61: 1115-1126.

- Coulon A., Morellet, N., Goulard M., Cargnelutti B., Angibault J.M., and Hewison A.J.M. 2008. Inferring the effects of landscape structure on roe deer (*Capreolus capreolus*) movements using a step selection function. *Landscape Ecol.* 23: 603-614.
- Danilkin, A., and Hewison, A.J.M. 1996. Behavioural ecology Siberian and European roe deer. Chapman and Hall, London.
- Demarchi, M.W., and Bunnell, F.L. 1995. Forest cover selection and activity of cow moose in summer. *Acta Theriol.* 40: 23-36.
- Devictor, V., Julliard, R., and Jiguet, F. 2008. Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos* 117: 507-514. doi: 10.1111/j.2008.0030-1299.16215.x.
- Drozdz, A. 1979. Seasonal intake and digestibility of natural foods by roe deer. *Acta Theriol.* 24: 137-170.
- Drozdz, A., and Osiecki, A. 1973. Intake and digestibility of natural feeds by roe deer. *Acta Theriol.* 18: 81-91.
- Drozdz, A., Weiner, J., Gebczynska, Z., and Krasinska, M. 1975. Some bioenergetic parameters of wild ruminants. *Pol. Ecol. Stud.* 1: 85-101.
- Flint, A.P.F., and Krzywinski, A. 1997. Sex differences in time budgeting in roe deer during the rut. *Acta Theriol.* 42: 313-320.
- Georgii, B. 1981. Activity patterns of female red deer (*Cervus elaphus* L) in the Alps. *Oecologia* 49: 127-136. doi: 10.1007/BF00376910.
- Godvik, I.M.R., Loe, L.E., Vik, J.O., Veiberg, V., Langvatn, R., and Mysterud, A. 2009. Temporal scales, trade-offs, and functional responses in red deer habitat selection. *Ecology* 90: 699-710. doi: 10.1890/08-0576.1.
- Gottardi, E., Tua, F., Cargnelutti, B., Maublanc, M-L., Angibault, J-M., Said, S., and Verheyden, H. 2010. Use of GPS activity sensors to measure active and inactive behaviours of European roe deer (*Capreolus capreolus*). *Mammalia*. 74: 355-362.
- Hansen, A.J., Knight, R.L., Marzluff, J.M., Powell, S., Brown, K., Gude, P.H., and Jones, A. 2005. Effects of exurban development on biodiversity: Patterns, mechanisms, and research needs. *Ecol. Appl.* 15: 1893-1905.

Hayes, C.L., and Krausman, P.R. 1993. Nocturnal activity of female desert mule deer. *J. Wildl. Manage.* 57: 897-904.

Hewison, A.J.M., Vincent, J.-P., and Reby, D. 1998. Social organization of European roe deer. *In* The European roe deer: the biology of success. *Edited by* R. Andersen, P. Duncan and J.D.C. Linnell. Scandinavian University Press. pp. 189-219.

Hewison, A.J.M., Vincent, J.P., Angibault, J.M., Delorme, D., Van Laere, G., and Gaillard, J.M. 1999. Tests of estimation of age from tooth wear on roe deer of known age: variation within and among populations. *Can. J. Zool.* 77: 58–67. doi:10.1139/cjz-77-1-58.

Hewison, A.J.M., Vincent, J.P., Joachim, J., Angibault, J.M., Cargnelutti, B., and Cibien C. 2001. The effects of woodland fragmentation and human activity on roe deer distribution in agricultural landscapes. *Can. J. Zool.* 79: 679–689. doi: 10.1139/cjz-79-4-679.

Hewison, A.J.M., Angibault, J.-M., Cargnelutti, B., Coulon, A., Rames, J.-L., Serrano, E., Verheyden, H., and Morellet, N. 2007. Using radio-tracking and direct observation to estimate roe deer *Capreolus capreolus* density in fragmented landscape: a pilot study. *Wildl. Biol.* 13: 313-320. doi: 10.2981/0909-6396.

Hewison, A.J.M., Morellet, N., Verheyden, H., Daufresne, T., Angibault, J.-M., Cargnelutti, B., Merlet, J., Picot, D., Rames, J.-L., Joachim, J., Lourtet, B., Serrano, E., Bideau, E., and Cebe, N. 2009. Landscape fragmentation influences winter body mass of roe deer. *Ecography* 32: 1062-1070. doi: 10.1111/j.1600-0587.2009.05888.x.

Iason, G.R., Sim, D.A., and Gordon, I.J. 2000. Do endogenous seasonal cycles of food intake influence foraging behaviour and intake by grazing sheep? *Funct. Ecol.* 14: 614-622.

Jayakody, S., Sibbald, A.M., Gordon, I.J., and Lambin, X. 2008. Red deer *Cervus elaphus* vigilance behaviour differs with habitat and type of human disturbance. *Wildl. Biol.* 14: 81-91.

Jeppesen, J.L. 1989. Activity patterns of free-ranging roe deer (*Capreolus capreolus*) at Kalø. *Dan. Rev. Game Biol.* 13: 1-32.

Jeppesen, J.L. 1990. Home range and movements of free-ranging roe deer (*Capreolus capreolus*) at Kalø. *Dan. Rev. Game Biol.* 14: 1–14.

Johnson, C.J., Parker, K.L., and Heard, D.C. 2001. Foraging across a variable landscape: behavioral decisions made by woodland caribou at multiple spatial scales. *Oecologia* 127: 590-602. doi: 10.1007/s004420000573.

Kaluzinski, J. 1974. The occurrence and distribution of field ecotype of roe deer in Poland. *Acta Theriol.* 19: 291-300.

Kamler, J.F, Jedrzejewska, B., and Jedrzejewski, W. 2007. Activity patterns of red deer in Bialowieza National Park, Poland. *J. Mammal.* 88: 508-514. doi: 10.1644/06-MAMM-A-169R.1.

Kie, J.G., Ager, A.A., and Bowyer, R.T. 2005. Landscape-level movements of North American elk (*Cervus elaphus*): effects of habitat patch structure and topography. *Landscape Ecol.* 20: 289-300. doi: 10.1007/s10980-005-3165-3.

Komers, P.E. 1997. Behavioural plasticity in variable environments. *Can. J. Zool.* 75: 161-169.

Kremsater, L.L., and Bunnell, F.L. 1992. Testing responses to forest edges: the example of black-tailed deer. *Can. J. Zool.* 70: 2426-2435. doi:10.1139/z92-326.

Lamberti, P., Mauri, L., Merli, E., Dusi, S., and Apollonio, M. 2006. Use of space and habitat selection by roe deer *Capreolus capreolus* in a Mediterranean coastal area: how does woods landscape affect home range? *J. Ethol.* 24: 181-188. doi: 10.1007/s10164-005-0179-x.

Langbein, J., Scheibe, K.M., and Eichhorn, K. 1997. Seasonal changes in the circadian behaviour patterns in European mouflons (*Ovis ammon musimon* Pallas, 1811). *Z. Säugetierkd. Int. J. Mamm. Biol.* 62: 117-123.

Lavalle, C.F., Micale, F., Houston, T.D., Camia, A., Hiederer, R., Lazar, C., Conte, C., Amatulli, G., and Genovese, G. 2009. Climate change in Europe. 3. Impact on agriculture and forestry. A review (Reprinted). *Agron. Sustain. Dev.* 29: 433-446. doi: 10.1051/agro/2008068.

Linnell, J.D.C. 1994. Reproductive tactics and parental care in Norwegian roe deer. Ph. D. thesis, National University of Ireland, Ireland.

Linnell, J.D.C, Wahlström, K., and Gaillard, J-M. 1998. From birth to independence: birth, growth, neonatal mortality, hiding behavior and dispersal. *In* The European roe deer: the biology of success. *Edited by* R. Andersen, P. Duncan and J.D.C. Linnell. Scandinavian University Press. pp. 257-283.

Löettker, P., Rummel, A., Traube, M., Stache, A., Sustr, P., Mueller, J., and Heurich, M. 2009. New possibilities of observing animal behaviour from a distance using activity sensors in GPS-collars: an attempt to calibrate remotely collected activity data with direct behavioural observations in red deer *Cervus elaphus*. Wildl. Biol. 15: 425-434. doi: 10.2981/08-014.

Lotek Wireless Inc. 2002. Small and middle size animals GPS location system. User's manual Rev. A. Newmarket. Ontario. Canada.

Maier, J.A.K., and White, R.G. 1998. Timing and synchrony of activity in caribou. Can. J. Zool. 76: 1999-2009.

Markovchick-Nicholls, L., Regan, H.M., Deutschman, D.H., Widyanata, A., Martin, B., Noreke, L., and Hunt, T.A. 2008. Relationships between human disturbance and wildlife land use in urban habitat fragments. Conserv. Biol. 22: 99-109. doi: 10.1111/j.1523-1739.2007.00846.x.

Millspaugh, J.J., Brundige, G.C., Gitzen, R.A., and Raedeke, K.J. 2000. Elk and hunter space-use sharing in South Dakota. J. Wildl. Manage. 64: 994-1003.

Moncorps, S., Boussès, P., Réale, D., and Chapuis, J.L. 1997. Diurnal time budget of mouflon (*Ovis musimon*) on the Kerguelen archipelago: influence of food resources, age, and sex. Can. J. Zool. 75: 1828–1834.

Morellet, N., Verheyden, H., Angibault, J-M., Cargnelutti, B., Lourtet, B., and Hewison, A.J.M. 2009. The effect of capture on ranging behaviour and activity of the European roe deer *Capreolus capreolus*. Wildl. Biol. 15: 278-287. doi: 10.2981/08-084.

Morellet, N., Van Moorter, B., Cargnelutti, B., Angibault, J.M., Lourtet, B., Merlet, J., Ladet, S. & Hewison, A.J. M. 2011. Landscape composition influences roe deer habitat selection at both home range and landscape scales. Landsc. Ecol. 26, 999-1010.

Naugle, D.E., Jenks, J.A., Kernohan, B.J., and Johnson, R.R. 1997. Effects of hunting and loss of escape cover on movements and activity of female white-tailed deer, *Odocoileus virginianus*. Can. Field-Nat. 111: 595-600.

Neumann, W., Ericsson, G., and Dettki, H. 2009. The non-impact of hunting on moose *Alces alces* movement, diurnal activity, and activity range. Eur. J. Wildl. Res. 55: 255-265. doi: 10.1007/s10344-008-0237-0.

- Nixon, C.M., Hansen, L.P., Brewer, P.A., and Chelsvig, J.E. 1991. Ecology of white-tailed deer in an intensively farmed region of Illinois. *Wildl. Monogr.* 118: 1-77.
- Norris, D., Michalski, F., and Peres, C.A. 2010. Habitat patch size modulates terrestrial mammal activity patterns in Amazonian forest fragments. *J. Mammal.* 91: 551-560. doi: 10.1644/09-MAMM-A-199.1.
- Owen-Smith, N., Fryxell, J. M., and Merrill, E. H. 2010. Foraging theory upscaled: the behavioural ecology of herbivore movement. *Philos. Trans. R. Soc. B-Biol. Sci.* 365: 2267-2278. doi: 10.1098/rstb.2010.0095.
- Pepin, D., Renaud, P.C., Dumont, B., and Decuq, F. 2006. Time budget and 24-h temporal rest-activity patterns of captive red deer hinds. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 101: 339-354. doi: 10.1016/j.applanim.2006.02.002.
- Pepin, D., Morellet, N., and Goulard, M. 2009. Seasonal and daily walking activity patterns of free-ranging adult red deer (*Cervus elaphus*) at the individual level. *Eur. J. Wildl. Res.* 55: 479-486. doi: 10.1007/s10344-009-0267-2.
- Pipia, A., Ciuti, S., Grignolio, S., Lucchetti, S., Madau, R., and Apollonio, M. 2008. Influence of sex, season, temperature and reproductive status on daily activity patterns in Sardinian mouflon (*Ovis orientalis musimon*). *Behaviour* 145: 1723-1745.
- R Development Core Team, 2007. R: A Language and environment for statistical computing. R foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Ratikainen, I.I., Panzacchi, M., Mysterud, A., Odden, J., Linnell, J., and Andersen, R. 2007. Use of winter habitat by roe deer at a northern latitude where Eurasian lynx are present. *J. Zool.* 273: 192-199. doi: 10.1111/j.1469-7998.2007.00314.x.
- Rhoads, C.L., Bowman, J.L., and Eyler, B. 2010. Home range and movement rates of female exurban white-tailed deer. *J. Wildl. Manage.* 74: 987-994. doi: 10.2193/2009-005.
- Roby, D.D., and Thing, H. 1985. Behaviour of West Greenland caribou during a population decline. *Holarctic Ecol.* 8: 77-87.
- Root, B.G., Fritzell, E.K., and Giessman, N.F. 1988. Effects of intensive hunting on white-tailed deer movement. *Wildl. Soc. Bull.* 16: 145-151.

Rouleau, I., Crête, M., and Ouellet, J.P. 2002. Contrasting the summer ecology of white-tailed deer inhabiting forested and an agricultural landscape. *Ecoscience* 9: 459-469.

Ruckstuhl, K.E., and Festa-Bianchet, M. 1998. Do reproductive status and lamb gender affect the foraging behavior of bighorn ewes?. *Ethology* 104: 941-954.

Saïd, S., Gaillard, J.-M., Duncan, P., Guillon, N., Guillon, N., Servanty, S., Pellerin, M., Lefeuvre, K., Martin, C., and Van Laere, G. 2005. Ecological correlates of home-range size in spring-summer for female roe deer (*Capreolus capreolus*) in a deciduous woodland. *J. Zool.* 267: 301-308.

Saunders, D.A., Hobbs, R.J., and Margules, C.R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conserv. Biol.* 5: 18-32. doi: 10.1111/j.1523-1739.1991.tb00384.x.

Schmitz, O. J. 1991. Thermal constraints and optimization of winter feeding and habitat choice in white-tailed deer. *Ecography* 14: 104-111. doi: 10.1111/j.1600-0587.1991.tb00640.x.

Seaman, D.E., and Powell, R.A. 1996. An evaluation of the accuracy of kernel density estimators for home range analysis. *Ecology* 77: 2075-2085. doi:10.2307/2265701.

Sempéré, A. 1979. Territorial behaviour of the roe buck as determined by radio tracking: qualitative and quantitative analysis of territorial movements. *In* A handbook on biotelemetry and radio tracking. *Edited by* C.J. Amlaner and D.W. Macdonald. Pergamon Press, Oxford. pp. 679-684.

Singer, F.J., Murphy, E.C., Cooper, B.A., and Laing, K.K. 1991. Activity in a hunted and an unhunted herd of Dall sheep. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 29: 185-193.

Skarin, A., Danell, O., Bergstrom, R., and Moen, J. 2010. Reindeer movement patterns in alpine summer ranges. *Polar Biol.* 33: 1263 -1275 doi: 10.1007/s00300-010-0815-y.

Tomkiewicz, S.M., Fuller, M.R., Kie, J.G., and Bates, K.K. 2010. Global positioning system and associated technologies in animal behaviour and ecological research. *Philos. Trans. R. Soc. B-Biol. Sci.* 365: 2163-2176. doi: 10.1098/rstb.2010.0090.

Tufto, J., Andersen, R., and Linnell, J.D.C. 1996. Habitat use and ecological correlates of home range size in a small cervid: The roe deer. *J. Anim. Ecol.* 65: 715-724.

Turner, D.G. 1979. An analysis of time-budgeting by roe deer *Capreolus capreolus*, in an agricultural area. Behaviour 71: 246-290.

Vercauteren, K.C., and Hygnstrom, S.E. 1998. Effects of agricultural activities on home range of female white-tailed deer. J. Wildl. Manage. 62: 280-285.

Vieira, M.E.P., Conner, M.M., White, G.C., and Freddy, D.J. 2003. Effects of archery hunter numbers and opening dates on elk movement. J. Wildl. Manage. 67: 717-728.

Weiner, J. 1977. Energy metabolism of the roe deer. Acta Theriol. 22: 3-24.

World Resource Institute. 1990. World resources 1990-1991: A guide to the global environment. Oxford University Press, New York.

Worton, B.J. 1989. Kernel methods for estimating the utilisation distribution in home-range studies. Ecology 70: 164-168. doi:10.2307/1938423.



## NO DIFFERENCE BETWEEN THE SEXES IN FINE-SCALE SPATIAL GENETIC STRUCTURE OF ROE DEER<sup>5</sup>

NADEGE BONNOT<sup>1</sup>, JEAN-MICHEL GAILLARD<sup>2</sup>, AURELIE COULON<sup>3</sup>, MAXIME GALAN<sup>4</sup>, JEAN-FRANÇOIS  
COSSON<sup>4</sup>, DANIEL DELORME<sup>5</sup>, FRANAIS KLEIN & A.J. MARK HEWISON<sup>1</sup>

OPEN ACCESS Freely available online



### No Difference between the Sexes in Fine-Scale Spatial Genetic Structure of Roe Deer

Nadège Bonnot<sup>1\*</sup>, Jean-Michel Gaillard<sup>2</sup>, Aurélie Coulon<sup>3</sup>, Maxime Galan<sup>4</sup>, Jean-François Cosson<sup>4</sup>,  
Daniel Delorme<sup>5</sup>, François Klein<sup>5</sup>, A. J. Mark Hewison<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Laboratoire Comportement et Ecologie de la Faune Sauvage, Institut National de la Recherche Agronomique, Castanet-Tolosan, France, <sup>2</sup> Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive, UMR CNRS 5558, Université Claude Bernard Lyon 1, Villeurbanne, France, <sup>3</sup> Muséum National d'Histoire Naturelle, UMR CNRS 7179, Brunoy, France, <sup>4</sup> Centre de Biologie pour la Gestion des Populations, Institut National de la Recherche Agronomique, Montferrier-sur-Lez, France, <sup>5</sup> Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Centre National d'Etudes et de Recherches Appliquées Cervidés-Sangliers, Bar-le-Duc, France

<sup>1</sup> INRA, UR035, CEFS, 31326 Castanet-Tolosan Cedex, France.

<sup>2</sup> Université Claude Bernard Lyon 1, UMR CNRS 5558, Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive, Villeurbanne, France

<sup>3</sup> Muséum National d'Histoire Naturelle, UMR CNRS 7179, Brunoy, France

<sup>4</sup> INRA, Centre de Biologie pour la Gestion des Populations, Montferrier-sur-Lez, France

<sup>5</sup> ONCFS, CNERA Cervidés-Sangliers, Bar-le-Duc, France

---

<sup>5</sup> Article publié dans *Plos One*

## ABSTRACT

**Background:** Data on spatial genetic patterns may provide information about the ecological and behavioural mechanisms underlying population structure. Indeed, social organization and dispersal patterns of species may be reflected by the pattern of genetic structure within a population.

**Methodology/Principal Findings:** We investigated the fine-scale spatial genetic structure of a roe deer (*Capreolus capreolus*) population in Trois-Fontaines (France) using 12 microsatellite loci. The roe deer is weakly polygynous and highly sedentary, and can form matrilineal clans. We show that relatedness among individuals was negatively correlated with geographic distance, indicating that spatially proximate individuals are also genetically close. More unusually for a large mammalian herbivore, the link between relatedness and distance did not differ between the sexes, which is consistent with the lack of sex-biased dispersal and the weakly polygynous mating system of roe deer.

**Conclusions/Significance:** Our results contrast with previous reports on highly polygynous species with male-biased dispersal, such as red deer, where local genetic structure was detected in females only. This divergence between species highlights the importance of socio-spatial organization in determining local genetic structure of vertebrate populations.

## INTRODUCTION

The fine-scale genetic structure of populations, i.e. the non-random spatial distribution of genetic variation at a local scale, is strongly influenced by species-specific social structure, dispersal patterns and mating system (e.g. [1] on killer whale, [2] on brush-tailed rock wallaby). In particular, between-sex-differences in dispersal, a high level of polygyny, and strong spatial associations between relatives all enhance genetic structure [3].

In mammals, most species are polygynous [4] and natal dispersal is generally biased towards males [5]. Females are often organized into matrilineal and the close spatial associations of relatives may favor cooperation and kin selection, and so enhance individual fitness [6]. This social system is thought to have evolved as the result of mate-defense mating tactics [7].

To date, most studies of fine-scale genetic structure have focused on polygynous and social species displaying male-biased natal dispersal (e.g. on red deer [8-10], on wild boar [11], on brush-tailed rock-wallaby [2], on common vole [12]), and much less is known about the genetic structure of solitary species (but see [6] on brown bears, [13] on a rodent: talar tuco-tuco, [14] on Canadian lynx). Contrary to most mammals studied so far, the European roe deer (*Capreolus capreolus*), living alone or in small family groups, deviates from this general pattern, exhibiting a low level of polygyny [15] and no between-sex differences in natal dispersal [16,17]. Roe deer thus offers a unique opportunity to test whether social structure and sex-biased dispersal drive fine-scale genetic structure among large mammalian herbivores.

The aims of this study were hence to investigate the impact of this social system on population genetic structure at a local scale, by studying spatial patterns of genetic relatedness for male and female roe deer. We expected to find fine-scale spatial genetic structuring because adults of both sexes are highly sedentary. Therefore we tested the hypotheses that (1) the social structure of roe deer results in a positive correlation between relatedness and spatial proximity at a fine spatial scale, as has been observed in previously studies of ungulates and (2) the lack of a sex-bias in natal dispersal and the low level of polygyny in roe deer results in similar patterns of spatial genetic structure for the two sexes.

## MATERIAL AND METHODS

### 1. Study site and sampling

We sampled 643 roe deer from an enclosed population located at Trois-Fontaines, a forest of 1360 ha in North-Eastern France (48°43'N, 2°61'W) that has been intensively monitored by Capture-Mark-Recapture (CMR) since 1976 (for a description, see [18]). The study site and the organization of the captures are managed by the 'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage' and roe deer captures and marking were approved by the French administration (prefectural order from Paris no.2009-014) taking into consideration the animals' welfare according to the French law. All efforts are made to minimize suffering of animals. Each individual caught was weighed, sexed, aged and the body condition was evaluated. Then, each individual was marked with plastic ear tags. During the marking (by ear piercing), a piece of ear skin tissue was taken from each animal and preserved in 100% ethanol to perform genetic analyses.

In this study, we focused on adults only (>1 year old) to avoid the sampling of doe-fawn pairs prior to weaning and potential dispersal. The individuals were captured between 2002 and 2008 using drive netting and we recorded the geographic coordinates of the forest plot (mean plot size of 8ha) where each individual was caught.

Genomic DNA was extracted from ear tissue using a DNeasy Tissue Kit (Qiagen). DNA was then amplified by polymerase chain reaction and genotyped with a multiplex panel of 12 microsatellites [19] in a genotyper ABI PRISM 310 (Applied Biosystems). These microsatellites were characterized in different species of ungulates: IDVGA29, IDVGA8, CSSM39, CSSM41, CSSM43, BM1706, HUI1177, BMC1009, BM848, BM757 in *Bos taurus*, OarFCB304 in *Ovis aries* and NVHRT48 in *Rangifer tarandus* [17]. Genotypic profiles were determined using GENESCAN and GENOTYPER software (Applied Biosystems) (see [20] for further details). We excluded 58 genotypes with more than 10 undetermined alleles from the analyses. Of the 585 remaining genotypic profiles, 18 genotypes were repeat-genotyped at random, with a repeatability of 97.6%. Missing data represented 0.006 % of this final data set.

## 2. Genetic diversity

We first used MICRO-CHECKER v.4.0.7 [21] to test for the presence of any potential genotyping errors (presence of null alleles and stutters or errors caused by large allele drop-out). We then used GENEPOP [22] to test for linkage disequilibrium between loci and to test for deviations from Hardy-Weinberg equilibrium for each locus and globally, using the Markov chain method with 10000 iterations. We used the false discovery rate (FDR) control to correct for multiple testing, when necessary [23], using the package “qvalue” in R v.2.8.1 software [24].

## 3. Spatial autocorrelation analyses

To assess the spatial genetic structure of male and female adult roe deer, we performed spatial autocorrelation analyses of their genotypes: we estimated a relationship coefficient among pairs of individuals belonging to the same sex and to the same *a priori* defined distance classes; for each class, random permutations of spatial locations of individuals (10000 permutations) were then used to assess deviations of the relationship coefficient from 0. Deviation from 0 means that individuals within a given distance class are significantly more (positive values) or less (negative values) related than at random. These analyses were performed with SPAGeDi v.1.2 [25]. We used distance classes in multiples of 160m (i.e. the average radius of a forest plot). Due to its low variance, we chose the relationship coefficient  $r$  from Li *et al.* [26], which is corrected for sample size, bounded by [-1; +1]. In order to assess the reliability of the results obtained with this coefficient, we also performed the spatial autocorrelation analyses using three other estimators that are regularly used in similar studies: the relationship coefficients of Queller and Goodnight [27], Lynch and Ritland [28] and Moran’s I statistic [29]. As advised by Hardy and Vekemans (2002) [25], we took into account only those distance classes with more than 100 pairwise comparisons, with a participation (i.e. the proportion of all individuals represented at least once in each interval) greater than 50% and a coefficient of variation of participation less than 1.

## RESULTS

### 1. Genetic diversity

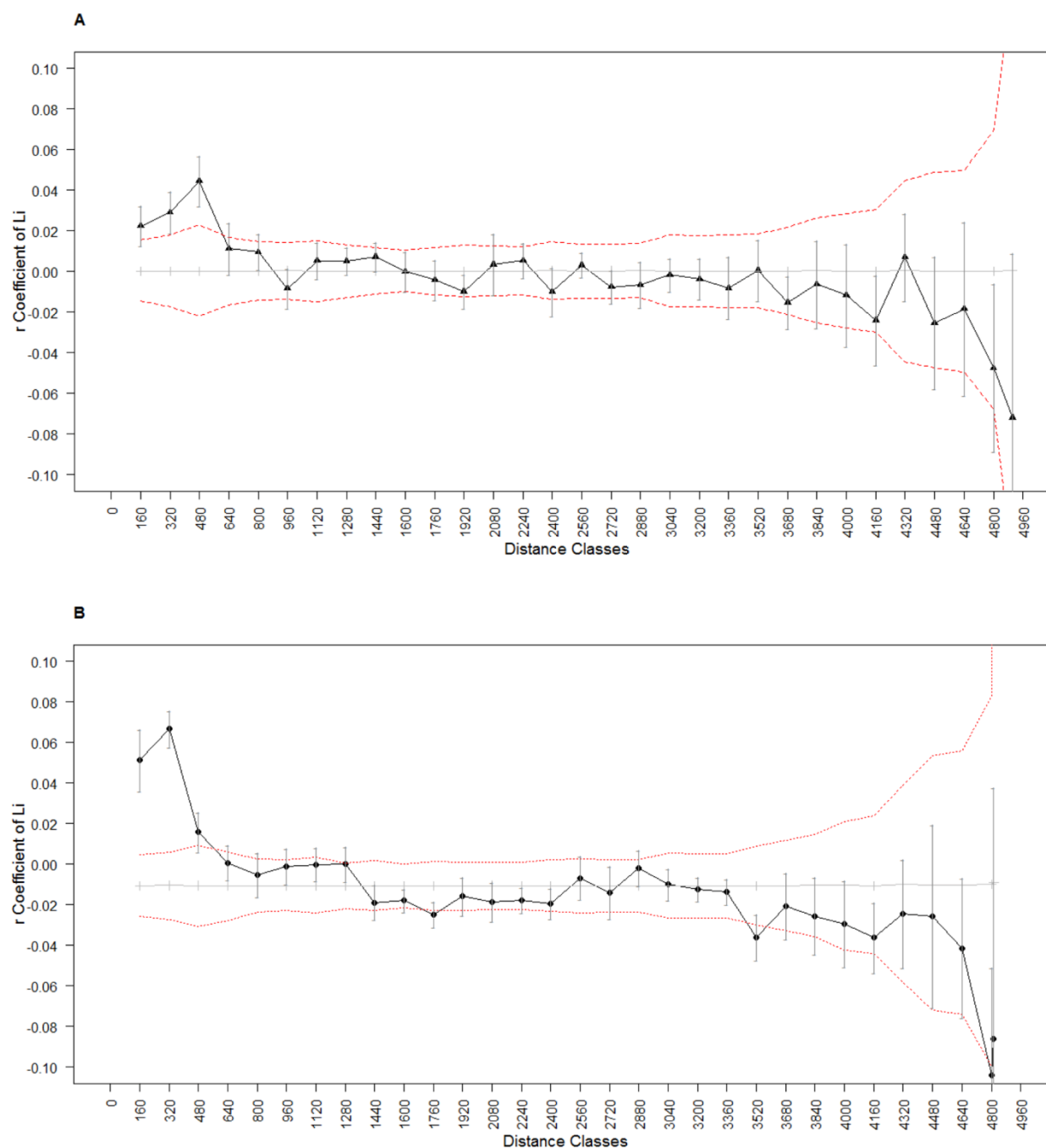
No genotyping error was detected by MICRO-CHECKER. A total of 585 genotypic profiles were analyzed, of which 272 were females and 313 males. The mean number of alleles per locus was 7, ranging from 2 to 20.

The values of heterozygosity expected under Hardy-Weinberg equilibrium (corrected for sampling bias) and observed heterozygosity for all loci were respectively 0.675 and 0.659. Global  $F_{IS}$  was 0.023 and heterozygote deficiency per locus was not statistically significant after FDR-control, but global heterozygote deficiency (all loci) occurred ( $p=0.0005$ ). There was linkage disequilibrium between some pairs of loci after FDR-control (25 out of 66 – results not shown). The loci OarFCB304 (9 pairs out of the 25 significant pairs) and BM757 (6 pairs out of 25) seemed to occur the most frequently in linkage disequilibrium of loci pairs.

### 2. Spatial autocorrelation analyses

The average geographic distance between pairs of males and pairs of females were 2474m and 2477m, respectively. Li's average relatedness coefficient ( $r$ ) between pairs of females and pairs of males were  $-0.0005 \pm 0.002$  and  $-0.009 \pm 0.005$  (mean  $\pm$  SE), respectively. The maximum relatedness coefficient within a distance class was  $0.044 \pm 0.004$  for females (between 320-480m) and  $0.069 \pm 0.009$  for males (between 160-320m). Positive  $r$ -values ( $p$ -values $<0.01$ ) occurred in the autocorrelation analysis up to 480m for both females (Figure 1A) and males (Figure 1B). Therefore, females and males within this distance threshold are more related than expected at random, with a similar pattern of spatial genetic structure for both sexes. Similar patterns were observed with the other estimators of genetic relationships among individuals, with slight differences in the maximum distance at which spatial autocorrelation occurred (Figure S1).

Fig. 1



**Figures 1: Spatial auto-correlograms of the coefficient  $r$  in relation to distance for pairs of individuals.** We represented the estimated genetic correlation coefficient  $r$  of Li *et al.* (1993) (black line) in relation to inter-individual distance for pairs of females (A) and males (B), respectively. Error bars represent the standard error around  $r$ . The permuted 95% confidence intervals (dashed red lines) around the null hypothesis of a random distribution of individuals (average coefficients after random permutations; gray line) are also shown.

## DISCUSSION

As predicted, the correlograms for both sexes were very similar and showed that genetic relatedness among roe deer is spatially structured within the Trois-Fontaines population. The similarity in the patterns of spatial genetic structure amongst individuals for males and for females is coherent with the recently reported lack of sex bias in roe deer dispersal [16,17] and the low level of female philopatry compared to most other mammals. These results also indicate that the spatial distribution of individuals is not random: adults of both sexes tend to be located spatially close to their relatives. This is consistent with the observation that adults are highly sedentary [30] and with the low dispersal distance in our study site [17]. Although long-distance dispersal was limited by the enclosed nature of the study site, our analysis was conducted at a fine scale, hence our results should not be markedly affected. Furthermore, although some previous studies found some variability in patterns depending on the marker-based estimator used [31], our results were not affected by the type of estimator (Figures S1 A, B and C), hence our results appear robust.

The population genetic analyses revealed significant heterozygote deficiency and linkage disequilibrium. These results differ from those previously reported from the same population, but including fawns only [20]. The linkage disequilibrium and the deviation from Hardy-Weinberg equilibrium could be explained by the spatial autocorrelation amongst individual roe deer, supporting the existence of clans in roe deer populations at high density [32]. The  $F_{IS}$  value was not very large, but the significant heterozygote deficiency in the global population supports the observation of a population structured in family groups. Also, given our large data set (585 individuals), the tests were certainly powerful enough to detect even a low level differentiation in the population.

**Table 1. Table summarizing published studies in which spatial autocorrelation has been reported in ungulate species.**

| Species                                                | Mating system and dispersal behavior                                                         | Autocorrelation patterns for sexes                                       | Correlation coefficient                                       | Reference |
|--------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------|-----------|
| Red deer<br>( <i>Cervus elaphus</i> )                  | Polygynous with strong female philopatry and male-biased dispersal                           | Significant positive spatial genetic structure for females but not males | Relationship coefficient of Lynch and Ritland (1999) [28]     | [8]       |
|                                                        |                                                                                              |                                                                          | Kinship coefficient of Loiselle <i>et al.</i> (1995) [38]     | [9]       |
|                                                        |                                                                                              |                                                                          | Kinship coefficient of Loiselle <i>et al.</i> (1995) [38]     | [10]      |
| White-tailed deer<br>( <i>Odocoileus virginianus</i> ) | Polygynous with strong female philopatry and male-biased dispersal                           | Significant positive spatial genetic structure for females               | Relationship coefficient of Queller and Goodnight (1989) [27] | [33]      |
|                                                        |                                                                                              |                                                                          | Relationship coefficient of Lynch and Ritland (1999) [28]     | [34]      |
|                                                        |                                                                                              |                                                                          | Moran's I [29]                                                | [35]      |
|                                                        |                                                                                              |                                                                          | Moran's I [29]                                                | [36]      |
| Wild boar<br>( <i>Sus scrofa</i> )                     | Weakly polygynous with female philopatry, formation of matrilineal and male-biased dispersal | Significant positive spatial genetic structure for females but not males | Kinship coefficient of Loiselle <i>et al.</i> (1995) [38]     | [11]      |
| Domestic sheep<br>( <i>Ovis aries</i> )                | Socio-structure in groups, female philopatry, formation of matrilineal                       | Significant positive spatial genetic structure for females but not males | Relationship coefficient of Lynch and Ritland (1999) [28]     | [37]      |
|                                                        |                                                                                              | Significant positive spatial genetic structure for females.              | Wright's coefficient of relatedness estimated using pedigrees | [39]      |
| Bushbuck<br>( <i>Tragelaphus sylvaticus</i> )          | Female philopatry, formation of matrilineal and male-biased dispersal                        | Significant positive spatial genetic structure for females but not males | Relatedness score obtained from mitochondrial DNA analysis    | [40]      |

In line with most studies on large mammals, but in contrast to our results, previous studies on ungulates have revealed differing patterns of spatial genetic structure in the two sexes, with spatial genetic structure generally observed among females, but not males (Table 1). In red deer, this result was explained by strong male-biased dispersal and female philopatry [8-10]. Similar results of non-random spatial association among female white-tailed deer have also been observed [33-36], whereas males were unrelated at all distances [36], and this has been linked to strong female philopatry and the formation of matriline. At a finer spatial scale (<100m), Coltman *et al.* [37] also observed a non-random spatial association among individuals of the same group of a Soay sheep population (*Ovis aries*), mostly driven by female philopatry. Similarly to roe deer, the wild boar (*Sus scrofa*) displays a low level of polygyny, with female philopatry and the formation of matriline (clans), but male-biased dispersal. The patterns of spatial autocorrelation in wild boar were also observed to be different in the two sexes (with a significant positive spatial genetic structure for females, but not males) [11].

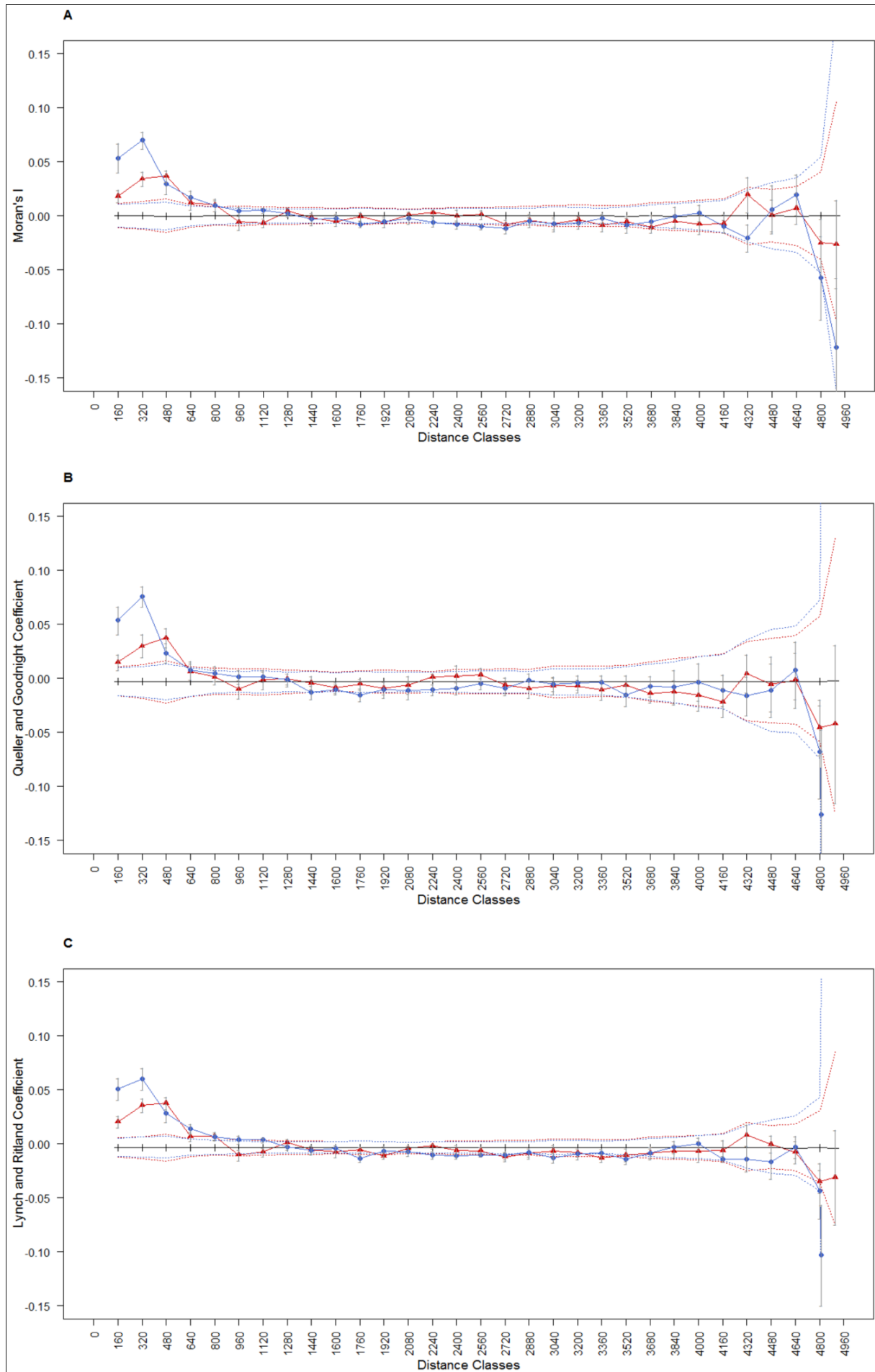
In conclusion, for roe deer, the low level of polygyny [15] and the lack of between-sex differences in natal dispersal [16,17] likely explain why we observed similar patterns of spatial genetic structure in the two sexes. This divergence between closely related species highlights the importance of socio-spatial organization in determining local genetic structure and underlines the need for further studies to understand the link between sexual selection, social structure and the evolution of sex-biased dispersal in vertebrate populations.

## **ACKNOWLEDGMENTS**

We are grateful to all volunteers for help collecting data. We thank an anonymous referee for his constructive comments.

## APPENDIX

**Figure S1:** Spatial auto-correlograms of three different estimators in relation to distance. Spatial auto-correlograms for females (red lines) and males (blue lines) are represented for different estimators: Moran's I (A), Queller and Goodnight (B) and Lynch and Ritland (C). Error bars represent the standard error around the estimated genetic correlation coefficients. The permuted 95% confidence intervals (dashed lines, in red for females and in blue for males) around the null hypothesis of a random distribution of individuals (average coefficients after random permutations; gray line) are also shown.



## REFERENCES

1. Pilot M, Dahlheim ME, Hoelzel AR (2010) Social cohesion among kin, gene flow without dispersal and the evolution of population genetic structure in the killer whale (*Orcinus orca*). *Journal of Evolutionary Biology* 23: 20-31, doi: 10.1111/j.1420-9101.2009.01887.x
2. Hazlitt SL, Eldridge MDB, Goldizen AW (2004) Fine-scale spatial genetic correlation analyses reveal strong female philopatry within a brush-tailed rock-wallaby colony in southeast Queensland. *Molecular Ecology* 13: 3621-3632, doi: 10.1111/j.1365-294X.2004.02342.x
3. Storz JF (1999) Genetic consequences of mammalian social structure. *Journal of Mammalogy* 80: 553-569
4. Clutton-Brock TH (1989) Mammalian mating systems. *Proceedings of the Royal Society B* 236: 339-372
5. Lawson Handley LJ, Perrin N (2007) Advances in our understanding of mammalian sex-biased dispersal. *Molecular Ecology* 16: 1159-1578, doi: 10.1111/j.1365-294X.2006.03152.x
6. Støen O-G, Bellemain E, Saebø S, Swenson JE (2005) Kin-related spatial structure in brown bears *Ursus arctos*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 59: 191-197, doi: 10.1007/s00265-005-0024-9
7. Greenwood PJ (1980) Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* 28: 1140-1162, doi: 10.1016/S0003-3472(80)80103-5
8. Nussey DH, Coltman DW, Coulson T, Kruuk LEB, Donald A *et al.* (2005) Rapidly declining fine-scale spatial genetic structure in female red deer. *Molecular Ecology* 14: 3395-3405, doi: 10.1111/j.1365-294X.2005.02692.x
9. Frantz AC, Hamann J-L, Klein F (2008) Fine-scale genetic structure of red deer (*Cervus elaphus*) in a French temperate forest. *European Journal of Wildlife Research* 54: 44-52, doi: 10.1007/s10344-007-0107-1

10. Pérez-Espona S, Pérez-Barbería FJ, Jiggins CD, Gordon IJ, Pemberton JM (2010) Variable extent of sex-biased dispersal in a strongly polygynous mammal. *Molecular Ecology* 19: 3101-3113, doi: 10.1111/j.1365-294X.2010.04733.x
11. Poteaux C, Baubet E, Kaminski G, Brandt S, Dobson FS *et al.* (2009) Socio-genetic structure and mating system of a wild boar population. *Journal of Zoology* 278: 116-125, doi: 10.1111/j.1469-7998.2009.00553.x
12. Gauffre B, Petit E, Brodier S, Bretagnolle V, Cosson J-F (2009) Sex-biased dispersal patterns depend on the spatial scale in a social rodent. *Proceedings of the Royal Society B* 276: 3487-3494, doi:10.1098/rspb.2009.0881
13. Cutrera AP, Lacey EA, Busch C (2005) Genetic structure in a solitary rodent (*Ctenomys talarum*): implications for kinship and dispersal. *Molecular Ecology* 14: 2511-2523, doi: 10.1111/j.1365-294X.2005.02551.x
14. Campbell V, Strobeck C (2006) Fine-scale genetic structure and dispersal in Canada lynx (*Lynx Canadensis*) within Alberta, Canada. *Canadian Journal of Zoology* 84: 1112-1119, doi: 10.1139/Z06-099
15. Vanpé C, Kjellander P, Galan M, Cosson J-F, Aulagnier S *et al.* (2008) Mating system, sexual dimorphism, and the opportunity for sexual selection in a territorial ungulate. *Behavioral Ecology* 19: 309-316, doi: 10.1093/beheco/arm132
16. Coulon A, Cosson J-F, Morellet N, Angibault J-M, Cargnelutti B *et al.* (2006) Dispersal is not female biased in a resource-defence mating ungulate, the European roe deer. *Proceedings of the Royal Society B* 273: 341-348, doi: 10.1098/rspb.2005.3329
17. Gaillard J-M, Hewison AJM, Kjellander P, Pettorelli N, Bonenfant C *et al.* (2008) Population density and sex do not influence fine-scale natal dispersal in roe deer. *Proceedings of the Royal Society B* 275: 2025-2030, doi: 10.1098/rspb.2008.0393
18. Gaillard J-M, Delorme D, Boutin J-M, Van Laere G, Boisaubert B *et al.* (1993) Roe deer survival patterns: a comparative analysis of contrasting populations. *Journal of Animal Ecology* 62: 778-791
19. Galan M, Cosson J-F, Aulagnier S, Maillard JC, Thévenon S *et al.* (2003) Cross-amplification tests of ungulate primers in roe deer (*Capreolus capreolus*) to develop a

multiplex panel of 12 microsatellite loci. *Molecular Ecology Notes* 3: 142-146, doi: 10.1046/j.1471-8286.2003.00384.x

20. Da Silva A, Gaillard J-M, Yoccoz NG, Hewison AJM, Galan M *et al.* (2009) Heterozygosity-fitness correlations revealed by neutral and candidate gene markers in roe deer from a long-term study. *Evolution* 63: 403-417, doi: 10.1111/j.1558-5646.2008.00542.x

21. Van Oosterhout C, Hutchinson WF, Wills DPM, Shipley P (2004) MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Molecular Ecology Notes* 4: 535-538, doi: 10.1111/j.1471-8286.2004.00684.x

22. Rousset F (2008) GENEPOP'007: a complete re-implementation of the GENEPOP software for Windows and Linux. *Molecular Ecology Resources* 8: 103-106, doi: 10.1111/j.1471-8286.2007.01931.x

23. Storey JD (2003) The positive false discovery rate: a Bayesian interpretation and the q-value. *The Annals of Statistics* 31: 2013-2035

24. R Development Core Team (2008) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL, <http://www.R-project.org>

25. Hardy OJ, Vekemans X (2002) SPAGeDi: a versatile computer program to analyse spatial genetic structure at the individual or population levels. *Molecular Ecology Notes* 2: 618-620, doi: 10.1046/j.1471-8286.2002.00305.x

26. Li CC, Weeks DE, Chakravarti A (1993) Similarity of DNA fingerprints due to chance and relatedness. *Human Heredity* 43: 45-52, doi: 10.1159/000154113

27. Queller DC, Goodnight KF (1989) Estimating relatedness using genetic markers. *Evolution* 43: 258-275

28. Lynch M, Ritland K (1999) Estimation of pairwise relatedness with molecular markers. *Genetics* 152: 1753-1766

29. Hardy OJ, Vekemans XV (1999) Isolation by distance in a continuous population: reconciliation between spatial autocorrelation analysis and population genetics models. *Heredity* 83: 145-154, doi: 10.1046/j.1365-2540.1999.00558.x

30. Hewison AJM, Vincent JP, Reby D (1998) Social organisation of European roe deer. In: Andersen R, Duncan P, Linnell JDC, editors. The European roe deer: the biology of success. Oslo, Norway: Scandinavian University Press. pp. 189-219
31. Csilléry K, Johnson T, Beraldi D, Clutton-Brock T, Coltman D *et al.* (2006) Performance of marker-based relatedness estimators in natural populations of outbred vertebrates. *Genetics* 173: 2091-2101, doi: 10.1534/genetics.106.057331
32. Kurt F (1968) Das Sozialverhalten des Rehes (*Capreolus capreolus* L.). *Mammalia Depicta* 3
33. Comer CE, Kilgo JC, D'Angelo GJ, Glenn TC, Miller KV (2005) Fine-scale genetic structure and social organization in female white-tailed deer. *Journal of Wildlife Management* 69: 332-344
34. Gear DA, Samuel MD, Scribner KT, Weckworth BV, Langenberg JA (2010) Influence of genetic relatedness and spatial proximity on chronic wasting disease infection among female white-tailed deer. *Journal of Applied Ecology* 47: 532-540, doi: 10.1111/j.1365-2664.2010.01813.x
35. Miller BF, DeYoung RW, Campbell TA, Laseter BR, Ford WM *et al.* (2010) Fine-scale genetic and social structuring in a central Appalachian white-tailed deer herd. *Journal of Mammalogy* 91: 681-689, doi: 10.1644/09-MAMM-A-258.1
36. Cullingham CI, Merrill EH, Pybus MJ, Bollinger TK, Wilson GA *et al.* (2010) Broad and fine-scale genetic analysis of white-tailed deer populations: estimating the relative risk of chronic wasting disease spread. *Evolutionary Applications* no, doi: 10.1111/j.1752-4571.2010.00142.x
37. Coltman DW, Pilkington JG, Pemberton JM (2003) Fine-scale genetic structure in a free-living ungulate population. *Molecular Ecology* 12: 733-742
38. Loiselle BA, Sork VL, Nason J, Graham C (1995) Spatial genetic structure of a tropical understory shrub, *Psychotria officinalis* (Rubiaceae). *American Journal of Botany* 82: 1420-1425

39. Nituch LA, Schaefer JA, Maxwell CD (2008) Fine-scale spatial organization reflects genetic structure in sheep. *Ethology* 114: 711-717, doi: 10.1111/j.1439-0310.2008.01522.x
40. Apio A, Kabasa JD, Ketmaier V, Schröder C, Plath M *et al.* (2010) Female philopatry and male dispersal in a cryptic, bush-dwelling antelope: a combined molecular and behavioural approach. *Journal of Zoology* 280: 213-220, doi: 10.1111/j.1469-7998.2009.00654.x



## *Résumé de la thèse*

Les populations sauvages sont de plus en plus soumises à d'importantes pressions de prédation en lien avec les activités humaines, qui sont la source de multiples facteurs de stress pour les populations sauvages. Parce qu'il est quasiment impossible pour la plupart des organismes de satisfaire l'ensemble de leurs activités fondamentales (alimentation, reproduction, repos, ...) sans encourir un risque de prédation, ils sont souvent confrontés à des compromis. Notamment dans le processus d'alimentation, les animaux doivent faire des compromis entre l'acquisition de ressources de bonnes qualités et l'évitement du risque de prédation ou de dérangement, car les meilleurs ressources sont généralement associées à un risque de prédation plus fort. Une des manière dont les animaux peuvent résoudre ce compromis est par la modification de leurs patrons d'utilisation des habitats. Dans cette thèse nous nous sommes intéressés au système Chevreuil-Homme pour comprendre comment les activités humaines peuvent impacter les patrons d'utilisation et de sélection des différents habitats. La population de chevreuils étudiée évolue dans un paysage fragmenté et fortement anthropisé, représentatif des paysages agricoles modernes. Le suivi depuis plus de 10 ans de cette population, avec plus de 300 animaux capturés et équipés de colliers GPS, nous offre une opportunité unique de mieux comprendre les mécanismes qui sous-tendent les stratégies adoptées par les individus au sein du compromis « risque – acquisition des ressources ». Nous avons ainsi montré que le compromis « risque-acquisition des ressources » affecte différemment les patrons de sélection des habitats en fonction des variations spatio-temporelles dans l'intensité du risque et la disponibilité des ressources. L'ensemble de nos travaux a également permis de mettre en évidence l'impact de facteurs environnementaux, tels que la période de chasse ou le moment de la journée, mais également l'impact de facteurs internes, tels que le statut reproducteur ou la sensibilité au stress des individus (probablement liée à leur personnalité), sur les stratégies d'utilisation des habitats. Les stratégies d'utilisation des habitats résultent donc d'interactions complexes entre les facteurs externes et internes et peuvent avoir potentiellement des conséquences importantes sur la valeur adaptative des individus et, à terme, sur la dynamique des populations. La prise en compte de l'ensemble de ces facteurs, et notamment de la variabilité inter-individuelle dans les stratégies d'utilisation des habitats, devrait permettre d'améliorer les outils de gestion et de conservation des populations d'ongulés sauvages.