



HAL
open science

Roe deer *Capreolus capreolus* dispersal in a heterogeneous landscape

Lucie Debeffe

► **To cite this version:**

Lucie Debeffe. Roe deer *Capreolus capreolus* dispersal in a heterogeneous landscape. Sciences du Vivant [q-bio]. Université Paul Sabatier Toulouse III, 2013. Français. NNT: . tel-02919987

HAL Id: tel-02919987

<https://hal.inrae.fr/tel-02919987v1>

Submitted on 24 Aug 2020

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.



Université
de Toulouse

THÈSE

En vue de l'obtention du

DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivré par :

Université Toulouse 3 Paul Sabatier (UT3 Paul Sabatier)

Présentée et soutenue par :

Lucie DEBEFFE

Le 8 février 2013

Titre :

La dispersion chez le Chevreuil européen, *Capreolus capreolus*, dans un
paysage hétérogène

ED SEVAB : Écologie, biodiversité et évolution

Unité de recherche :

Laboratoire Comportement et Ecologie de la Faune Sauvage (CEFS) - INRA

Directeur(s) de Thèse :

A. J. Mark HEWISON, DR, INRA-CEFS, Castanet-tolosan

Richard BON, MC, CRCA Université Paul Sabatier Toulouse III

Rapporteurs :

Hans VAN DYCK, Professeur, Université Catholique de Louvain, Belgique

Emmanuel DESOUHANT, Professeur, Université Claude Bernard Lyon I

Autre(s) membre(s) du jury :

Stéphane AULAGNIER, Professeur, Université Paul Sabatier Toulouse III - Président du jury

Jacques LABONNE, CR, INRA Saint-Pée sur Nivelle - Examineur

Jean-François LE GALLIARD, CR, CNRS Paris - Examineur

Jean-Michel GAILLARD, DR, CNRS Université Claude Bernard Lyon I - Examineur

Thèse présentée pour obtenir le titre de
Docteur de l'Université Paul Sabatier, Toulouse III
Discipline : Ecologie des Populations

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

La dispersion chez le Chevreuil européen
Capreolus capreolus dans un paysage hétérogène



© A. Debeffe

Présentée par :

Lucie Debeffe

Soutenue le 8 février 2013, devant le jury composé de :

Stéphane Aulagnier	Professeur	Université Paul Sabatier, Toulouse	Président du jury
Emmanuel Desouhant	Professeur	Université Claude Bernard, Lyon	Rapporteur
Hans Van Dyck	Professeur	Université catholique de Louvain, Belgique	Rapporteur
Jacques Labonne	Chargé de recherche	INRA, Saint-Pée sur Nivelle	Examineur
Jean-François Le Galliard	Chargé de recherche	CNRS, Paris	Examineur
Jean-Michel Gaillard	Directeur de recherche	Université Claude Bernard, Lyon	Examineur
Mark Hewison	Directeur de recherche	INRA, Toulouse	Co-directeur
Richard Bon	Maître de conférences	Université Paul Sabatier, Toulouse	Co-directeur

Laboratoire d'accueil : Laboratoire Comportement et Ecologie de la Faune Sauvage (CEFS)
Equipe Ecologie des Populations
Institut National de la Recherche Agronomique

« Les espèces qui survivent ne sont pas les espèces les plus fortes, ni les plus intelligentes, mais celles qui s'adaptent le mieux aux changements. »

Charles Darwin

Remerciements

Je tiens à remercier chaleureusement toutes les personnes qui de près ou de loin m'ont accompagnée tout au long de cette thèse.

Tout d'abord je remercie Hans Van Dyck et Emmanuel Desouhant pour avoir accepté de rapporter cette thèse, ainsi que Jacques Labonne, Jean-François Le Galliard, Jean-Michel Gaillard, et Stéphane Aulagnier pour avoir accepté de faire partie du jury.

Je remercie très sincèrement mes deux directeurs de thèse, Mark Hewison et Richard Bon pour m'avoir fait confiance et m'avoir accompagnée tout au long de ces 3 années et même un peu plus. Un grand merci à Mark de m'avoir accueillie au sein du laboratoire CEFS dès le Master 2 puis pour la thèse et même pour la suite !

Je tiens également à remercier les membres du comité de thèse, Jean Clobert, Jean-Michel Gaillard et Aurélie Coulon, pour leurs discussions enrichissantes et leurs avis pendant les réunions mais aussi à chacune de nos rencontres à Toulouse, Lyon, Moulis ou ailleurs.

Je tiens aussi à associer à ces remerciements les personnes qui ont collaboré à mon travail de thèse. Tout d'abord Francesca Cagnacci, Stéfano Focardi, Federico Ossi et Christophe Bonenfant qui font partis du groupe de travail sur les excursions des femelles dans le cadre de l'exploitation de la base de données européenne EURODEER. Grazie tante Francesca, Stefano e Federico per la vostra accoglienza molto piacevole in Italia, per le discuzione sempre interessentissime sui caprioli ma anche su tutte altre cose, anche grazie per tutti questi momenti non lavorativi la serrata con delle buone pizze !

Egalement merci à Aurélie, pour m'avoir fait découvrir les potentiels de l'outil génétique, ainsi que la patience nécessaire à l'utilisation d'ArcView pour les différents calculs, tu auras bien fini par trouver une solution qui prend moins d'un mois de calcul par cas !!

Enfin merci à Luca Borger qui a eu la patience de m'expliquer l'utilisation de son outil de modélisation pour l'appliquer à nos petits chevreuils lors de ma visite à Chizé, Grazie Luca !

Pendant les deux premières années de ma thèse j'ai eu l'opportunité de faire des enseignements, dans ce cadre je tiens à remercier toutes les personnes qui m'ont aidé à découvrir le monde de l'enseignement. Merci donc à Pierrick Blanchard, Stéphane Aulagnier, Nathalie Escaravage, Sovan Lek et Christian Jost qui m'ont permis d'enseigner dans des domaines aussi variés que la biologie végétale, les statistiques, la biologie de la conservation, ou le comportement animal à des étudiants de la première année de licence au doctorant.

Je suis finalement reconnaissante à tous les membres du laboratoire Comportement et Ecologie de la Faune Sauvage, et à Cathy Cibien (MAB France), pour cette bonne ambiance dans le bureau, les couloirs, à la cantine... mais aussi et surtout sur le terrain et en toutes circonstances !

Merci à Nicolas Morellet pour sa disponibilité sans limite et à toute heure, son aide et ses conseils toujours avisés notamment en statistiques.

Un grand merci à toutes les personnes qui sont venue nous aider sur le terrain, Bruno Cargnelutti et Bruno Lourtet qui m'ont initié au radio-traking, Joel Merlet et Denis Picot toujours prêt pour faire cuire un bon magret de canard dans la cheminée après une rude journée dehors, Hélène Verheyden, Jean-Marc Angibault toujours là quand on a soucis, même un câble d'embrayage qui craque ! mais aussi merci à Marjorie Battude, Hélène Dupuis, Léa Fontaine venues en renfort et enfin et surtout à Nadège Bonnot avec qui je me suis embarquée dans l'aventure de l'étude de la personnalité (aller hop une petite fid sur 44 (notre chouchoute) ça te dis ??)

Merci à Mark, Nicolas, Hélène pour toutes ces discussions intéressantes sur le Chevreuil, la recherche mais pas que, et sans oublier les réunions de thèse à 2h du matin !

Merci à Nadège, Chloé Monestier, Marion Gohier, Agnès Batard, Hélène D, Marjorie, Léa, Elisa Gottardi, Tanguy Daufresne pour les soirées en ville, les apéros au labo, la danse africaine et la bonne ambiance générale ! Un grand merci à Nadège qui m'a soutenu tout au long de cette thèse, avec qui j'ai partagé le bureau (enfin plutôt la pépinière-ménagerie..., si vous avez un petit chat, ou lapin abandonné vous savez à qui vous adresser...) mais aussi avec qui j'ai partagé l'ombre du bananier sous lequel cette thèse à été réalisée, bon courage à toi pour la fin ! (tiens au passage je te fais même un bisou !) Merci aussi à Chloé qui prend la relève dans le bureau, et supporte donc au quotidien deux thésardes bavardes en fin de thèse !

Enfin un grand merci à ma famille qui m'aura toujours soutenu et encouragé à aller au bout de mes projets. Et spécialement merci à Loïc qui aura été toujours présent et réconfortant, qui a aussi joué patiemment le rôle du premier public de toutes mes présentations orales du début à la fin de ce projet, même malgré les kilomètres qui nous séparent par moment, merci à toi !

Merci à Anne pour les illustrations de cette thèse, à Bruno L et Jean-Marc pour les photographies, et à Loïc pour en avoir relu des parties.



... Et merci à tous les chevreuils !

Table des matières

Liste des tableaux	12
Liste des figures	13
Résumé	16
I. Introduction générale	18
I.1. La dispersion natale, un trait d’histoire de vie complexe	20
I.1.1. Les trois phases de la dispersion et les facteurs qui la conditionnent	22
I.1.2. La dispersion, un processus coûteux	30
I.1.3. Une grande variabilité inter-individuelle	34
I.2. Modèle d’étude : le Chevreuil	38
I.2.1. Systématique, répartition et démographie	38
I.2.2. Biologie et cycle de vie : les grandes lignes	40
I.3. La dispersion natale chez le Chevreuil	42
I.4. Problématique de l’étude : Dispersion natale et variabilité inter-individuelle ...	45
II. Matériels et méthodes	50
II.1. Site d’étude	52
II.2. Population étudiée	54
II.3. Données	56
III.3.1. Captures et données comportementales	56
III.3.2. Données de localisation par GPS	58
III.3.2. Informations cartographiques	59
III.3.3. Analyses statistiques	60
II.4. Critères de dispersion	61

III. La dispersion est-elle condition-dépendante chez le Chevreuil ?	68
III.1. Effet du poids et du milieu sur la dispersion	70
III.1.1. Synthèse	70
III.1.2. Manuscrit 1: Condition-dependent natal dispersal in a large herbivore: heavier animals show a greater propensity to disperse and travel further	72
III.2. Etat de santé et dispersion, quelles conséquences ?	97
III.2.1. Etat parasitaire et statut de dispersion	97
III.2.2. Déterminants physiologiques de la dispersion	115
IV. Eléments ontogénétiques de la dispersion, rôle des explorations avant dispersion	128
IV.1. Synthèse	130
IV.2. Manuscrit 2 : Exploration as a key component of natal dispersal: dispersers explore more than philopatric individuals in roe deer	132
V. Existe-il une relation entre la personnalité et le comportement de dispersion ?	160
V.1. Syndrome comportemental de dispersion	162
V.1. 1. Synthèse	162
V.1.2. Manuscrit 3 : The link between behavioural profiles and dispersal outcomes reveals a dispersal syndrome in a large herbivore	164
V.2. Etude de la personnalité en milieu naturel et lien avec la dispersion	187
VI. Choix du domaine vital post-dispersion : rôle possible d'une empreinte de l'habitat natal ?	190
VI.1. Synthèse	192
VI.2. Manuscrit 4 : Is there no place like home? Settlement strategy varies among dispersing juveniles in a large herbivore	194
VII. Discussion générale	220
VII.1. Synthèse des résultats	222
VII.2. Discussion	224
VII.2.1. Quels peuvent être les coûts de la dispersion natale chez le Chevreuil ?	228
VII.2.2. Quels peuvent être les causes de la dispersion natale chez le Chevreuil ?	232
VII.3. Conclusion et implications	235
VII.4. Perspectives	237

Références bibliographiques	246
Annexes	264
Annexe I : Dispersion et personnalité ?	266
A.1.1. Stage de Léa Fontaine : « La mise en évidence de la personnalité pour expliquer la variabilité interindividuelle de la dispersion chez le Chevreuil (<i>Capreolus capreolus</i>) »	266
Annexe II : Vers une dispersion de reproduction chez le Chevreuil ?	290
A.2.1. Manuscrit 5 « EURODEER »: Do female roe deer use rut excursions as a breeding dispersal tactic for inbreeding avoidance?	290
Annexe III : Mouvement de dispersion, paysage et flux de gènes	326
A.3.1. Manuscrit 6 : Gene flow and landscape connectivity in roe deer – an objective approach integrating several landscape features.	326

Liste des tableaux

- Introduction

Tableau 1. Principales causes ultimes et proximales de la dispersion en fonction des différentes phases de la dispersion, d'après Bowler & Benton (2005) ainsi que les coûts associés d'après Bonte *et al.* (2012). p 33

Tableau 2. Taux et distance de dispersion dans diverses populations de chevreuils, ainsi que les facteurs trouvés comme influençant la dispersion dans ces populations p 45

- Matériel et méthodes

Tableau 3. Exemple de critères de dispersion utilisés dans des études sur la dispersion natale chez les mammifères p 62

Liste des figures

- Introduction

Figure 1. Aire de répartition du Chevreuil européen dans l'ouest de l'Europe, selon Linnell *et al.* 1998b. p 38

Figure 2. Tableau de chasse national pour le Chevreuil entre 1973 et 2010. p 39

- Matériel et méthodes

Figure 3. Représentation du site d'étude avec délimitation des trois secteurs. p 53

Figure 4. Estimation de l'indice d'abondance kilométrique pour les différentes années de suivi de la population. (source : Hewison A.J.M., données non publiées). p 54

Figure 5. Schéma du protocole utilisé pour estimer une « distance de fuite » sur un individu marqué localisé par son émetteur VHF. p 58

Figure 6. Extrait du parcellaire, regroupant l'ensemble des informations cartographiques disponibles sur le site d'étude. p 60

Figure 7. Exemple de distances parcourues lors de la dispersion natale : un individu parcourant une grande distance (a), une distance courte (b) et enfin un individu montrant un comportement de dispersion discutable (c) et qui en fonction des critères utilisés sera ou non classé en disperseur (distance entre les deux domaines vitaux supérieur au seuil de 500m mais se recouvrant légèrement...). Le domaine natal est représenté en bleu et le domaine adulte en orange. Ces trois individus ont un RSI global ≈ 0.50 permettant de les classer comme disperseurs. p 64

Figure 8. Exemple du calcul de l'indice global de stabilité du domaine dérivé de Roshier & Reid 2003 pour un individu qui disperse (a) et un individu philopatric (b). La première figure de chaque série montre les localisations GPS issues du suivi annuel, ainsi que les contours des domaines vitaux (DV) saisonniers (DV natal en bleu et DV adulte en orange). Les deux figures suivantes montrent le calcul de chacun des indices saisonniers (RSI « Range Stability Index »).

p 64

- Discussion

Figure 9. Schéma des trois phases de la dispersion, des questions qui lui sont associées, ainsi que ses relations avec les facteurs internes ou externes étudiés dans cette thèse (les chiffres entre parenthèses donnent les chapitres s'y référant).

p 223

Figure 10. Fréquence d'étude des différents éléments constituant la trame de l'écologie du mouvement telle que décrite dans Nathan *et al.* (2008) (a). Ainsi que leur répartition au sein des différents taxa (plantes, vertébrés et invertébrés) (b). Tirée de Holyoak *et al.* (2008).

p 225



Résumé

La dispersion, définie comme l'ensemble des mouvements qui éloigne les organismes de leur lieu de naissance de façon permanente, est un processus biologique fondamental de par son rôle déterminant dans la dynamique des populations. Dans la plupart des populations, tous les individus ne dispersent pas, et les individus qui dispersent ne sont pas un échantillon aléatoire de la population. Le but de cette thèse est d'appréhender les facteurs qui peuvent être une source de variabilité entre les individus dans leur comportement de dispersion au cours des différentes phases de la dispersion natale chez une espèce de grand herbivore, le Chevreuil. Dans une population de chevreuils évoluant dans un milieu hétérogène, plus de 80 individus juvéniles ont été capturés et équipés de collier GPS entre 2003 et 2012, permettant un suivi régulier de leurs déplacements pendant plus d'une dizaine de mois. Il a ainsi été mis en évidence l'importance de facteurs internes (tels que la masse corporelle des individus, leurs traits de comportement avant dispersion ou leur sexe) et externes aux individus (tel que le degré d'ouverture du paysage) au cours des différentes phases de la dispersion (émigration, trajet, immigration). Une variabilité inter-individuelle du comportement de dispersion s'observe tout au long du processus de dispersion, de la phase préparatoire à l'installation dans un domaine post-dispersion. De plus, plusieurs particularités du comportement de dispersion semblent participer à la réduction des coûts directs et indirects qui lui sont associés. Cette variabilité pouvant avoir des répercussions importantes sur le fonctionnement de la population, révèle ainsi l'importance de sa prise en compte dans les études sur la dispersion.

Mots clefs : Déplacement, Dispersion, Chevreuil, GPS, variabilité inter-individuelle, ongulés



Chapitre I

Introduction générale



I.1. La dispersion natale, un trait d'histoire de vie complexe

La dispersion, définie comme l'ensemble des déplacements qui éloigne de façon permanente les organismes de leur lieu de naissance (Stenseth & Lidicker 1992), est un processus biologique fondamental qui opère à des échelles temporelles et spatiales multiples (Nathan 2001). Il s'agit d'un trait d'histoire de vie commun à toutes les espèces capables de mobilité durant au moins un stade de leur cycle de vie. Elle concerne ainsi des organismes aussi divers que des mammifères, des insectes, ou des végétaux. Contrairement à la migration, la dispersion natale est unique au cours de la vie de l'organisme et irréversible, survenant seulement durant une période juvénile, avant le premier événement de reproduction et sans retour sur le domaine natal. La philopatrie se définit comme son contraire, en caractérisant les individus qui restent toute leur vie au sein de leur domaine natal. La dispersion est un processus clef dans la dynamique des populations, par ses effets notables sur la survie et le succès reproducteur des individus (Bowler & Benton 2005). Les conséquences de la dispersion sur la valeur adaptative des individus sont cependant sujettes à controverses. Ainsi la comparaison entre individus philopatrics et disperseurs, à propos des bénéfices relatifs que la dispersion confère, tourne à l'avantage de la dispersion ou de la philopatrie pour un nombre équivalent d'études (Belichon *et al.* 1996; Doligez & Part 2008). Dans ces deux cas les conséquences de la dispersion sur la valeur adaptative peuvent aussi engendrer des répercussions au niveau de la population. On distingue en effet l'influence de la dispersion sur la démographie, la génétique ou encore l'évolution des populations (Dieckmann, O'Hara & Weisser 1999; Clobert *et al.* 2001). La dispersion est ainsi définie comme un processus intégratif et synthétique reliant les disciplines de l'écologie, la génétique, le comportement et l'évolution (Stenseth *et al.* 1992).

En premier lieu, la dispersion se traduit par des échanges démographiques. La dispersion, dont le taux correspondant au nombre d'individus émigrants et immigrants, permet le maintien de la densité de population en dessous de la capacité d'accueil du milieu, et intervient directement dans la régulation des populations naturelles (Stenseth *et al.* 1992). De plus, le mouvement occasionné des individus d'une population source vers une population d'accueil, influencerait la dynamique de métapopulation (Ranta & Kaitala 2000). La dispersion agirait à titre de mécanisme synchronisant les fluctuations d'abondance entre les différentes populations. Elle préviendrait l'extinction de celles caractérisées intrinsèquement

par un déclin démographique grâce à l'apport régulier de nouveaux individus (dynamique de sources et de puits). Cependant, un fort taux de dispersion pourrait augmenter le risque d'extinction global en synchronisant la dynamique de ces populations (Ronce 2007). Chez une espèce d'oiseau tropical, l'Orthonyx de Temminck *Orthonyx temminckii*, le degré d'isolement des parcelles d'habitats conditionne leur probabilité d'occupation, et la dispersion joue un rôle prépondérant dans le maintien de l'occupation de ces parcelles d'habitats et donc dans le fonctionnement de cette population. En effet, les sous-populations vivant dans les massifs forestiers intacts servent de sources pour les sous-populations des zones fragmentées environnantes (Pavlacky *et al.* 2012). Toujours d'un point de vue démographique, la dispersion affecte directement la capacité d'expansion et de colonisation des populations, et donc plus globalement, l'expansion géographique d'une espèce dépend étroitement du taux de dispersion et de sa variation temporelle (Phillips *et al.* 2008).

Ensuite, la dispersion a été étudiée sous l'angle de la génétique des populations. En effet, le mouvement permanent des organismes aptes à se reproduire auquel elle fait référence participe directement à l'échange de matériel génétique entre populations mais également au brassage génétique sein des populations. La dispersion se traduit donc par un échange de gènes (flux génique) entre populations qui contribue à la structure génétique de celles-ci (Bohonak 1999) et contribue au maintien de la diversité génétique en leur sein (Hartl & Clark 1997). En général, la dispersion s'oppose aux effets de la dérive génétique et de la mutation, réduisant ainsi le degré de différenciation génétique entre populations par un effet homogénéisateur des fréquences alléliques (Bohonak 1999). Le rôle de la dispersion dans le mixage génétique a été fortement suspecté chez une espèce d'hydracariens *Arrenurus angustilimbatus* (Bohonak, Smith & Thornton 2004). Selon ces auteurs, la forte capacité de dispersion de ces organismes expliquerait l'uniformité morphologique ainsi que le haut niveau d'hétérozygotie observés entre les populations de *A. angustilimbatus*, ce qui ne se retrouve pas chez une espèce sœur *Arrenurus rufopyriformis* caractérisée par une plus faible capacité de dispersion (Bohonak *et al.* 2004).

De par l'ensemble de ces leviers, la dispersion joue un rôle majeur dans l'adaptation locale, la spéciation et l'évolution des traits d'histoire de vie et donc dans la persistance et l'évolution des espèces (Dieckmann *et al.* 1999). Comme le souligne Dieckmann *et al.* (1999), il est difficile d'imaginer un processus écologique ou évolutif n'étant pas affecté par la dispersion. Un des exemples les plus extrêmes illustrant le rôle crucial de la dispersion concerne le « suicide » évolutif d'une plante endémique rare, la Centaurée de la clape, *Centaurea corymbosa* (exemple présenté par Ronce 2007). Chez cette espèce inféodée aux

rochers calcaires de la montagne de la Clape située entre Narbonne et Gruissan au sud de la France, la dispersion à longue distance est vouée à un gros risque d'échec, et les traits qui lui sont liés ont donc été contre sélectionnés. Il en résulte une absence de colonisation et d'échange entre les populations pourtant distantes de 0,3 à 2,3 km (Colas, Olivieri & Riba 1997). Les conséquences de cette faible aptitude colonisatrice sont accentuées par la monocarpie (la plante meurt après son unique floraison) et l'auto-incompatibilité (pas de fécondation possible au sein d'une même fleur) dont fait preuve la Centaurée de la clape. Sans l'assistance de l'homme, la survie de cette espèce dépend de celle de six petites populations isolées soumises à des variations démographiques et environnementales stochastiques.

Toutefois, malgré son importance, la dispersion reste un des aspects les moins connus de l'écologie animale (Bowman 2003; Ronce 2007) et peu d'études prennent en compte ce phénomène dans sa globalité. Bien souvent, la dispersion est réduite à un mouvement, suivant une trajectoire linéaire entre un lieu de départ et un lieu d'arrivée. La réalité s'avère beaucoup plus complexe, et un nombre important de facteurs de nature différente peuvent intervenir dans la dispersion (ou son absence). Ainsi, il s'agirait plutôt d'un ensemble de processus interconnectés où ces facteurs de nature différente peuvent interagir. La structure du paysage, l'environnement social et la variabilité inter-individuelle notamment, y tiennent un rôle essentiel (Ims & Hjermann 2001; Clobert *et al.* 2009).

Les mouvements associés à la dispersion peuvent être temporellement et fonctionnellement séparés en deux catégories, définissant deux types de dispersion : la dispersion natale, définie comme l'ensemble des mouvements qui éloigne les organismes de leur lieu de naissance vers leur lieu de première reproduction (Howard 1960) et la dispersion de reproduction, définie comme le déplacement entre sites successifs de reproductions (Greenwood 1980). Ces deux catégories de dispersion diffèrent par bien des aspects, notamment dans les causes ultimes qui lui sont associées. Dans cette thèse, nous nous sommes principalement attachés à mieux comprendre le comportement de dispersion natale.

I.1.1. Les trois phases de la dispersion natale et les facteurs qui la conditionnent

Même si les modalités peuvent varier selon les organismes, la dispersion natale peut se décomposer en trois phases. La première phase ou émigration, correspond à l'initiation de la dispersion par le départ du domaine natal. Suivent les déplacements constituant un trajet de

dispersion à travers le paysage, correspondant à la seconde phase. La troisième et dernière phase ou immigration, se définit comme la sédentarisation permettant la construction d'un domaine vital distinct du domaine natal (Stenseth *et al.* 1992).

La dispersion natale est un processus multi-factoriel dont les causes sont souvent classées en deux types : facteurs proximaux et ultimes (Stenseth *et al.* 1992; Clobert *et al.* 2001). Les causes proximales de la dispersion sont nombreuses et variées, impliquant des facteurs démographiques (densité) ou environnementaux (disponibilité en nourriture, connectivité de l'habitat...) et des caractéristiques phénotypiques des individus telles que le poids ou le sexe. De multiples facteurs sont donc responsables de la complexité et de la variabilité des patrons observés (Clobert *et al.* 2001). Les hypothèses adaptatives sont généralement subdivisées en trois catégories sur la base des facteurs ultimes suivant : l'évitement de la consanguinité, l'évitement de la compétition pour la reproduction et d'autres ressources (la nourriture par exemple) entre apparentés ou en réponse à l'instabilité de l'habitat (Bowler *et al.* 2005). Plusieurs mécanismes peuvent favoriser la dispersion natale et sont par conséquent susceptibles d'orienter l'évolution de la dispersion. Des mécanismes proximaux et ultimes différents peuvent opérer à chacune des trois phases de la dispersion et interagir entre eux (Clobert *et al.* 2009). Ainsi plusieurs auteurs préconisent l'étude dissociée de ces trois phases de la dispersion afin d'en avoir une meilleure compréhension globale (Bowler *et al.* 2005; Clobert *et al.* 2009). Le tableau 1 (p 33), inspiré de Bowler & Benton (2005) synthétise les différents facteurs proximaux et ultimes, couramment évoqués dans la littérature comme influençant la dispersion au cours de ses trois phases.

Facteurs ultimes

Disperser devient adaptatif quand les bénéfices du déplacement dans un nouveau domaine excèdent les coûts associés à la dispersion (Bowler *et al.* 2005). Les coûts et les bénéfices sont variables et différents facteurs ultimes, tels que les interactions entre apparentés, l'évitement de la consanguinité ou encore l'instabilité de l'habitat, en modulant le compromis entre coûts et bénéfices peuvent modifier la manifestation du comportement de dispersion au niveau individuel.

La sélection de parentèle impliquant un mécanisme pour réduire la compétition entre apparentés au sein du site natal peut favoriser la dispersion d'une partie des individus. Cependant l'évitement par la dispersion de la compétition sur le site natal avec des apparentés

peut engendrer la compétition sur d'autres sites avec des individus non-apparentés (Hamilton & May 1977). La coopération ou le partage des tâches entre individus apparentés, comme le partage de la reproduction au sein du groupe ou encore une augmentation des soins parentaux, avec une augmentation de la survie juvénile, a un effet positif sur la valeur sélective des individus (Baglione *et al.* 2003). Par exemple, chez la Corneille noire *Corvus corone corone*, les mâles forment des associations entre apparentés des deux sexes pendant la période de reproduction avec la présence de jeunes mâles qui aident le couple reproducteur. Si une partie de ces jeunes mâles sont issus de l'événement de reproduction précédent, une partie sont des immigrants. Ces jeunes immigrants visitent plusieurs sites et choisissent de s'installer sur un site où un apparenté est présent afin d'y former une alliance (Baglione *et al.* 2003). Ainsi, la sélection de parentèle peut influencer l'équilibre entre les coûts et les bénéfices associés à la dispersion et donc affecter le comportement de dispersion en résultant (Bowler *et al.* 2005).

De nombreuses études discutant l'hypothèse de l'évitement de la consanguinité, s'appuient sur les effets délétères des accouplements consanguins sur la valeur adaptative des individus (Morton, Crow & Muller 1956). En effet, les accouplements entre individus apparentés augmentent le taux d'homozygotie et donc le risque d'expression d'allèles récessifs délétères. Les bénéfices associés à l'évitement de tels accouplements (« outbreeding » en anglais) ont de ce fait un impact positif important sur la valeur adaptative de l'individu et par conséquent sur la survie de la population. Si les femelles évitent de s'accoupler avec des mâles apparentés (Clutton-Brock 2009), la dispersion apparaît comme une stratégie d'évitement de la consanguinité efficace (Greenwood 1980). Une étude chez les mammifères vivant en groupe a pu mettre en évidence un lien direct entre le risque d'accouplements consanguins et la dispersion chez les femelles. En effet, chez les espèces dont le maintien de l'accès à la reproduction des mâles locaux est d'une durée supérieure à l'accès à la reproduction de leurs descendantes, le comportement de dispersion des jeunes femelles de ces espèces est plus prononcée (Lukas & Clutton-Brock 2011). Il est cependant délicat de dissocier l'effet des interactions entre apparentés (comme la compétition) et de l'évitement de la consanguinité sur la dispersion puisque ces deux effets engagent à la dispersion. Néanmoins, sous l'hypothèse que la dispersion aurait été sélectionnée comme un moyen d'éviter la compétition entre apparentés, aucun biais de sex-ratio dans la dispersion n'est attendu, alors qu'au contraire un biais en faveur de l'un des deux sexes est attendu sous l'hypothèse de l'évitement de la consanguinité (Bowler *et al.* 2005). Ainsi chez de nombreuses espèces il existe un biais de dispersion entre les sexes. Celui-ci concerne généralement les femelles chez les oiseaux et les mâles chez les mammifères (Greenwood

1980). Par exemple, chez le Mériion superbe *Malurus cyaneus*, la dispersion est biaisée en faveur des femelles (Cockburn *et al.* 2003). Afin d'accéder à un site de reproduction les femelles attendent qu'un territoire devienne vacant. Cockburn *et al.* (2003) ont remarqué que les femelles qui n'utilisent pas un site transitoire d'installation dans l'attente d'un territoire vacant mais qui l'obtiennent directement, parcourent des distances plus importantes. Les auteurs interprètent ces résultats comme une conséquence de la réduction de la possibilité de s'apparier avec un mâle apparenté. Le biais de dispersion envers l'un des deux sexes, dépend également de l'organisation sociale et de la philopatrie du sexe opposé.

Une troisième hypothèse propose qu'une forte instabilité de l'habitat inciterait les individus à disperser. La dispersion permettrait dans ce cas la recherche d'habitats favorables et d'échapper à la détérioration des conditions locales (Ronce 2007). Ainsi des études théoriques ont montré que des variations stochastiques, spatiales et temporelles, de la qualité des habitats devraient exercer une pression de sélection favorable à un comportement de dispersion (Bowler *et al.* 2005). Dans ce cas, la dispersion en réduisant la variance autour de la valeur adaptative peut être interprétée comme une stratégie d'optimisation de la valeur adaptative en réponse à cette variabilité stochastique. Cependant, la dispersion ne devrait pas être sélectionnée dans le cas où la capacité d'accueil des parcelles d'habitats varie spatialement mais reste constante dans le temps. Dans ce cas, la dispersion est sélectionnée uniquement dans les parcelles d'habitat de mauvaise qualité qui de ce fait contiennent moins d'individus. Mais en moyenne, sur l'ensemble des parcelles la dispersion n'est pas sélectionnée (voir Bowler & Benton (2005) pour plus de détails). Des études empiriques confirment que le comportement de dispersion est sélectionné dans des habitats soumis à des perturbations stochastiques (Ronce 2007). Il a été montré par exemple qu'une augmentation du taux de destruction des parcelles d'habitats dans une métapopulation artificielle de nématodes *Caenorhabditis elegans* a pour conséquence une augmentation de la fréquence du morphe dispersant (Friedenberg 2003).

Ces causes ultimes de la dispersion sont principalement en rapport avec la première phase de la dispersion, la décision de quitter son habitat natal, comme le montre l'étude de Lukas & Clutton-Brock (2011), où la dispersion des femelles dépend de la durée de maintien du statut reproducteur des mâles. Cependant une pression de sélection peut également intervenir pendant la seconde phase, le trajet de dispersion, en affectant la distance de dispersion. Ainsi, si la dispersion n'est pas biaisée entre les sexes chez le Cratérope bicolore *Turdoides bicolor*, le biais entre les sexes dans la distance de dispersion autorise un évitement

des accouplements avec des apparentés (Nelson-Flower *et al.* 2012). Notons que la distance requise pour échapper à la compétition entre apparentés n'est pas forcément équivalente à la distance permettant l'évitement d'accouplements consanguins et dépend des systèmes étudiés. Enfin, ces facteurs peuvent également affecter la dernière phase de la dispersion, l'immigration, comme l'illustre le choix du groupe de reproduction chez la corneille noire, où les mâles sont capables de s'installer dans un groupe d'apparentés après dispersion (Baglione *et al.* 2003).

Facteurs proximaux

Au cours de la première phase de la dispersion, l'émigration, de nombreux facteurs proximaux peuvent intervenir (Tableau 1, p33).

La densité locale en congénère est connue comme pouvant influencer les taux de dispersion. Bon nombres d'études rapportent une relation positive entre la densité de population et le taux de dispersion. D'après Matthysen (2005), sur plus de 45 études différentes (29 concernant des oiseaux et 16 des mammifères), la majorité des études montrant une densité dépendance de la dispersion évoque une relation positive. Une augmentation du taux de dispersion en réponse à une densité croissante semble être une réponse des individus à la compétition pour les ressources ou la recherche d'un partenaire sexuel. Aucune relation négative de densité dépendance de la dispersion n'a été mise en évidence chez les oiseaux, cette relation ne concernant que des mammifères (Bowler *et al.* 2005; Matthysen 2005), lorsque les bénéfices de la vie en groupe surpassent les coûts de la compétition. Ainsi le taux d'émigration des cerfs mâles *Cervus elaphus* décroît avec la densité, alors que le taux d'émigration est indépendant de la densité chez les femelles (Loe *et al.* 2009). Lorsque la densité de population augmente, la disponibilité en ressources par individu diminue mais, pour les mâles chez une espèce fortement polygyne comme le Cerf, l'accès aux femelles augmente. Ces différences en termes de ressources (nutritives pour les femelles et en femelles pour les mâles) peuvent expliquer les différences de patron observés entre mâles et femelles dans cette étude (Loe *et al.* 2009).

De nombreuses études signalent une corrélation négative entre la disponibilité en ressource et les taux d'émigrations. Dans ce contexte la dispersion permettrait aux individus de limiter la compétition pour les ressources. Dans une population norvégienne de chevreuils *Capreolus capreolus*, la dispersion des femelles semblent en accord avec ces prédictions.

Selon, Wahlstrom & Kjellander (1995b), les femelles disperseraient « volontairement » dans le but de maximiser l'accès aux ressources.

Les interactions intra-spécifiques, à travers la compétition, peuvent jouer un rôle important dans la décision de disperser, cependant, des interactions inter-spécifiques peuvent également intervenir (Bowler *et al.* 2005). Ainsi, le taux d'émigration s'accroît dans les populations sujettes à un fort taux de prédation, comme le suggère une étude chez une espèce de puceron *Acyrtosiphon pisum* (Sloggett & Weisser 2002). La forme ailée dispersante est produite lorsque les ressources du milieu sont pauvres mais également en présence de femelles d'une espèce de parasitoïde.

Si la compétition intra-sexe n'est pas symétrique entre mâles et femelles, ou si la disponibilité en partenaires sexuels n'est pas homogène dans l'espace, alors la sex-ratio peut également affecter la dispersion (Bowler *et al.* 2005). La manifestation d'une densité dépendance négative chez les cerfs mâles citée ci-dessus, peut alternativement s'expliquer par une sex-ratio biaisée en faveur des femelles, résultant d'un prélèvement cynégétique ciblé vers les mâles adultes et engendrant dans les populations en forte densité un nombre de femelles disponibles d'autant plus important (Loe *et al.* 2009).

Si la dispersion permet d'éviter la compétition entre apparentés ou des accouplements consanguins, pour autant que les individus possèdent la capacité à détecter le degré de parenté, alors le degré d'apparentement entre les individus pourrait conduire les individus à disperser (Bowler *et al.* 2005). Ainsi chez le Léopard commun *Podarcis muralis*, la présence d'apparentés affecte la dispersion des jeunes (Lena *et al.* 1998).

L'habitat peut également jouer un rôle primordial dans la décision que prennent les individus à disperser ou non. De nombreuses études empiriques révèlent une corrélation négative entre la taille des parcelles d'habitat et le taux d'émigration. Par exemple chez plusieurs espèces de micromammifères, la dispersion depuis des petites parcelles d'habitat est plus courante que depuis des parcelles de plus grandes superficie (Bowler *et al.* 2005). Selon Wiens (2001), la probabilité pour un individu de rencontrer la bordure de la tâche est plus élevée dans les petites parcelles d'habitats, et donc la probabilité d'en partir s'accroît avec la réduction de leur surface. De plus, les coûts associés à la dispersion peuvent dépendre de la nature de la matrice entre les parcelles d'habitat ainsi que de la distance séparant les différentes parcelles d'habitat. Si les individus sont capables d'estimer ces coûts, par exemple via un comportement d'exploration pré-dispersion, alors ces deux paramètres peuvent également influencer le taux d'émigration (Wiens 2001; Bowler *et al.* 2005).

Tous ces facteurs peuvent interagir entre eux de multiples façons, par exemple l'effet de la disponibilité des ressources semble varier avec la densité. Ces interactions entre le phénotype d'un individu et les conditions environnementales peuvent conditionner le type d'individus qui disperse et la distance qu'ils parcourent (Benard & McCauley 2008).

Une partie des facteurs influençant la décision de quitter l'habitat natal joue également un rôle sur le trajet de dispersion, seconde phase de la dispersion. A ce titre, les effets de la matrice de l'habitat introduits ci-dessus ont également leur importance dans cette seconde phase de la dispersion. Les mouvements de dispersion des organismes peuvent être influencés par le type d'habitat et son hétérogénéité (Wiens 2001; Van Dyck & Bagnette 2005), ainsi, les facteurs en lien avec l'habitat sont prépondérants à ce stade de la dispersion. Beaucoup d'étude consacrées à la dispersion assimilent la trajectoire empruntée par les individus à une ligne droite entre les zones de départ et d'arrivée. Cependant, les trajectoires ne sont très probablement ni linéaires ni aléatoires et l'habitat peut avoir un rôle clef sur la trajectoire empruntée (Wiens 2001). Par exemple chez la Sittelle torchepot *Sitta europea*, l'hétérogénéité de l'habitat influence la distance de dispersion des individus, avec des distances parcourues plus grandes dans les paysages très fragmentés (Matthysen, Adriaensen & Dhondt 1995). Dans certains cas, l'habitat représente une barrière imperméable aux mouvements des individus. Dans une étude couplant une approche de capture-marquage-recapture avec une approche génétique chez une espèce de papillon rare (*Atrytonopsis* nouvelle espèce 1) Leidner & Haddad (2011) montrent que des étendues de forêt de plus de 5 km de long constituent une barrière contre la dispersion pour cette espèce. Bowler & Benton (2005) soulignent que le temps nécessaire au trajet de dispersion dépend des stratégies de recherche ainsi que des indices utilisés pour localiser un habitat favorable.

Enfin, la configuration du paysage joue encore une fois un rôle important sur la dernière phase de la dispersion, l'immigration ou l'installation dans un domaine post-dispersion. Ainsi, les parcelles d'habitat isolées reçoivent moins de migrants et les plus grandes parcelles d'habitat tout comme les habitats de meilleure qualité semblent être préférés par les individus migrants (Bowler *et al.* 2005). Des résultats obtenus lors d'une étude chez la Grande outarde *Otis tarda*, sont en accord avec cette observation. En effet, les groupes les plus isolés favorisent une proportion plus importante d'individus philopatryques, avec un effet plus prononcé chez les mâles (Martin *et al.* 2008). Dans cette dernière étape de la dispersion, le point central est la sélection du domaine d'installation. Cette sélection peut avoir des

conséquences importantes sur la valeur adaptative des individus, et ce plus particulièrement pour des espèces sédentaires, car elle va conditionner la qualité de l'habitat utilisé en termes de ressources disponibles ou de la présence de congénères.

Les règles de sélection de l'habitat que les individus appliquent dans le choix de leur domaine d'installation vont donc conditionner cette dernière phase de la dispersion. Stamps (2001) met en avant deux mécanismes comportementaux qui peuvent jouer un rôle important dans la sélection de l'habitat chez de nombreuses espèces : l'attraction pour des congénères et l'empreinte de l'habitat natal.

- L'attraction pour des congénères se manifeste lorsque leur présence dans une parcelle d'habitat augmente la probabilité que d'autres individus s'y installent (Stamps 2001). Par exemple, chez la Grande outarde, les individus semblent utiliser la présence et l'abondance de congénères pour évaluer la qualité relative des différentes colonies, ainsi la présence et l'abondance de congénères influence le taux et la distance de dispersion (Martin *et al.* 2008).

- L'empreinte de l'habitat natal est un tout autre mécanisme. Elle survient lorsque l'exposition à des stimuli dans l'habitat natal augmente la probabilité qu'un individu sélectionne un habitat non familial présentant les mêmes stimuli (Stamps 2001). L'hypothèse de l'induction de préférence pour l'habitat natal (« Natal Habitat Preference Induction » ou NHPI en anglais) développé par Davis & Stamps (2004) est définie par un type d'induction ou d'empreinte qui intervient dans un contexte spécifique : celui de la dispersion natale. Choisir un habitat qui présente les mêmes stimuli que son habitat natal pourrait permettre aux individus qui dispersent de localiser des habitats qui leur conviennent rapidement et efficacement (Davis & Stamps 2004). Cette induction de préférence pour l'habitat natal semble être un mécanisme de sélection de l'habitat largement répandu au sein des différents taxa. Plusieurs études chez des insectes, poissons, amphibiens, oiseaux et une chez une espèce de mammifère, révèlent l'existence d'une induction de préférence pour l'habitat natal (Davis *et al.* 2004) (confer leur Table1 pour plus de détails). Par exemple, une étude menée sur les écureuils roux *Tamiasciurus hudsonicus* montre que la familiarité pour un type d'habitat et sa disponibilité sont de bien meilleurs prédicteurs du lieu d'installation que la qualité relative des habitats, suggérant le rôle de l'empreinte de l'habitat natal dans le choix du domaine d'installation chez cette espèce (Haughland & Larsen 2004).

On peut également penser que la densité locale ou la sex-ratio potentiellement impliqués dans la décision de disperser ou non, interviennent également dans la sélection du domaine post-dispersion. Une étude expérimentale dans une population de mésanges charbonnières *Parus major*, a pu mettre en évidence une préférence d'installation pour des

lieux où la sex-ratio est équilibrée ou biaisée en faveur des mâles et un fort évitement des lieux où la sex-ratio biaisée en faveur des femelles pour les deux sexes (Nicolaus *et al.* 2012).

I.1.2. La dispersion, un processus coûteux

L'histoire de vie (« life history tactics » en anglais) regroupe l'ensemble des évènements importants au cours du cycle de vie d'un individu dont le niveau d'allocation d'énergie conditionne directement la production et la survie des descendants (Stearns 1989). L'histoire de vie est donc une notion centrale en biologie évolutive. Les traits d'histoire de vie sont définis comme étant un ensemble de caractéristiques fonctionnelles permettant de décrire le cycle de vie des individus d'une population, tel que l'âge à la première reproduction, la longévité, la vitesse de croissance, la fréquence de reproduction, ou encore le nombre et les caractéristiques des jeunes produits (Stearns 1989). Un assemblage donné de traits d'histoire de vie, par la gestion du compromis entre les différents traits d'histoire de vie, exerce donc une contrainte sur la manière dont les individus d'une population gèrent la variabilité des conditions de ressources. La notion d'équilibre entre les coûts et les bénéfices est alors centrale dans l'issue de ces compromis. La dispersion est aussi un trait de l'histoire de vie de l'individu, probablement celui le plus fortement impliqué dans la persistance et l'évolution des espèces (Dieckmann *et al.* 1999; Clobert *et al.* 2001). Comme la dispersion est un processus coûteux (Bonte *et al.* 2012), l'équilibre entre les bénéfices obtenus et les coûts engendrés constitue donc un facteur déterminant dans la gestion des compromis entre les différents traits d'histoire de vie à l'échelle individuelle.

Le premier des coûts associés à la dispersion est le risque direct de mortalité pendant la phase de trajet. En effet, les déplacements à longue distance dans des milieux inconnus entraînent chez beaucoup d'espèces une mortalité accrue qui peut être proportionnelle à la distance parcourue, comme chez la Marte américaine *Martes americana* (Johnson *et al.* 2009). Bien d'autres coûts directs et indirects (subis ultérieurement) sont associés au processus de dispersion et diffèrent en fonction de la phase de la dispersion considérée. Ainsi, dans une population anglaise de Renard roux *Vulpes vulpes*, même si leur taux de mortalité ne diffèrent pas, les individus qui dispersent présentent plus de blessures que les individus philopatrics ; de plus, les femelles ayant dispersé ont de plus grandes chances de manquer leur première opportunité de reproduction (Soulsbury *et al.* 2008).

Les coûts de la dispersion sont classés en quatre catégories : les coûts énergétiques, les coûts en temps, les coûts associés au risque et enfin les coûts associés au choix de l'habitat post-dispersion aussi nommé coûts d'opportunité (Bonte *et al.* 2012) :

- Les coûts énergétiques de la dispersion réfèrent à l'énergie métabolique dépensée pendant les mouvements de dispersion eux-mêmes, mais comprennent également les coûts associés au développement d'organes ou de tissus spécifiques impliqués dans la dispersion (tels que le surdéveloppement de certains muscles ou encore la présence d'ailes uniquement chez la forme dispersante de certaines espèces d'insectes). Le coût métabolique du déplacement peut varier entre les espèces comme c'est le cas chez plusieurs espèces de vipères (Secor, Jayne & Bennett 1992). Plusieurs études ont démontré que les coûts énergétiques associés à la vitesse de vol chez les oiseaux peuvent entraîner une diminution de la survie (Part 1995; Bonte *et al.* 2012). Mandel *et al.* (2008) rapportent que les vautours *Cathartes aura*, semblent dévier de leur route de migration afin de bénéficier de courants favorables leur permettant de réduire les coûts associés à des mouvements de migration de longue distance. Des coûts énergétiques peuvent donc affecter les trois phases de la dispersion, puisque les coûts induits par un déplacement font référence au trajet de dispersion mais également aux déplacements engagés dans la recherche du site d'installation et de son exploration à fine échelle (Bonte *et al.* 2012).

- Les coûts en temps sont une conséquence directe du processus de dispersion, puisque le temps passé à la dispersion et à sa préparation n'est pas alloué à une autre activité telle que la recherche de nourriture. Ce coût est donc présent pour les trois phases de la dispersion (Stamps 2001; Bonte *et al.* 2012). Par exemple, Part (1995) soulève le coût élevé en temps que représente la recherche d'un site d'installation chez une espèce d'oiseau migrateur, le Gobe-mouche à collier *Ficedula albicollis*.

- Les risques encourus par les individus lors de la dispersion sont de plusieurs types. Ils peuvent être directement reliés au risque accru de mortalité (principalement par prédation) pendant la phase de trajet, comme chez la Marte américaine (Johnson *et al.* 2009), ou associés à l'installation dans un environnement nouveau et donc potentiellement risqué (Bonte *et al.* 2012). L'exemple le plus évident de ce risque accru de mortalité sur le lieu d'installation est celui de l'impact massif de la prédation et du parasitisme sur la survie et la germination des graines de nombreuses plantes après dispersion (Holl 2002). Les risques peuvent également être indirects et liés à des blessures ou à des changements physiologiques (Bonte *et al.* 2012),

comme le montre le taux de blessure élevé retrouvé chez les renards roux ayant effectué une dispersion (Soulsbury *et al.* 2008).

- Enfin, la dernière catégorie des coûts de la dispersion se rapporte au choix de l'habitat post-dispersion, correspondant à la dernière étape de la dispersion : l'installation. Des coûts sont liés à l'installation dans un habitat de qualité médiocre mais également à la perte de familiarité des individus face à leur nouvel habitat et donc à la perte d'une adaptation à leur habitat natal (Stamps, Krishnan & Reid 2005; Bonte *et al.* 2012). La perte de familiarité engendrée par un événement de dispersion peut avoir des conséquences sur l'acquisition de site de reproduction et/ou de leur qualité. Par exemple, chez le Lézard *Anolis aeneus*, la familiarité avec l'habitat ainsi que ces occupants se révèle être une condition *sine qua non* pour la compétition des territoires vacants, avec les individus familiers étant les meilleurs compétiteurs (Stamps 1987). Chez les espèces sociales des effets sociaux tels que la proximité d'individus apparentés ou seulement de la même espèce rentrent en jeu dans la sélection du domaine post-dispersion. Chez l'araignée sociale *Stegodyphus dumicola*, la vie en groupe améliore la survie des individus même si en contrepartie la fécondité des femelles est moindre. Une colonie de taille intermédiaire présente donc un avantage optimal (Bilde *et al.* 2007). En s'installant dans un habitat où les individus sont présents en faible densité, ces espèces peuvent alors encourir un coût lié à la difficulté à former des colonies de taille optimale (Bonte *et al.* 2012).

Les coûts et les bénéfices associés à la dispersion peuvent varier en fonction des différentes phases (Van Dyck *et al.* 2005). De plus, la multiplicité des coûts et leurs distinctions entre les différentes phases de la dispersion rendent leurs études difficiles (Bonte *et al.* 2012). Selon Bonte *et al.* (2012), aucun coût spécifique avant le départ en dispersion chez les disperseurs n'a été mis en évidence chez les vertébrés. La plupart des études sur les coûts de la dispersion comparent la valeur adaptative des individus philopatriques et disperseurs et ne permettent pas de différencier les coûts en lien avec les différentes phases de la dispersion (Belichon, Clobert & Massot 1996; Doligez & Part 2008). Les coûts de chacune des phases de la dispersion peuvent induire des compromis entre eux mais aussi avec des traits en rapport avec d'autres phases et donc provoquer différentes réponses en fonction du contexte environnemental et social (Bonte *et al.* 2012). Par exemple, des individus exprimant un temps de recherche plus long (les coûts associés à la recherche peuvent être plus élevés) ont une plus forte probabilité de s'installer dans un habitat de bonne qualité (Stamps *et al.* 2005). La gestion à l'échelle individuelle des coûts de la dispersion peut engendrer une

variabilité inter-individuelle et ainsi contribuer aux patrons de dispersion dépendant de la condition et du contexte observés chez certaines espèces (Bonte *et al.* 2012). En effet, les coûts énergétiques ou les risques associés à la dispersion peuvent dépendre de la condition physique des individus, de sorte que des stratégies alternatives de dispersion peuvent émerger en fonction de la condition des individus. Barbraud, Johnson & Bertault (2003) rapportent qu’au sein d’une population de flamands roses *Phoenicopterus ruber roseus*, les individus en bonne condition physique ont une plus forte probabilité de s’engager dans un comportement de dispersion, probablement car ces individus sont plus aptes à supporter les coûts associés à la dispersion.

Mieux comprendre les coûts de la dispersion revêt donc un intérêt majeur afin de mieux comprendre ce processus dans sa globalité.

Tableau 1. Principales causes ultimes et proximales de la dispersion en fonction des différentes phases de la dispersion, d’après Bowler et Benton (2005) ainsi que les coûts associés d’après Bonte et al (2012).

Facteurs proximaux qui influent sur la dispersion	Emigration - <i>décision de partir</i> -	- Densité - Disponibilité en ressource - Interaction interspécifique - Sex-ratio - Liens de parenté - Taille des parcelles d’habitat - Matrice de l’habitat - Isolation des parcelles d’habitat	Coûts associés avant départ : - Coûts énergétiques pendant le développement départ : - Risques - Dépense en temps et en énergie
	Mouvement - <i>trajet</i> -	- Matrice de l’habitat - Stratégies de recherche - Signaux (de l’habitat)	- Risques (ex. mortalité accrue) - Dépense en temps et en énergie
	Immigration - <i>installation</i> -	- Taille des parcelles d’habitat - Isolement des parcelles - Signaux de l’habitat	- Dépense en temps et en énergie - Risques (ex. qualité médiocre de l’habitat choisi)
Causes ultimes de la dispersion		- Compétition pour la ressource et la reproduction (interactions entre apparentés) - Evitement de la consanguinité - Instabilité de l’habitat	

I.1.3. Une grande variabilité inter-individuelle

Dans les années soixante-dix, les différences entre les individus d'une même espèce ont été peu étudiées. Dans le courant de l'écologie comportementale (« Behavioural Ecology » en anglais) la diversité des stratégies au sein d'une espèce ou stratégies alternatives du comportement devient un concept clef (Krebs & Davies 1993). Ce n'est que plus récemment que l'on s'est intéressé à la variabilité inter-individuelle du comportement de dispersion. En effet, dans un contexte identique tous les individus d'une même population ne présentent pas les mêmes capacités à disperser et ne dispersent donc pas tous, ni de la même manière. Comprendre ce qui différencie les individus dans leur aptitude à disperser est une importante question (Clobert *et al.* 2001).

L'importance de la prise en compte de la variabilité inter-individuelle du comportement de dispersion au niveau de la dynamique des populations, par exemple sur la survie et le maintien des populations dans un système de métapopulation a été mise en exergue tout d'abord par des travaux théoriques (Johnson & Gaines 1990; Bonte & de la Peña 2009; Hawkes 2009) ; puis empiriques chez la Mite (Bowler & Benton 2009), la Mésange charbonnière (Dingemanse *et al.* 2003), le Léopard commun (Cote & Clobert 2007) et la Gambusie (Cote *et al.* 2010b). Cependant, les différences de traits d'histoire de vie entre individus philopatriques et disperseurs sont généralement ignorées des modèles en dynamique des populations (Johnson *et al.* 1990; Bonte *et al.* 2009a). Cette variabilité inter-individuelle du comportement de dispersion s'observe à différents niveaux. Elle peut être figée et donc en lien avec un trait phénotypique fixe comme le sexe, ou variable en impliquant des traits non fixes comme la condition physique. Le concept de dispersion dépendante du phénotype reprend l'ensemble de cette hétérogénéité des individus face à la dispersion. Clobert *et al.* (2009) la définissent par la corrélation observée entre le comportement de dispersion et un trait morphologique, comportemental ou d'histoire de vie au sein d'une population ou d'une espèce donnée. Les individus ne seraient donc pas tous égaux face à la dispersion et certains seraient plus susceptibles de disperser. Ainsi, plusieurs études font état d'un lien entre des caractères phénotypiques, morphologiques ou comportementaux qui sont corrélés avec la dispersion. Le concept de syndrome de dispersion, se définit comme un ensemble de traits phénotypiques, morphologiques ou comportementaux qui diffèrent entre individus philopatriques et disperseurs (Clobert *et al.* 2009). Par exemple, une étude comparative chez les campagnols et les lemmings montre que les individus qui dispersent sont souvent plus actifs et plus explorateurs que les individus philopatriques pour 9 des 11 espèces testées (Le

Galliard *et al.* 2011). Notamment, une étude sur le Campagnol roussâtre *Clethrionomys glareolus* montre que les populations nordiques sont plus actives et consomment plus de nourriture que les populations du sud, et que ces populations nordiques sont également caractérisées par un taux d'émigration plus important (Ebenhard 1987). La plupart de la variabilité inter-individuelle dans la capacité de dispersion peut être expliquée par l'existence de variations des coûts et des bénéfices associés à la dispersion, entre ces individus (Bowler *et al.* 2005). En effet, la gestion du compromis entre ces coûts et bénéfices à l'échelle individuelle peut dépendre pour chaque individu de paramètres phénotypiques, environnementaux ou comportementaux.

Des différences dans le comportement de dispersion entre les sexes apparaissent chez de nombreuses espèces. La dispersion tend à être biaisée en faveur des mâles chez les mammifères, alors que le biais est en faveur des femelles chez les oiseaux (Greenwood 1980). Plusieurs études montrent que les mâles dispersent plus fréquemment que les femelles chez le Cerf élaphe (Loe *et al.* 2009; Perez-Espona *et al.* 2010), bien que l'importance du biais sexuel varie entre populations (Perez-Espona *et al.* 2010). De même, chez une espèce de rongeur social, le Campagnol commun *Microtus arvalis*, la dispersion est largement biaisée en faveur des mâles, même si les événements de dispersion à très longue distance sont beaucoup plus équilibrés entre mâles et femelles (Gauffre *et al.* 2009). Une différence de coûts associés à la dispersion entre les sexes pourrait expliquer ce patron. Chez le Gobe-mouche à collier par exemple, le coût associé à la perte de familiarité chez les adultes est plus marqué chez les mâles, pouvant expliquer le biais observé pour les femelles (Part 1995).

La dispersion dépendante du phénotype, revêt plusieurs aspects et souligne notamment l'effet de la condition physique ou du statut hormonal des individus sur leur comportement de dispersion (Dufty & Belthoff 2001). Des différences de condition physique entre les individus peuvent entraîner des différences dans les trois phases du comportement de dispersion. Chez le Hibou grand duc *Bubo bubo*, la condition physique des individus affecte non seulement leur capacité à disperser mais également leur comportement de dispersion. Les individus en mauvaise condition physique partent plus tard et parcourent des distances moins grandes que les individus en bonne condition physique (Delgado *et al.* 2010).

Un nombre croissant d'études sur le comportement animal met en évidence l'existence de différences comportementales cohérentes entre individus dans le temps et entre contextes (Réale *et al.* 2007). Lorsque plusieurs traits comportementaux sont corrélés on évoque les

concepts de personnalité, de syndrome comportemental ou de tempérament (Sih, Bell & Johnson 2004; Bell 2007; Réale *et al.* 2007). Selon Réale *et al.* (2007), les traits comportementaux qui permettent de distinguer les différences inter-individuelles de personnalité peuvent être regroupés en cinq catégories : 1/ le degré de témérité, qui représente la réaction d'un individu à une situation risquée mais non nouvelle ; 2/ la capacité d'exploration, qui correspond à la réaction d'un individu dans une situation nouvelle ; 3/ le niveau général d'activité d'un individu ; 4/ l'agressivité qui correspond à la réaction agonistique d'un individu face à un congénère et enfin 5/ la sociabilité, qui se traduit par les réactions (autres qu'agressives) d'un individu face à la présence ou l'absence d'un congénère. Des différences entre ces traits et donc entre personnalités peuvent être impliquées dans le comportement de dispersion. Ainsi des études récentes ont montré l'influence des personnalités sur la capacité des individus à disperser (Dingemanse *et al.* 2003; Cote *et al.* 2007; Cote *et al.* 2010b) ou à parcourir de plus grandes distances de dispersion (Fraser *et al.* 2001). Les cinq catégories de traits comportementaux cités ci-dessus peuvent être liées à la dispersion : la témérité est positivement corrélée à la distance de dispersion chez le Guppy de Trinidad *Rivulus hartii* (Fraser *et al.* 2001) ; les individus qui dispersent sont aussi les plus exploreurs dans une population de mésanges charbonnières (Dingemanse *et al.* 2003) ; une population de campagnols communs au forte capacité colonisatrice présente un haut niveau d'activité général (Ebenhard 1987) ; enfin d'un point de vue du contexte social regroupant les deux dernières catégories, des personnalités sociales (individus recherchant ou non la présence de congénères) ont été reliées à la décision de dispersion chez le Lézard des murailles (Aragon, Meylan & Clobert 2006; Cote *et al.* 2007) et la Mésange charbonnière (Nicolaus *et al.* 2012) ou encore chez le Merle bleu *Sialia sp.*, où les mâles agressifs sont plus commun au niveau du front d'invasion (Duckworth & Badyaev 2007). Bien que le lien entre la personnalité et le comportement de dispersion ne soit démontré que chez peu d'espèces à ce jour, il semble largement répandu au sein des différents taxa (Cote *et al.* 2010a). Au même titre que les autres sources d'hétérogénéité entre les individus, l'existence d'une dispersion dépendante de la personnalité peut affecter la dynamique des métapopulations ainsi que le processus des invasions biologiques (Cote *et al.* 2010a). Par exemple chez une espèce invasive, une agressivité plus prononcée des individus disperseurs peut accroître sa capacité à supplanter l'espèce native concurrente.

Concernant la phase d'immigration, l'expérience acquise dans l'habitat natal peut être une source supplémentaire de variabilité entre les individus dans leur comportement de

dispersion. Comme cité ci-dessus, l'environnement expérimenté avant le départ et pendant le trajet peut influencer le comportement d'installation par le biais de la familiarité recherchée par les individus lors de leur choix du domaine post-dispersion (Davis *et al.* 2004). Cette induction de préférence pour l'habitat natal peut être une source importante de variation inter-individuelle dans la sélection du domaine vital post-dispersion au sein d'une même population (Davis *et al.* 2004).

Cette thèse se place dans le contexte de l'étude du comportement de dispersion, et s'intéresse plus particulièrement à la variabilité inter-individuelle du comportement qui peut exister au cours des différentes phases de la dispersion. L'objectif général de ce travail est d'appréhender les facteurs générant une telle hétérogénéité, dans le but de mieux comprendre la dispersion natale chez le Chevreuil européen dans un paysage hétérogène.



I.2. Modèle d'étude : le chevreuil

I.2.1. Systématique, répartition et démographie

Le Chevreuil européen, *Capreolus capreolus*, appartient à l'ordre des *Artiodactyla*, à la famille des *cervidae*. Le genre *Capreolus* comprend deux espèces : le Chevreuil sibérien *Capreolus pygargus* (Pallas, 1771) et le Chevreuil européen *Capreolus capreolus* (Linnaeus, 1758). Cette dernière espèce est elle-même subdivisée en plusieurs sous-espèces telles que *Capreolus capreolus italicus* présent dans la péninsule italienne ou *Capreolus capreolus garganta* dans le sud de l'Espagne (bien que la présence de sous-espèces distinctes reste encore sujet à controverses). Le Chevreuil est un ongulé de taille moyenne au faible dimorphisme sexuel. Le poids des adultes est variable selon la population mais les mâles pèsent en moyenne (\pm écart-type) de 23,7 ($\pm 0,8$) à 32 ($\pm 0,8$) kg et les femelles avec seulement quelques kilogrammes de moins pèsent en moyenne (\pm écart-type) de 18 ($\pm 0,2$) à 30 ($\pm 0,7$) kg. Les mâles se différencient des femelles par la présence d'une paire de bois, qui croissent de décembre à mars et ne tombent qu'à l'automne suivant (Danilkin & Hewison 1996).

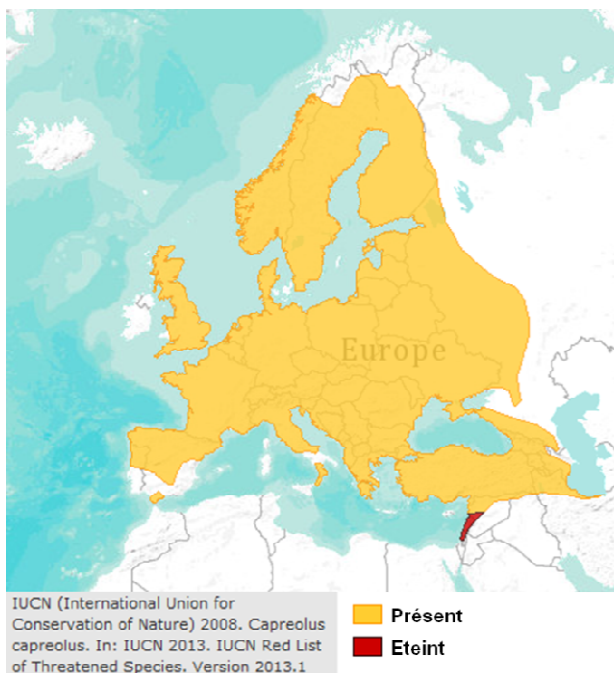


Figure 1. Aire de répartition du chevreuil européen dans l'ouest de l'Europe (source : <http://www.iucnredlist.org>)

Durant la dernière glaciation la répartition du Chevreuil se limitait aux régions méditerranéennes qui ont servi de zone refuge à de nombreuses espèces. Avec le réchauffement qui suivit il recolonisa progressivement le nord de l'Europe, son aire de répartition s'étendant à présent sur l'ensemble du continent à l'exception de l'Irlande (Fig. 1)

(Linnell, Duncan & Andersen 1998b). Jusqu'à la fin du XIXème siècle, le Chevreuil était majoritairement forestier, suite à la raréfaction et la fragmentation de l'habitat forestier au début du XXème siècle il vit ses effectifs diminuer. Depuis le milieu du XXème siècle, le Chevreuil colonise de nouveaux milieux et en raison de l'abandon des campagnes et de la raréfaction de ses prédateurs naturels ses populations ont rapidement augmenté en effectif, et on le retrouve actuellement dans la quasi-totalité des paysages européens (Gill 1990; Linnell *et al.* 1998b). En France, le Chevreuil occupe les milieux boisés, mais également les milieux fortement fragmentés où l'habitat boisé est morcelé (Hewison *et al.* 2001), ainsi que les grandes plaines agricoles où il s'est complètement affranchi de l'habitat boisé (Cibien *et al.* 1989).

Le Chevreuil est classé comme une espèce de « préoccupation mineure » sur la liste de l'IUCN (International Union for Conservation of Nature) (source : liste rouge des espèces menacées de l'IUCN version 2012.1). La population d'Europe centrale est estimée à plus de 15 millions d'individus (Lovari *et al.* 2008), faisant du Chevreuil l'espèce de grand herbivore la plus abondante et répandue en Europe (Gill 1990). En France et en Europe, le Chevreuil est une espèce chassée ce qui en fait une espèce d'intérêt socio-économique non négligeable (Cederlund 1983). Le nombre d'individus tués chaque année est en progression. En France depuis les années 2000 près de 500 000 chevreuils sont tués annuellement dans la réalisation du plan de chasse national (Fig. 2).

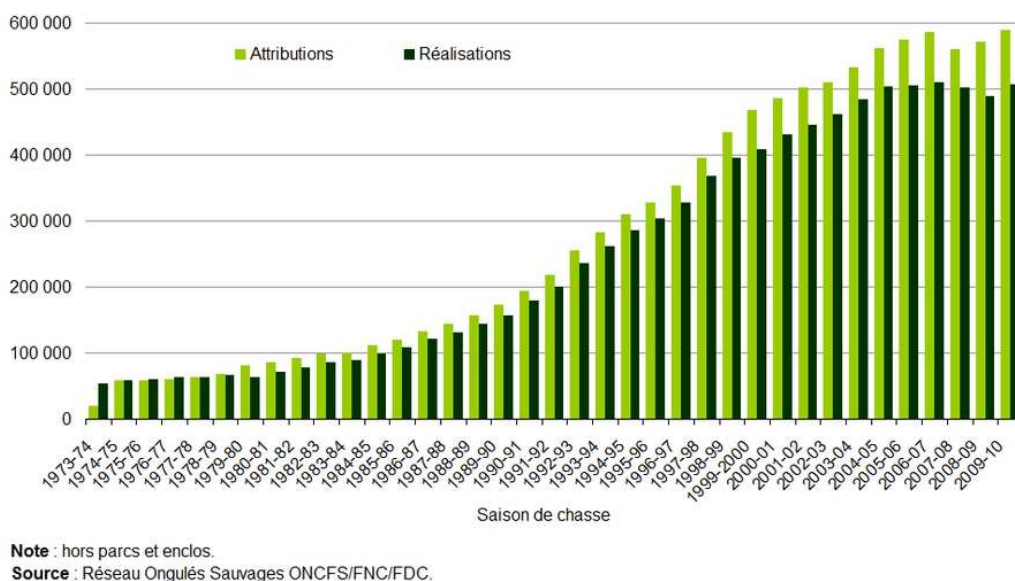


Figure 2. Tableau de chasse national pour le Chevreuil entre 1973 et 2010.

Accompagné par la forte expansion géographique et démographique des dernières décennies (Gill 1990), les dégâts occasionnés par cette espèce se sont multipliés (Putman & Moore 1998). Contrairement au Sanglier, le Chevreuil ne cause que peu de dégâts sur les grandes cultures, la majorité des dégâts sont recensés sur les pépinières et les vignes. Mais les dégâts les plus importants causés par le Chevreuil sont sur la sylviculture, en effet ce dernier consomme les jeunes pousses des arbres et les mâles par un comportement de frottement de leur bois sur l'écorce (appelé frottis) abiment ces derniers. L'indemnisation des dégâts provoqués par le Chevreuil s'élève à plus de 0,69 millions d'euros par an depuis les années 2000 (Carnis & Facchini 2008). Enfin, le Chevreuil provoque plus de 20 000 accidents par an avec des véhicules, avec des préjudices tant économiques (plus de 15 millions d'euros/an en France) qu'humains (plusieurs morts par an).

1.2.2. Biologie et cycle de vie : les grandes lignes

Le Chevreuil est un herbivore généraliste qui se nourrit d'un grand nombre d'espèces de plantes telles que des herbacées, plantes cultivées, conifères, arbres et arbustes à feuilles caduques, mousses, fougères, champignons ou lichens (Andersen, Duncan & Linnell 1998). Il s'agit d'une espèce peu grégaire, vivant seul ou en petit groupe dans la plupart des milieux (Hewison, Vincent & Reby 1998a). Le Chevreuil est une espèce aux mœurs sédentaires, même si une partie des individus au sein de certaines populations manifestent un comportement migratoire (Cagnacci *et al.* 2011). En général, les individus restent fidèles à un domaine annuel qu'ils exploitent tout au long de la vie. Dans les populations non soumises à la pression cynégétique, les individus peuvent atteindre plus d'une quinzaine d'année. De mars à septembre, les mâles adultes défendent un territoire qui recouvre en partie le domaine vital de plusieurs femelles (Bramley 1970). Chez cette espèce le système d'accouplement est peu polygyne avec une stratégie de reproduction basée sur cette phase de territorialité chez les mâles (Liberg *et al.* 1998). La période des accouplements a lieu pendant le rut, généralement de mi-juillet à fin-août (Liberg *et al.* 1998), les femelles sont monoestrus mais peuvent s'accoupler avec plusieurs mâles, même si la paternité multiple reste rare chez cette espèce (Vanpé *et al.* 2009). Une période des naissances au printemps, entre mai et juin (Linnell, Wahlstrom & Gaillard 1998a), est rendue possible grâce à l'ovo-implantation différée (Ancrenaz *et al.* 1998). Cette particularité permet à l'ovule fécondé de ne s'implanter dans l'utérus de la femelle qu'environ 5 mois après l'accouplement (Ancrenaz *et al.* 1998). La

taille de la portée est de 1 à 3 faons, avec une moyenne variable entre et au sein des populations (Andersen *et al.* 1998). Après la naissance, les jeunes sont très peu actifs et restent cachés dans la végétation environnante à distance de leur mère (stratégie nommée «hidiers»). Cette stratégie anti-prédatrice distingue cette espèce de celles dont les jeunes suivent leur mère dès la naissance (stratégie « followers ») (Linnell *et al.* 1998a). Pendant le premier mois de leur existence, la distance moyenne entre la mère et ses jeunes est comprise entre 50 et 150 mètres puis diminue progressivement. Ce n'est qu'après la période du rut que les jeunes sont en quasi permanence associés à leur mère (Linnell *et al.* 1998a).

Une caractéristique principale chez cette espèce est son importante plasticité comportementale, en effet suite à son expansion démographique on la retrouve actuellement dans de nombreux milieux différents auxquels elle a dû s'adapter (Jepsen & Topping 2004). D'une espèce longtemps considérée comme exclusivement forestière et solitaire, celle-ci se retrouve à former de grands groupes pouvant aller jusqu'à plusieurs dizaines d'individus dans les grandes plaines agricoles (Hewison, Vincent & Reby 1998b; Gerard *et al.* 2002; Jepsen *et al.* 2004). Son organisation sociale montre donc une grande flexibilité, tout comme son utilisation de l'espace. Ainsi la taille du domaine vital hivernal varie en fonction de la structure du paysage et des conditions climatiques, elle avoisine généralement 80 ha dans un habitat boisé et 150 ha dans un habitat plus ouvert (Hewison *et al.* 1998). Dans les paysages fortement fragmentés, le Chevreuil a su compenser le manque d'habitats boisés en utilisant les haies disponibles (Morellet *et al.* 2011).

Le Chevreuil montre donc une grande plasticité comportementale, ce qui en fait un modèle d'étude idéal pour traiter la question de l'hétérogénéité inter-individuelle du comportement de dispersion natale dans un environnement hétérogène. En effet, pour une espèce aux mœurs sédentaires, sa capacité d'expansion et à coloniser des nouveaux milieux implique la présence d'évènements de dispersion. De part cette plasticité comportementale on peut s'attendre à ce que les individus manifestent des différences marquées dans leur comportement de dispersion natale dans un paysage hétérogène.

I.3. La dispersion natale chez le chevreuil

Bien que le Chevreuil soit une espèce de grand herbivore intensivement étudiée (Danilkin *et al.* 1996; Andersen *et al.* 1998), son comportement de dispersion natale reste largement inconnu. La plupart des études sur la dispersion natale chez cette espèce ont été restreintes à la description des taux et distances de dispersion, avec peu de recherche sur les causes ultimes et proximales sous-jacentes à ce comportement (Wahlstrom 1995; Coulon 2006).

Le jeune Chevreuil accompagne sa mère durant presque toute sa première année de vie. Cette relation se distend progressivement après le premier hiver du jeune. A partir du mois d'avril les faons deviennent plus mobiles et une partie d'entre eux disperse avant l'été quel que soit leur sexe (Linnell *et al.* 1998a). Chez le Chevreuil, la dispersion natale concerne presque uniquement les jeunes de moins d'un an (Pettorelli *et al.* 2003). La période de dispersion est synchronisée au printemps, entre fin-mars et mi-mai sous nos latitudes (Strandgaard 1972; Wahlstrom & Liberg 1995c; Linnell *et al.* 1998a; Van Moorter *et al.* 2008). Dans les populations nordiques des événements de dispersion ont également été observés chez des mâles de 2 ou 3 ans mais dans de moins grandes proportions (Strandgaard 1972; Wahlstrom *et al.* 1995c). Wahlstrom & Liberg (1995) notent également que certaines femelles ayant dispersé au printemps reviennent s'associer avec leur mère pendant l'hiver suivant pour retourner s'installer définitivement dans leur domaine post-dispersion le printemps suivant. Une fois installé dans un domaine vital, le Chevreuil semble y être fidèle d'une année sur l'autre (Danilkin *et al.* 1996). Le Chevreuil ne manifeste pas de comportement de dispersion de reproduction à proprement parlé. Cependant durant la période du rut certaines chevrettes réalisent des excursions allant parfois jusqu'à quelques kilomètres en dehors de leur domaine vital estivale (Liberg *et al.* 1998; Richard *et al.* 2008). La présence et le rôle de ces excursions pendant la période de reproduction chez le Chevreuil sont discutés dans l'annexe II.

Plusieurs études, présentées dans le tableau 2, décrivent les taux et distances de dispersion natale rencontrés dans différentes populations de chevreuils à travers l'Europe. La comparaison de ces différentes études montre une grande variabilité dans les taux et distance de dispersion observés au niveau intra-populationnel (Bideau *et al.* 1987) comme au niveau inter-populationnel (tableau 2). Comme détaillé dans le sous-chapitre I.1, différents facteurs,

phénotypiques ou environnementaux peuvent influencer la dispersion. Ainsi chez la plupart des mammifères la dispersion n'est pas symétrique entre les sexes, avec un biais de sex-ratio souvent observé en faveur des mâles, les femelles ayant tendance à rester sur leur lieu de naissance (Greenwood 1980). Cependant chez le Chevreuil la dispersion ne semble pas biaisée en faveur des mâles. Deux études utilisant les marqueurs moléculaires comme suivi indirect du comportement de dispersion montrent que les flux de gènes ne sont pas significativement différents entre les sexes (Coulon *et al.* 2006a; Bonnot *et al.* 2010). Ces résultats sont confortés par une étude basée sur le suivi direct de plusieurs populations de chevreuils, ne révélant aucun effet du sexe tant en terme de taux de dispersion qu'en terme de distance parcourue (Gaillard *et al.* 2008). D'après une étude récente, le taux de dispersion ne semble pas lié à la densité locale chez le Chevreuil (Gaillard *et al.* 2008), contrairement à la relation prédite pour la plupart des mammifères (Matthysen 2005). Ce patron suggère que la dispersion chez le Chevreuil est équivalente à un processus de pré-saturation (sensu Swenson, Sandegren & Soderberg (1998), *i.e.* la dispersion se produit avant que l'habitat n'ait atteint sa capacité de charge), qui varie entre les populations en fonction de la qualité de l'habitat (Gaillard *et al.* 2008). Cependant d'autres études sur des populations de chevreuils nordiques suggèrent une relation positive avec la densité (Strandgaard 1972; Wahlstrom *et al.* 1995c). La relation entre dispersion natale et densité locale est donc variable en fonction des populations étudiées.

D'autres causes de la dispersion natale ont été évoquées chez le Chevreuil. Ainsi, Wahlstrom (1994) relie le comportement de dispersion des jeunes mâles aux interactions agonistiques que ceux-ci entretiennent avec les mâles territoriaux locaux alors que les femelles sembleraient disperser en fonction de la disponibilité en ressources (Wahlstrom *et al.* 1995b), suivant les prédictions de la théorie de la distribution idéale libre (Fretwell & Lucas 1970). Ces auteurs concluent que chez les femelles, la dispersion est volontaire et que la maximisation des ressources est une cause ultime de la dispersion. Dans le contexte plus précis de l'étude des mouvements avant la dispersion, il a été mis en évidence que les jeunes occupent des zones plus étendues que les adultes, qu'ils se déplacent plus, et plus loin, sans effet notable du sexe (Van Moorter *et al.* 2008). Cette différence de comportement spatial a été interprétée comme étant la conséquence de la réalisation de comportements exploratoires chez les jeunes avant la dispersion.

Le paysage et notamment sa connectivité sont connus pour être des facteurs influençant le déplacement des animaux (Taylor *et al.* 1993). Chez le Chevreuil, l'influence des composantes paysagère sur la dispersion a été mise en évidence par l'utilisation de l'outil

moléculaire, comme suivi indirect de la dispersion. Ainsi, la présence cumulée d'un canal et d'une autoroute sur le site d'étude constitue une barrière physique à la dispersion des jeunes chevreuils, résultant en deux unités de population distinctes (Coulon *et al.* 2006b). De plus, les mouvements de dispersion du Chevreuil ne semblent pas aléatoires, et une étude sur les flux de gènes a permis de mettre en évidence que ceux-ci se font préférentiellement le long des corridors boisés, mettant en avant l'influence de l'habitat boisé sur les mouvements de dispersion efficace au sein de la population (Coulon *et al.* 2004).

Les facteurs pouvant influencer la capacité de dispersion ou la distance de dispersion n'ont été que peu étudiés chez le Chevreuil, notamment les effets de la masse corporelle des individus, de leur traits de comportement avant dispersion (comportement spatial, trait de personnalité) ou encore l'effet de l'habitat sur le comportement de dispersion. Cette étude bénéficie du suivi direct de la dispersion via des données de localisation issue de colliers GPS posés sur les jeunes chevreuils. Grâce à ces données de précision, des questions telles que la variabilité inter-individuelle du comportement de dispersion peuvent être abordées et ce à plusieurs niveaux (en fonction des différentes phases de la dispersion).

Tableau 2. Taux et distance de dispersion dans diverses populations de chevreuils, ainsi que les facteurs trouvés comme influençant la dispersion dans ces populations.

Abréviations : Capture Marquage Recapture (CMR)

Very High Frequency (VHF) et Global Positioning System (GPS) correspondent à la pose de collier

Ø traduit l'absence d'information sur le paramètre considéré

Lieux	Pays	Type de milieu	Type de données	Taux de dispersion	Distance de dispersion	Effet sur la dispersion	Références
Dourdan	France	Forêt	VHF	27.60%, N=29	Ø	Pas de biais en fonction du sexe	(Gaillard <i>et al.</i> 2008)
Chizé	France	Forêt	CMR	69.87%, N=146	2.124 ± 0.152 km, N=146	Pas d'effet de la densité locale	
Bogesund	Suède	75% forêt, 25% milieu ouvert	VHF	46.98%, N=66	1.062 ± 0.190 km, N=66		
Aurignac	France	Fragmenté	Marqueurs moléculaires	Ø	Ø	Pas de biais en fonction du sexe	(Coulon <i>et al.</i> 2006)
Gunnarn	Suède	Forêt (limite nord de l'aire de répartition)	VHF	91,7%, N=12 *	125,1 ± 30.8 km, N=7 *	Pas de différence entre les sexes ¹ Qualité de l'habitat ¹	¹ (Wahlstrom & Liberg 1995a)
Askilje	Suède	Forêt (limite nord de l'aire de répartition)	VHF	100%, N=8 *	114,9 ± 27,2 km, N=10 *	compétition pour la ressource chez les femelles ²	² (Wahlstrom & Kjellander 1995b)
Bogesund	Suède	Fragmenté	VHF	36,4%, N=55 *	2,7 ± 0,5 km, N=20 *	relation positive avec la densité ³	³ (Wahlström & Liberg 1995c)
Ekenas	Suède	Fragmenté	VHF	59,5%, N=37 *	7,6 ± 3,0 km, N=22 *	Compétition entre mâles ⁴	⁴ (Wahlström 1994)
Storfosna	Norvège	Fragmenté	VHF	7%, N=57	Ø	Ø	(Linnell 1994)
Doudan	France	Forêt	VHF	45%, N=11	3.6 ± 4,6 km	Pas de biais en fonction du sexe	(Bideau <i>et al.</i> 1987)
Kalo	Danemark	Fragmenté	CMR	21.11%, N=227	Ø	relation positive avec la densité	(Strandgaard 1972)

I.4. Problématique de l'étude : dispersion natale et variabilité inter-individuelle chez le Chevreuil

Comme exposé précédemment dans le sous-chapitre I.1.3, l'étude de la variabilité inter-individuelle du comportement de dispersion est d'un grand intérêt, en raison de ses répercussions à l'échelle de la population, telles que sur les flux de gènes entre les populations, mais aussi sur la capacité à coloniser des nouveaux habitats. Les différences inter-individuelles peuvent être d'origines variées et leurs conséquences notamment sur la dynamique des populations, non négligeables. Les individus ne répondent pas de la même façon en fonction des conditions intrinsèques ou extrinsèques auxquelles ils sont soumis. Le but de cette thèse est d'appréhender l'hétérogénéité du comportement de dispersion chez un grand herbivore et notamment d'isoler certaines conditions qui génèrent une variabilité du comportement de dispersion dans une population naturelle de Chevreuil vivant dans un paysage hétérogène.

La variabilité inter-individuelle du comportement de dispersion est étudiée à plusieurs niveaux, des différences entre individus avant la dispersion sont attendues, ainsi que des différences dans la réalisation de la dispersion (en terme de distance de dispersion par exemple) jusque dans le choix du domaine post-dispersion. Cette thèse s'articule autour des décisions prises au cours de la dispersion à l'échelle individuelle. Tous les aspects de la dispersion n'ont pu être abordés et cette thèse s'est notamment concentrée sur les processus en amont de la dispersion et impliqués dans la décision de disperser ou non. Ainsi la question centrale est de comprendre « *Qui disperse ?* » Nous nous sommes également intéressés au rôle que peut apporter l'empreinte de l'habitat natal dans le choix du domaine d'installation, répondant en partie à une des questions découlant de la première : « *Où disperser ?* »

Le corps de la thèse comporte quatre chapitres (chapitres III, IV, V et VI) dont le cœur de chacun se présente sous la forme d'un manuscrit d'article en anglais et d'une courte synthèse en français. Les trois premiers manuscrits se rattachent à la première question « *Qui disperse ?* » alors que le dernier s'interroge sur le lieu de destination choisi en cherchant donc des éléments de réponses à la deuxième question posée « *Où disperser ?* »

- Le premier chapitre aborde la question de la condition-dépendance de la dispersion chez le Chevreuil et plus particulièrement de l'effet de conditions intrinsèques, tel que le

poids ou le statut sanitaire de l'individu, mais également de conditions extrinsèques, telles que le degré d'ouverture du paysage, sur les taux et distance de dispersion observés. Le but de ce chapitre est donc de tester l'hypothèse d'une condition-dépendance de la dispersion chez le Chevreuil, et ce à deux niveaux : 1/ au niveau phénotypique, où l'influence du sexe et de la masse corporelle (reflétant la condition physique des individus) est testée. Aucun effet du sexe n'est attendu chez cette espèce. Par contre les individus en bonne condition physique et donc capables de supporter les coûts de la dispersion devraient montrer une plus grande probabilité d'effectuer une dispersion et parcourir une distance plus importante. 2/ au niveau environnemental en évaluant l'effet du degré de d'ouverture de l'habitat, l'effet de la fragmentation ou de l'ouverture de l'habitat ayant été montré chez d'autres espèces. Un effet positif du degré d'ouverture du paysage est attendu également chez cette espèce (Chapitre III : La dispersion est-elle condition-dépendante chez le Chevreuil ?).

- Le second chapitre aborde la question de l'ontogénèse de la dispersion, à savoir si, et dans ce cas comment, les individus se préparent à disperser. En effet, l'occupation de l'espace différente des jeunes avant la période de dispersion par rapport aux adultes suggère l'existence d'un comportement spatial avant dispersion particulier (Van Moorter *et al.* 2008). Par exemple une mobilité accrue associée à des explorations en dehors du domaine natal pourrait jouer un rôle important sur le comportement de dispersion et indiquer l'existence d'une phase préparatoire à la dispersion. Dans ce contexte, l'hypothèse d'une différence dans l'utilisation de l'espace avant la dispersion entre futurs philopatriques et disperseurs est avancée (Chapitre IV : Eléments ontogénétiques de la dispersion, rôle des explorations avant dispersion).

- Le troisième chapitre aborde la variabilité inter-individuelle du comportement de dispersion d'un point de vue comportemental. Ce chapitre se focalise sur l'existence de différents profils comportementaux, voire de différentes personnalités associés à la dispersion et reprend donc le concept récent de l'existence d'une dispersion dépendante de la personnalité. Nous nous attendons en particulier à ce que les individus disperseurs manifestent avant la période de dispersion une mobilité accrue, un niveau d'énergie plus élevé, ou encore davantage de témérité face à une situation risquée ou nouvelle par rapport aux futurs individus philopatriques (Chapitre V : Existe-il une relation entre la personnalité et le comportement de dispersion ?).

- Enfin, le quatrième chapitre met l'accent sur le rôle de l'empreinte de l'habitat natal dans la décision ultérieure du choix du domaine d'installation. En effet, les différents habitats auxquels sont confrontés les individus d'une même population peuvent être une source de variabilité dans le comportement de dispersion qu'ils manifestent. Pour des individus sédentaires après dispersion, le choix du domaine d'installation revêt un caractère primordial en raison des conséquences possiblement importantes sur la survie ou le succès reproducteur des individus et donc sur leur valeur adaptative. En effet, les femelles sont des « income breeder », c'est-à-dire que pour faire face à l'augmentation des besoins énergétiques pendant la phase de gravidité et d'allaitement elles se reposent sur les apports alimentaires quotidiens et non sur des réserves de graisse. Les mâles pour leur part sont territoriaux et doivent donc subvenir quotidiennement à leurs besoins sur ce territoire pendant la période du rut. La qualité de l'habitat est donc un facteur clef dans le succès reproducteur des individus chez cette espèce. Le choix des individus qui dispersent lors de leur immigration est donc capital. L'hypothèse que les individus choisissent un domaine vital post-dispersion ressemblant plus au domaine natal que ne le voudrait le hasard est abordée sur la population de Chevreuil étudiée. Ce choix permettrait aux individus de sélectionner efficacement un habitat où survie et reproduction sont possibles (Chapitre VI : Choix du domaine vital d'installation : rôle possible d'une empreinte de l'habitat natal ?).



Chapitre II

Matériels et méthodes



Panorama depuis la zone d'étude

II.1. Site d'étude

Le site d'étude, d'une superficie de 12 000 ha, se trouve dans le sud-ouest de la France à une soixantaine de kilomètres au sud de Toulouse dans le département de la Haute Garonne; plus précisément dans le canton d'Aurignac (N 43°17', E 0°53'). C'est un paysage rural hétérogène au relief vallonné (altitude comprise entre 260m et 380m) représentatif de la campagne agricole française. Cette région bénéficie d'un climat océanique avec une température annuelle moyenne de 11-12°C et cumule 800mm de précipitation par an, majoritairement sous forme de pluie. La présence humaine y est importante, avec un vaste réseau routier constitué de routes secondaires, des habitations et des dépendances humaines réparties sur l'ensemble du site d'étude. Le paysage de cette zone présente un degré de fragmentation variable ; deux massifs forestiers principaux, les forêts de Lilhac-Fabas (672 ha) et Mauboussin (463 ha), sont entourés d'une matrice agricole au réseau de haies et de bosquets plus ou moins dense en fonction des secteurs (Fig. 3). La forêt mixte de Lilhac-Fabas est essentiellement constituée de pins Douglas *Pseudotsuga menziesii*, pins *Pinus spp.*, chênes *Quercus spp.* et charmes commun *Carpinus betulus*. Le chêne *Quercus spp.* associé au charme commun *Carpinus betulus* sont les essences principales de la forêt de Mauboussin et des bosquets environnants. La matrice agricole recèle plus de 1300 bosquets d'une taille moyenne de $1,7 \pm 4,0$ ha. La superficie boisée couvre 20% de la zone. Le reste du site est façonné par l'agriculture et l'élevage avec 36% de prairies, 33% de cultures et 4% de haies. L'agriculture prend la forme de polyculture-élevage où les champs sont semés de céréales telles que maïs, tournesol, soja, sorgho et colza ou plantes fourragères (ray gras, luzerne), alors qu'environ 9% sont laissés en état de friches et jachères.

Trois secteurs basés sur le degré de fragmentation de l'habitat forestier sont différenciés : le secteur fermé correspondant au deux massifs forestiers, le secteur intermédiaire partiellement forestier mais parcouru d'un dense réseau de haies et bosquets et le secteur ouvert constitué d'une aire agricole ouverte parsemée de haies et de bosquets isolés (Fig. 3).

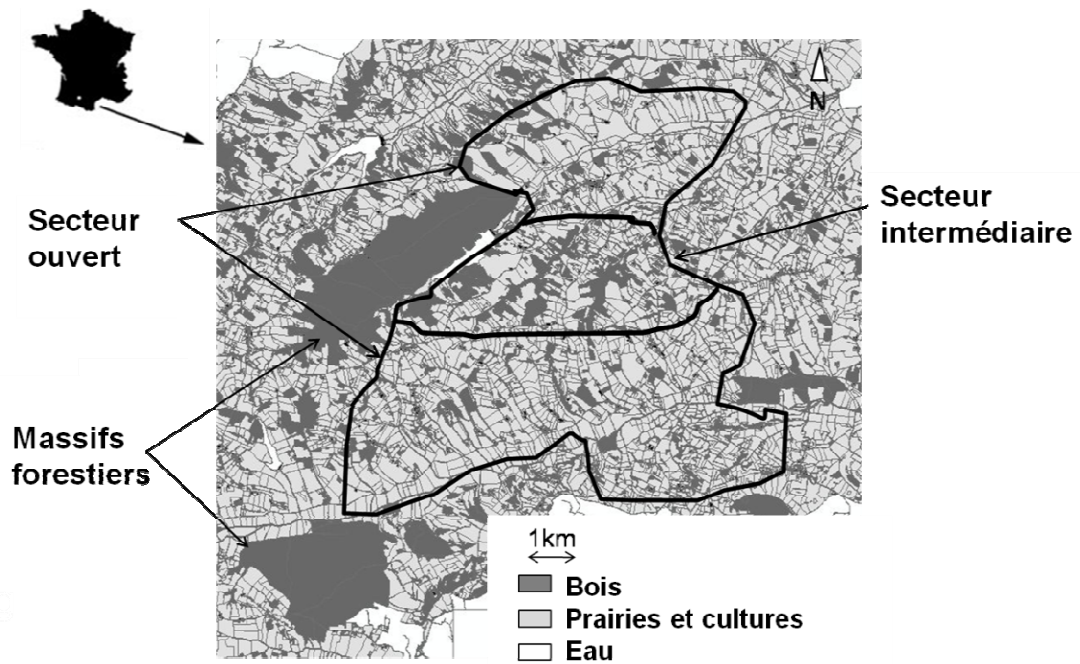


Figure 3. Localisation et représentation du site d'étude avec délimitation des trois secteurs.

Ce site d'étude fait partie du réseau LTER (The Long Term Ecological Research), et constitue donc une zone atelier pour plusieurs études sur l'impact des changements de l'utilisation de l'habitat sur la biodiversité. Le degré variable de fragmentation, ainsi que la présence de facteurs anthropiques sur la zone d'étude, en font un site d'étude idéal pour mieux comprendre l'impact de l'homme et de ses modifications sur son environnement, sur la biodiversité. C'est dans ce contexte que l'étude du Chevreuil dans un paysage anthropisé prend toute son importance.

Comme beaucoup d'autres lieux en France, le Chevreuil a progressivement recolonisé cette zone après la fin de la seconde guerre mondiale pour y être actuellement bien représenté. En Haute-Garonne, département de la zone d'étude, sa population est soumise à un plan de chasse qui en début de chaque année fixe le nombre de chevreuils qui peuvent être abattus par commune. Durant la période de chasse (du deuxième dimanche de septembre au dernier jour de février) des battues sont régulièrement organisées, auxquelles s'ajoutent des tirs à l'affut ciblés l'été. Le Chevreuil n'est pas la seule espèce d'ongulé sauvage présente sur le site d'étude puisque, le Sanglier *Sus scrofa* est également bien représenté et régulièrement chassé en battue, et le Cerf *Cervus elaphus* d'abord peu présent dans le massif forestier principal de Lilhac-Fabas recolonise progressivement les zones boisées de la région.

II.2. Population étudiée

La population étudiée bénéficie d'un suivi à long terme. Depuis plus de 10 ans, des captures hivernales ont permis d'équiper les animaux de colliers avec émetteurs d'abord VHF (Very High Frequency) puis récepteurs GPS (Global Position System) associés à un émetteur VHF. Des captures ont eu lieu durant les hivers 1996 et 1997 puis tous les ans depuis 2001. Les colliers équipés d'émetteurs VHF permettent grâce à un récepteur de localiser le signal radio transmis par le collier et donc par une suite de localisations successives d'estimer la position de l'animal. Les colliers GPS enregistrent la position des individus grâce à la localisation de différents satellites, pour certains ces colliers sont également équipés de capteurs d'activité.

La densité de Chevreuil a été estimée en utilisant des données de radiopistage et d'observations directes (Hewison *et al.* 2007) à une moyenne de $9,30 \pm 1,32$ individus aux 100 hectares dans les secteurs ouvert et intermédiaire. Dans les deux massifs forestiers, la densité est deux à trois fois plus élevée que dans le paysage environnant. Des circuits voitures sont également réalisés chaque année permettant d'estimer un indice kilométrique d'abondance (IKA). Suivant cet indice, l'abondance estimée dans les années 2002 à 2004 est la plus basse et celle-ci semble stable à partir de 2005 (Fig. 4). La plupart des individus analysés pour l'ensemble des études présentées dans ce manuscrit de thèse ont été capturés après 2005 (75 individus) bénéficiant donc d'une densité stable. Seulement 13 jeunes ont été capturés entre 2002 et 2004, rendant difficile l'estimation d'un effet de la densité sur le comportement de dispersion.

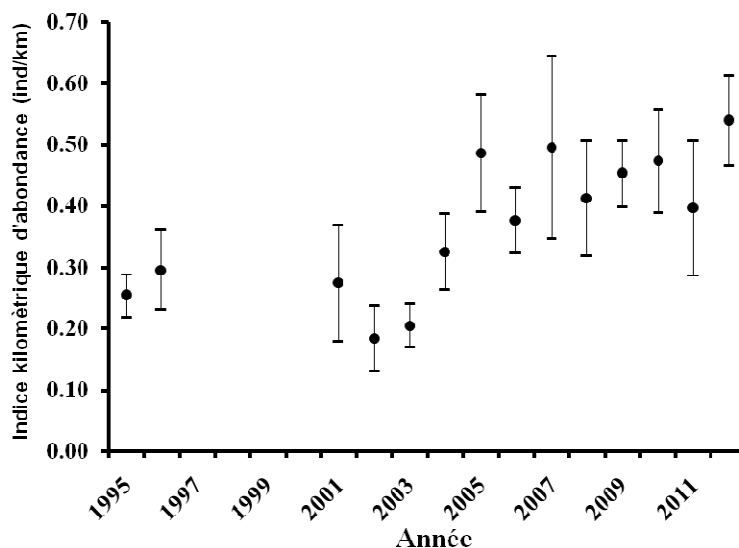


Figure 4. Estimation de l'indice d'abondance kilométrique pour les différentes années de suivi de la population (source : Hewison A.J.M, données non publiées).

Depuis le début du suivi de la population, 406 chevreuils différents ont été capturés et marqués avec une bague au numéro unique à chaque oreille. Ce marquage permet l'identification des animaux retrouvés morts. Globalement les animaux sont en bonne condition physique, la prévalence et l'abondance de parasites dans la population est faible et très variable entre les années. Depuis 1996, l'analyse des 159 cadavres retrouvés a permis d'estimer que dans 62,9 % des cas les causes de mortalité sont d'origine cynégétique (chasse hivernale, tirs d'été, braconnage ou conséquences de la capture), et que dans 17,0% des cas les causes de mortalité sont d'origine naturelle ou anthropique (collision avec des véhicules, maladie, prédation par des chiens, complication au moment de la mise bas ou suite à des combats entre mâle lors du rut) et dans 22,0% des cas les causes sont d'origine inconnue. L'Homme, d'une manière directe (chasse) ou indirecte (collision), est donc responsable de la mort de la majorité des individus dont les causes de la mort sont connues et a donc un impact prépondérant sur le fonctionnement de cette population.



*Groupe de chevreuils sur la zone d'étude en secteur d'habitat ouvert
(culture de blé)*

II.3. Données

II.3.1. Captures et données comportementales

Chaque année depuis l'hiver 2002-2003, environ six campagnes de captures sont organisées entre décembre et mars. Durant les 10 hivers de 2002 à 2012, 11 sites répartis sur l'ensemble de la zone d'étude ont été choisis comme lieux de capture. Pour chaque capture, 4 km de filets verticaux sont installés afin de former un dispositif généralement en forme de U. Une centaine de rabatteurs dirigent les animaux vers les filets qui sont après leur arrivée dans les filets gardés dans des sabots (caisse de bois) jusqu'à la fin du rabat pour être ensuite manipulés sur la table de marquage. Durant cette seconde opération les animaux vont un par un être équipés d'un collier VHF ou GPS, différentes mesures physiologiques, morphométriques et comportementales sont également recueillies à cette occasion.



(a)



(b)



(c)



(d)



(e)

Photos représentant les différentes étapes de la capture : Arrivée du Chevreuil dans les filets (a), attente de la fin du rabat dans le sabot (b), relevés divers et pose du collier sur la table de marquage (c), préparation pour le lâcher (d) et retour à la liberté (e).

Sur la table de marquage, chaque animal est sexé, pesé, mesuré et son âge estimé en observant ses dents. Les jeunes, âgés de moins d'un an, se différencient des adultes grâce à la présence d'une troisième prémolaire de lait trilobée (Ratcliffe & Mayle 1992). Les adultes sont divisés en quatre classes d'âge (1-2 ans, 2-4 ans, 4-6 ans et plus de 6 ans) reconnaissables grâce à l'usure de leurs dents. Depuis l'hiver 2008-2009, la température corporelle et le rythme cardiaque sont mesurés, une prise de sang est réalisée et des fèces sont également prélevées. Différents comportements sont également notés tout au long du processus de capture permettant d'estimer la réaction des animaux face à la capture au travers du calcul d'une note. Ainsi l'arrivée dans le filet (en courant ou en marchant, paniqué ou tranquille), le degré de lutte dans le filet et sur la table de marquage, le comportement dans le sabot (debout ou couché, agité ou non), l'halètement au filet et sur la table de marquage, les cris, et le type de comportement au moment du lâcher (tranquille ou paniqué, tombe, tentative de retrait du collier) sont observés. Les jeunes sont équipés de collier GPS et les adultes de colliers GPS ou VHF. Entre l'hiver 2002-2003 et l'hiver 2011-2012, 302 individus dont 118 jeunes ont été capturés et équipés de colliers GPS.

En dehors des captures, des observations sur le terrain sont réalisées sur des individus identifiables grâce à un code couleur unique du collier. L'émetteur VHF intégré aux colliers GPS permet de localiser les individus. De fin-février à fin-avril et/ou de mi-septembre à fin-novembre certains des individus équipés de collier GPS lors des captures de l'hiver précédent ont été observés dans leur milieu naturel à plusieurs reprises. Leur comportement a ainsi été enregistré pendant 2 à 20 minutes (durée moyenne des observations \pm écart type : $8,4 \pm 3,4$ minutes). 277 observations comportementales sur 47 individus dont 25 juvéniles ont ainsi été réalisées entre le début du printemps 2010 et la fin du printemps 2012, avec une moyenne de 6 ± 3 observations par individu. Lorsque la configuration du terrain le permettait et que l'animal était encore visible, ces observations ont été suivies d'un relevé de la « distance de fuite » sur l'individu identifié. La mesure d'une distance de fuite s'effectue en avançant en ligne droite vers l'individu avec une allure constante. Les distances entre la position de l'animal et celle de la personne qui approche au moment où l'animal l'a repérée et au moment où il prend la fuite sont alors mesurées à l'aide d'une paire de jumelles télémètre (Fig. 5). Les comportements de l'animal pendant sa fuite sont également notés : départ rapide ou tranquille, présence et nombre d'arrêts, miroirs (zone de poils blancs érectiles au niveau de la croupe) dressés, direction de la fuite. Un échantillon de 188 « distance de fuite » sur les 47 mêmes

individus a été obtenu au cours des différentes sessions, avec une moyenne de 4 ± 3 mesures par individu.

Ces observations ont été réalisées dans le cadre d'un projet visant à étudier la personnalité des chevreuils en milieu naturel. Plus de détails sur les observations réalisées sont présentés en annexe I.

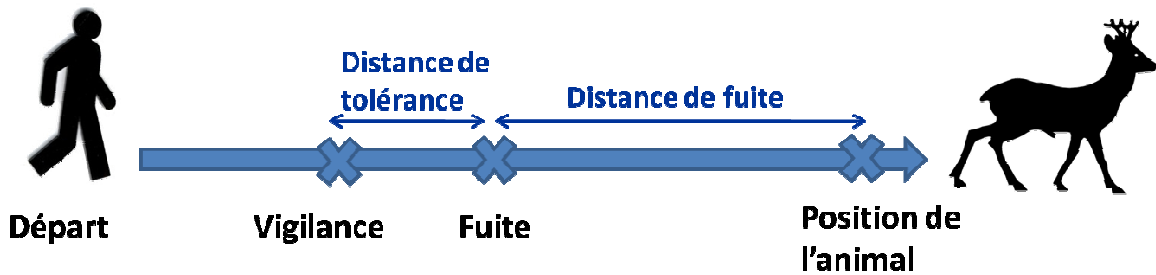


Figure 5. Schéma du protocole utilisé pour estimer une « distance de fuite » sur un individu marqué localisé par son émetteur VHF.

II.3.2. Données de localisation par GPS

Deux types de colliers GPS sont utilisés, les colliers Lotek 3300 GPS et les colliers Lotek Small WildCell GSM. Ces derniers permettent de recevoir via SMS les localisations de l'animal lorsque la couverture du réseau le permet et assurent un meilleur suivi des animaux qui effectuent des mouvements de dispersion à longue distance en réduisant la probabilité de perte de contact. Les colliers GPS sont programmés pour recueillir les localisations sur un rythme de base d'une localisation toutes les 4 heures (entre 2002 et 2004) ou 6 heures (après 2004) pendant 11 mois. Les données stockées dans le collier GPS ne seront récupérées que lors de la chute programmée du collier, déclenchée par un système pyrotechnique dit « drop-off ». L'intervalle de temps entre deux localisations est modulable dans le temps. Le suivi de base est complété d'un suivi à un rythme d'une localisation toutes les heures pendant la période de dispersion natale depuis 2009 (de mars à mai) et pendant la période de reproduction depuis 2007 (de juillet à août). 12 phases de suivi dites intensives sont également programmées, avec une localisation toutes les 10 minutes pendant 24h une fois par mois environ depuis 2005 et pour les colliers 3300 seulement. Ces programmes ont été établis de

façon à parvenir au meilleur compromis possible entre durée de suivi et fréquence des localisations, la capacité de stockage des données dans le collier étant limitée.

L'erreur de localisation associée à chaque donnée est dépendante de l'ouverture, de la topographie de l'habitat et du nombre de satellites (Cargnelutti *et al.* 2007). Ainsi, la trop grande fermeture du milieu, et/ou le manque de satellites peut expliquer la perte de certains points de localisation. Globalement les données recueillies sont de haute résolution, avec 50% des localisations données à moins de 14m de la localisation de référence obtenue grâce à une station de haute précision Pro XRS GPS, pour tous les habitats confondus. Plus précisément l'erreur médiane est de 7m en milieu ouvert, 23m en forêt de feuillus et 29m en forêt de conifères (Cargnelutti *et al.* 2007). Chaque enregistrement apporte des informations additionnelles en plus de la latitude et de la longitude, telles que la date, l'heure, l'altitude, le temps mis par les satellites pour faire le point, la qualité de la configuration satellitaire au moment de l'acquisition du point (PDOP), le nombre de satellites et le statut du point (indice de sa qualité et de sa dimension en nombre de satellites). Une fois les données GPS récupérées une correction différentielle est appliquée, permettant une meilleure précision des localisations (Adrados *et al.* 2003). L'ensemble des données GPS recueillies permet une étude à plusieurs échelles des mouvements des animaux, de l'utilisation fine de l'espace à l'échelle de leur domaine vital jusqu'à l'analyse des trajectoires disponibles lors des phases de suivi intensif.

II.3.3. Informations cartographiques

Le site d'étude a été entièrement cartographié via un logiciel de SIG (Système d'Information géographique) ArcView GIS 3.2a. Chaque parcelle a ainsi été digitalisée à partir de photographies aériennes et l'occupation des sols a été renseignée (Fig. 6). Des relevés de terrain réalisés chaque année permettent de renseigner avec exactitude l'occupation des sols de l'année. Le parcellaire ainsi disponible couplé avec les données GPS permet de réaliser des études sur les différents habitats utilisés par les individus tout au long de leur suivi.

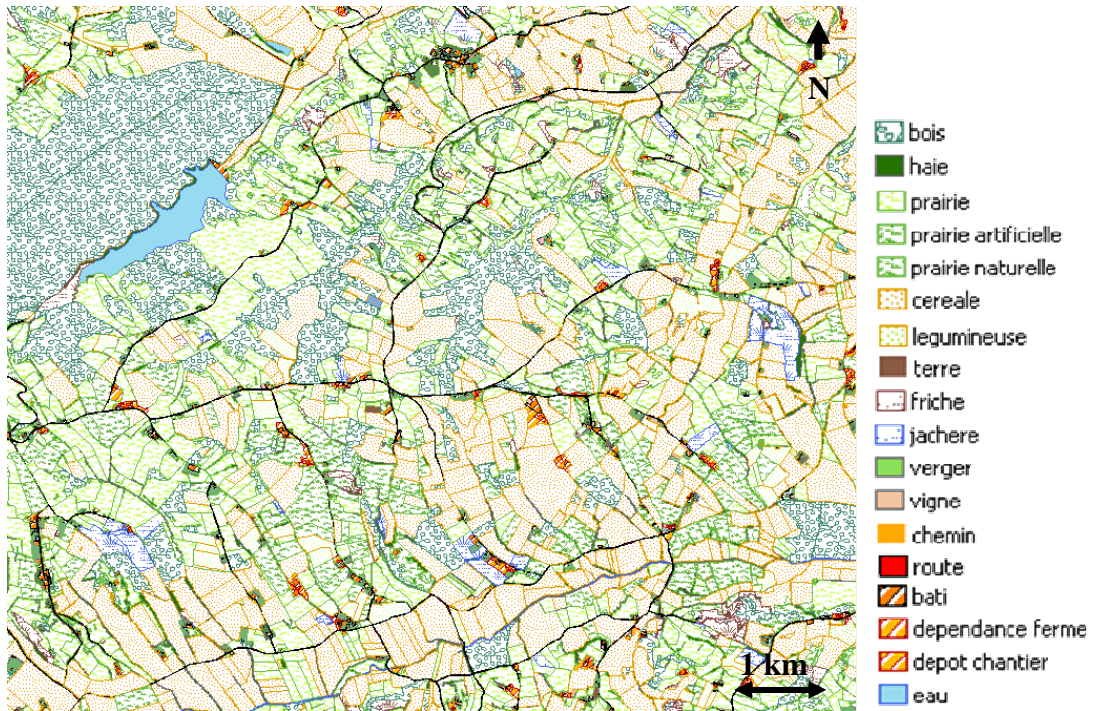


Figure 6. Extrait du parcellaire, regroupant l'ensemble des informations cartographiques disponibles sur le site d'étude.

II.3.4. Analyses statistiques

Toutes les analyses ont été effectuées à l'aide du logiciel R versions 2.10.0. et 2.12.1 (R Development Core Team. 2010). R est un logiciel libre sous licence GNU téléchargeable sur <http://cran.r-project.org>. Souvent considéré comme un logiciel de statistique ses créateurs préfèrent en référer comme un environnement dans lequel sont implémentés des techniques de statistiques. R contient de nombreuses extensions via des « packages » ou bibliothèques développés indépendamment et téléchargeable sur le CRAN (Comprehensive R Archive Network), permettant de réaliser une large variété de statistiques modernes. GNU est un système d'exploitation de type Unix, constitué de logiciels libres distribués pour de nombreuses plateformes (Windows, Unix, Mac). Ce projet GNU, similaire au langage et à l'environnement S, a été développé au laboratoire de Bell (ancien AT&T et nouveau Lucent Technologies) par John Chambers et collaborateurs. Ce logiciel, couramment utilisé dans les études en biologie, est un outil puissant pour le calcul matriciel, les analyses statistiques et la composition de graphiques, mais également un langage de programmation simple et performant (apparenté C).

II.4. Critère de dispersion

La dispersion natale est définie comme une émigration permanente de l'aire de naissance vers l'aire de première reproduction (Howard 1960). Cette définition pourtant précise et simple n'est pas toujours facile à appliquer dans les études empiriques et ses limites sont parfois floues (Stenseth *et al.* 1992) (Fig. 7). En effet, celle-ci suppose de connaître à la fois la zone exploitée avant la dispersion (aire natale ou pré-dispersion) et celle utilisée plus tard par l'animal (aire adulte ou post-dispersion) en s'assurant que celui-ci ne retourne pas sur son aire natale pendant toute sa vie. Ceci implique le suivi du déplacement des animaux afin d'estimer les mouvements de dispersion. Les méthodes de capture-marquage-recapture (CMR) largement utilisées, permettent une observation limitée des mouvements de dispersion. Récemment, grâce au développement et à l'amélioration des techniques de suivi par VHF et GPS, le comportement spatial de plus en plus d'espèces peut être étudié à une échelle spatiale et temporelle beaucoup plus fine. Ainsi les études du comportement de dispersion via son suivi par des méthodes directes sont de plus en plus nombreuses.

Dans la littérature, trois approches sont couramment utilisées pour distinguer les individus philopatrics des disperseurs chez les mammifères. La première, et la plus utilisée, consiste à estimer l'aire natale (pre-dispersion) et l'aire adulte (post-dispersion) et de calculer le recouvrement entre ces deux aires. Une absence de recouvrement entre ces deux aires caractérise la dispersion alors que le moindre chevauchement condamne au statut d'individu philopatric. Une seconde approche consiste à mesurer la distance de dispersion, généralement définie comme la distance séparant le centre d'activité de l'aire natale et le centre d'activité de l'aire adulte, et à appliquer un seuil de distance au-dessus duquel seulement les individus sont considérés comme disperseurs. En fonction des études ce seuil de distance est défini ou est plus ou moins arbitraire. Enfin la troisième approche combine les deux précédentes en définissant un individu disperseur par l'absence de recouvrement entre son aire natale et son aire adulte et ayant une distance minimale séparant les centres de ces deux aires. D'autres études définissent des catégories plus fines en séparant par exemple les disperseurs parcourant de grandes distances de ceux parcourant des distances plus faibles (*e.g.* Selonen & Hanski (2006)). D'autres encore séparent les individus philopatrics ayant effectué des sorties de leur aire natale (philopatrics explorateurs) de ceux n'en étant jamais sorties (*e.g.* Avril *et al.* 2010). Distinguer les disperseurs à longue distance de ceux effectuant

Tableau 3. Exemple de critères de dispersion utilisés dans des études sur la dispersion natale chez les mammifères

Approche	Espèce	Type de données	Critère détaillé	Référence
Mixte	Chevreuril	CMR	Seuil de distance de 500m (diamètre d'un domaine vital moyen) entre les barycentres des domaines saisonniers + domaines saisonniers non recouvrants	(Gaillard <i>et al.</i> 2008)
Recouvrement	Cerf de virginie	GPS et VHF	Absence de recouvrement entre l'aire natal et adulte (mouvement sans retour)	(Long <i>et al.</i> 2005)
Seuil	Cerf élaphe	CMR	Seuil de distance entre le lieu de marquage et le lieu de mort correspondant au diamètre médian du domaine vital annuel des femelles	(Loe <i>et al.</i> 2010)
Recouvrement	Chevreuril	VHF	Absence de recouvrement entre l'aire utilisée pendant la première année de vie avec la mère et après l'âge d'un an	(Wahlstrom <i>et al.</i> 1995a)
Recouvrement	Chamois	Observation	Les disperseurs sont les individus qui quittent le domaine natal sans jamais y revenir, disperseurs de courtes et longues distances différenciés ainsi que les philopatriques faisant des explorations	(Loison, Jullien & Menaut 1999)
Recouvrement	Glouton	GPS	Les mouvements de l'individu ne recoupent plus son domaine natal	(Vangen <i>et al.</i> 2001)
Recouvrement	Lynx	VHF	Domaine adulte ne recouvrant pas le domaine maternel chez les disperseurs	(Samelius <i>et al.</i> 2011)
Seuil	Renard	CMR	Seuil de distance entre le point de capture comme juvéniles et le lieu de mort correspondant au diamètre moyen d'un territoire	(Soulsbury <i>et al.</i> 2008)
Recouvrement	Ecureuil terrestre	VHF	Absence de recouvrement entre l'aire natale et adulte (mouvement sans retour)	(Olson & Van Horne 1998)
Recouvrement	Ecureuil terrestre	Observation	Quitte le terrier natal pour un nouveau terrier sans retour sur le domaine natal	(Holekamp 1986)
Complexe - Recouvrement	Ecureuil roux	VHF	3 catégories d'individus : classe1 = aire adulte recouvrant ou adjacente à l'aire natale ; classe2 = aire adulte ne recouvrant pas de l'aire natale ; classe 3 : émigrant = quitte la zone de contacts réguliers possible avec la mère	(Haughland <i>et al.</i> 2004)
Complexe - Recouvrement	Lièvre	VHF	4 catégories d'individus: 1/ Philopatrique 2/ Explorateur 3/ "shifter" ou disperseur courte distance 4/ "one way" ou disperseur longue distance	(Avril <i>et al.</i> 2010)
Complexe - Recouvrement	Ecureuil volant	VHF	3 catégories d'individus : philopatriques, disperseurs de courtes et longues distances	(Selonen <i>et al.</i> 2006)
Recouvrement	Lynx	VHF	Départ du domaine natal avant leur 1ère reproduction et absence de recouvrement avec le domaine natal	(Johnson, Walker & Hudson 2010)
Recouvrement	Renard	VHF	Mouvement en dehors du domaine natal avec installation dans un nouveau domaine ne le recouvrant pas	(Gosselink <i>et al.</i> 2010)
Seuil	Ecureuil terrestre		Séparation du domaine natal de plus de 80 m, distinction des disperseurs intra-colonie et inter-colonie Le seuil de 80 m correspond à 2 fois le diamètre d'un domaine adulte	(Wiggett, Boag & Wiggett 1989)

une dispersion à courte distance révèle un intérêt particulier. En effet, ces deux catégories de disperseurs peuvent différer quant à leur motivation pour effectuer une dispersion (facteurs proximaux différents) mais également en termes des conséquences liées à leur mouvement de dispersion (lien avec les facteurs ultimes), par exemple sur le fonctionnement des métapopulations ou sur les capacités colonisatrices de la population. Ainsi Selonen & Hanski (2006) préconisent d'analyser séparément ces deux catégories de disperseurs.

Le tableau 3 présente quelques exemples détaillés de critères de dispersion utilisés dans des études sur la dispersion chez les mammifères.

Les détails de la méthode utilisée tout au long de cette étude pour différencier les individus disperseurs des individus philopatrics sont expliqués dans le paragraphe ci-dessous. Cette méthode dérive de la première approche décrite ci-dessus, reposant sur le recouvrement entre l'aire natale et l'aire adulte. Les individus équipés de colliers GPS et utilisés dans cette étude (N=76) bénéficient d'un suivi moyen de $9,6 \pm 2,3$ mois.

La dispersion ayant généralement lieu courant avril chez cette espèce les localisations GPS du 1^{er} janvier au 31 mars sont utilisées pour estimer l'aire natale (pre-dispersion) et les localisations GPS du 1^{er} juillet au 30 septembre pour l'aire adulte (post-dispersion). Les aires natale et adulte sont définies par le domaine vital saisonnier correspondant estimé par la méthode du « fixed kernel » (Worton 1989) à 90% et en utilisant la méthode « ad hoc » pour fixer le paramètre de lissage (Borger *et al.* 2006). L'aire du domaine annuel est estimée en utilisant l'ensemble des localisations pour les deux périodes réunies, avec la même méthodes d'estimation. L'indice de stabilité du domaine « range stability index » (RSI) proposé par Roshier & Reid (2003) est calculé pour chaque domaine saisonnier (natal et adulte). Cet indice permet de renseigner l'étendue relative du domaine saisonnier par rapport au domaine complet « Life time range » basé sur une occupation toute la vie durant, ici estimée par l'aire du domaine annuel de l'individu.

Indice de stabilité du domaine (RSI) = domaine saisonnier / domaine annuel

La moyenne des indices de stabilité calculés pour le domaine natal et le domaine adulte (RSI global) permet de différencier les individus qui dispersent des individus philopatrics. Ainsi, les individus qui dispersent ont des domaines saisonniers distincts, et donc un domaine annuel d'une surface très supérieure à celle des domaines saisonniers. La moyenne des indices calculés (RSI global) est donc dans ce cas proche de 0,5. Les individus philopatrics quant à

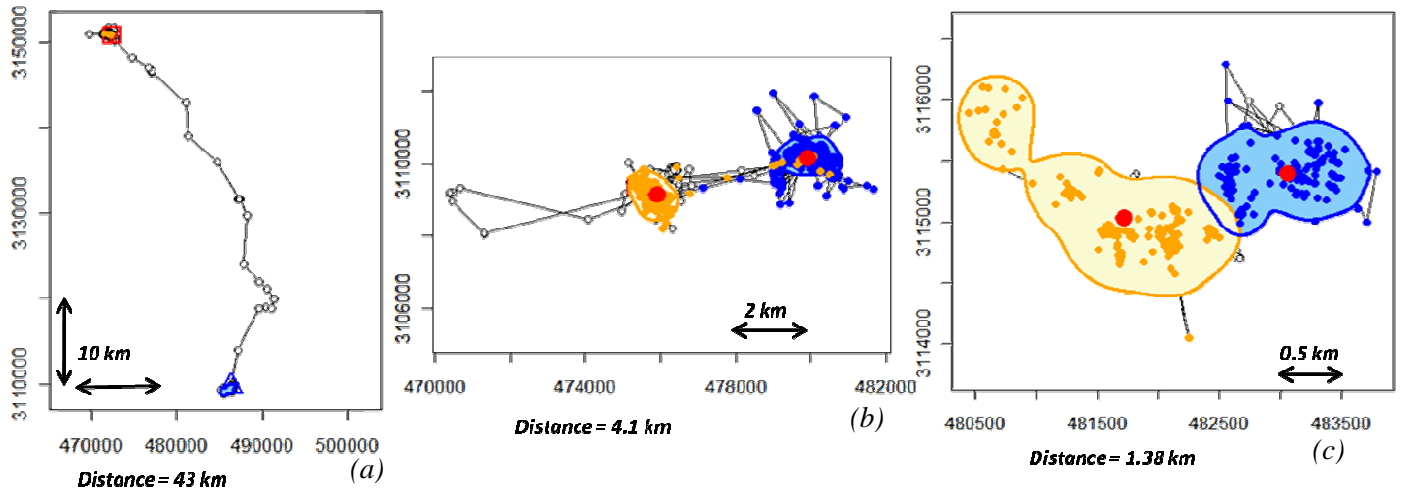


Figure 7. Exemple d'individus effectuant une dispersion natale parcourant des distance différentes : Un individu parcourant une grande distance (a), une distance courte (b) et enfin un individu montrant un comportement de dispersion discutable (c) et qui en fonction des critères utilisés sera ou non classé en disperseur (distance entre les deux domaines vitaux supérieur au seuil de 500m mais avec un léger recouvrement entre le domaine natal et adulte...). Le domaine natal est représenté en bleu et le domaine adulte en orange. Ces trois individus ont un RSI global $\approx 0,50$ permettant de les classer comme disperseurs.

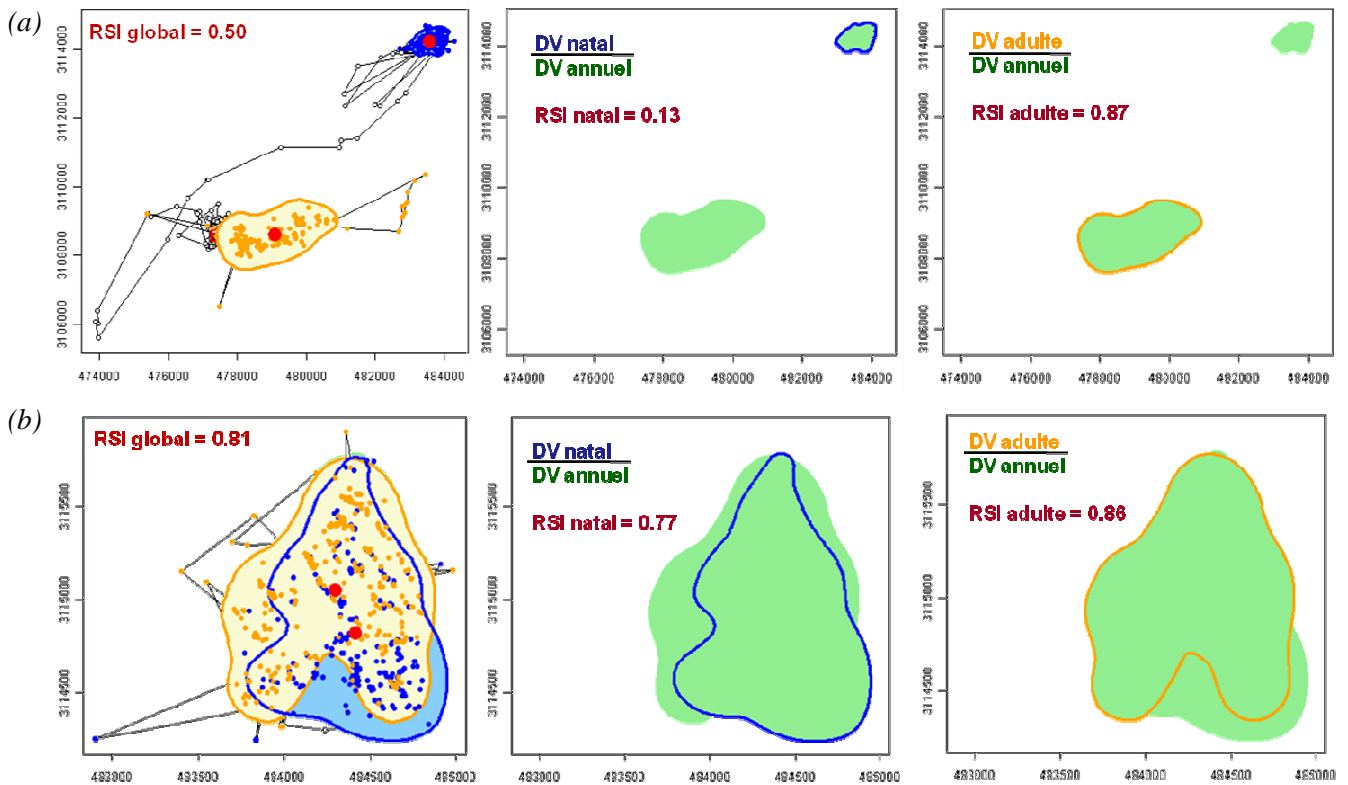


Figure 8. Exemple du calcul de l'indice global de stabilité du domaine dérivé de Roshier & Reid (2003) pour un individu qui disperse (a) et un individu philopatrique (b). Les figures à gauche montrent les localisations GPS du suivi annuel, ainsi que les contours des domaines vitaux (DV) saisonniers (DV natal en bleu et DV adulte en orange). Les figures suivantes montrent le calcul de chacun des indices saisonniers (RSI « Range Stability Index »).

eux ne modifient pas ou peu leurs domaines saisonniers. Ceux-ci sont donc très recouvrants, avec un domaine annuel proche des domaines saisonniers, la moyenne des indices calculés (RSI global) est donc dans ce cas proche de 1 (Fig. 8). L'avantage d'utiliser l'indice proposé par Roshier *et al.* (2003) au lieu d'une valeur brute du recouvrement des deux domaines est sa flexibilité. En effet, le calcul brut du recouvrement entre les deux domaines saisonniers est très sensible à la forme que prennent les domaines vitaux lors de son estimation par la méthode du kernel. L'indice proposé ci-dessus est plus robuste à de légères variations de formes et évite d'utiliser des mesures de recouvrement. Ainsi l'individu au comportement de dispersion discutable présenté figure 7 est, par cette méthode, classé comme disperseur malgré un très léger recouvrement dû aux formes des domaines vitaux saisonniers et non à un chevauchement des localisations GPS.

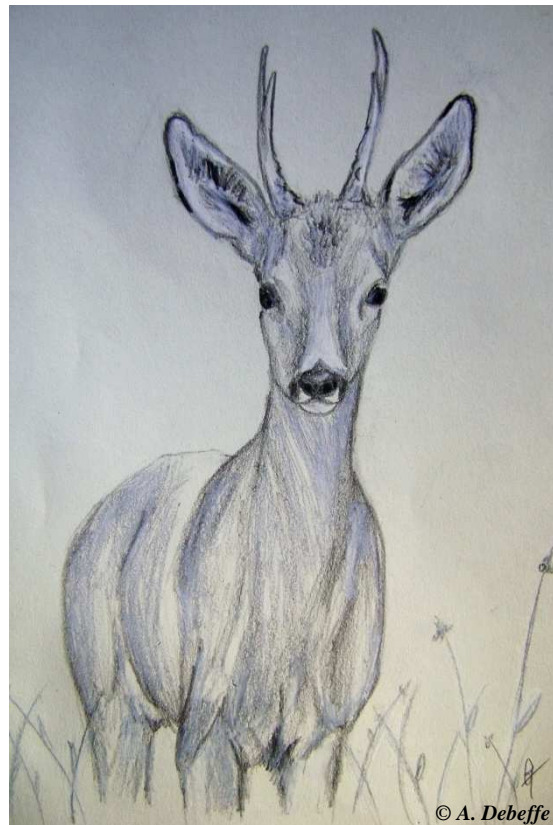


Antenne et récepteur permettant de localiser un individu équipé d'un collier GPS ou VHF grâce à l'émetteur VHF.



Chapitre III

**La dispersion est-elle condition-
dépendante chez le Chevreuil ?**



III.1. Effet du poids et du milieu sur la dispersion

III.1.1. Synthèse

La dispersion peut être affectée par de multiples facteurs. Au sein d'une même population, tous les individus ne dispersent pas et la décision de quitter ou de rester dans son domaine natal peut dépendre de différentes conditions, sujet introduit comme la dispersion condition-dépendante (Ims *et al.* 2001; Bowler *et al.* 2005). Sous le terme de condition sont inclus à la fois des facteurs phénotypiques tels que la taille ou le poids mais également des facteurs environnementaux tels que la qualité de l'habitat ou la densité (Ims *et al.* 2001). Ces deux types de facteurs peuvent interagir entre eux sur les décisions associées à la dispersion. Ainsi, la condition-dépendance peut induire une variabilité inter-individuelle du comportement de dispersion (Bowler *et al.* 2005). La condition-dépendance de la dispersion a été principalement étudiée au niveau de la capacité des individus à disperser. Peu d'études se sont intéressées à son effet sur la distance de dispersion (Clobert *et al.* 2009), pourtant de nombreuses études insistent sur l'importance de la variabilité inter-individuelle autour de la distance de dispersion (Bonte *et al.* 2009a; Lowe 2010). En effet la distribution des distances de dispersion d'une population détermine sa vitesse de colonisation et peut donc avoir un fort impact sur la persistance des populations (Ronce 2007).

Le but de cette étude a été d'aborder la condition-dépendance de la dispersion chez le Chevreuil à deux niveaux : la décision de disperser et la distance de dispersion. Les deux types de condition-dépendance, phénotypique et environnementale, sont testés. Chez le Chevreuil, le poids est relativement stable tout au long de la vie de l'animal (Hewison *et al.* 2011). En effet, cette espèce ne stocke que peu de graisse et son poids est donc un très bon estimateur de la condition physique des individus (Toïgo *et al.* 2006). Le poids est donc un bon paramètre candidat pour tester l'existence d'une dispersion phénotypiquement dépendante. Ainsi, sous l'hypothèse d'un effet du poids sur la dispersion, nous nous attendons à ce que les individus les plus lourds en meilleure condition physique, capables de mieux supporter les coûts associés à la dispersion manifestent une probabilité de disperser supérieure. De plus, puisque les coûts de la dispersion augmentent avec la distance de dispersion (Johnson *et al.* 1990), nous émettons l'hypothèse que les individus les plus lourds sont capables de parcourir une plus grande distance de dispersion. Un effet direct de l'habitat

sur la dispersion a été rapporté chez le Cerf de Virginie (Long *et al.* 2005) et la sitelle torchepot (Matthysen *et al.* 1995). Dans les deux cas un degré élevé de fragmentation de l'habitat a conduit à des distances de dispersion plus grandes. La population de chevreuils étudiée vit dans un habitat au degré de fragmentation varié permettant de tester l'hypothèse d'un effet positif de la fragmentation de l'habitat sur la capacité des individus à disperser et sur la distance de dispersion.

Un tiers des jeunes suivis ont dispersé. Comme attendu, sous l'hypothèse d'une dispersion condition-dépendante chez cette espèce, la capacité des individus à disperser (taux de dispersion) ainsi que la distance de dispersion sont affectées par le poids des individus et par le degré de fragmentation de l'habitat. Les individus les plus lourds ont une plus forte probabilité de disperser, dispersent plus tôt et parcourent des distances de dispersion plus longues quelque soit leur habitat de départ. Un poids seuil de 14kg semble nécessaire à la dispersion, car aucun des 28 individus effectuant une dispersion ne pèse moins. De plus le degré de fragmentation de l'habitat influence également le comportement de dispersion. Les individus du milieu le plus ouvert ont tendance à disperser plus et plus loin. La dispersion dépend donc à la fois de condition phénotypique (en l'occurrence le poids) mais également de condition environnementale (le degré de fragmentation de l'habitat) chez cette espèce de grand herbivore, soulignant la complexité du processus de dispersion avec différents facteurs opérant simultanément.

III.1.2. Manuscrit 1

Condition-dependent natal dispersal in a large herbivore: heavier animals show a greater propensity to disperse and travel further

Lucie Debeffe, Nicolas Morellet, Bruno Cargnelutti, Bruno Lourtet, Richard Bon, Jean-Michel Gaillard and A.J.Mark Hewison

Article accepté et publié dans Journal of Animal Ecology

Journal of Animal Ecology



Journal of Animal Ecology 2012, **81**, 1327–1337

doi: 10.1111/j.1365-2656.2012.02014.x

Condition-dependent natal dispersal in a large herbivore: heavier animals show a greater propensity to disperse and travel further

Lucie Debeffe^{1,*}, Nicolas Morellet¹, Bruno Cargnelutti¹, Bruno Lourtet¹, Richard Bon², Jean-Michel Gaillard³ and A. J. Mark Hewison¹

¹INRA, UR35 Comportement et Ecologie de la Faune Sauvage, Institut National de la Recherche Agronomique, B.P. 52627, 31326, Castanet-Tolosan, France; ²Centre de Recherche sur la Cognition Animale, Université Paul Sabatier – CNRS, 31062, Toulouse, France; and ³Laboratoire "Biométrie et Biologie Évolutive", Unité Mixte de Recherche 5558, Université de Lyon, Université de Claude Bernard Lyon 1, 43 boulevard du 11 novembre 1918, FR 69622, Villeurbanne Cedex, France

Summary

1. Natal dispersal is defined as the movement between the natal range and the site of first breeding and is one of the most important processes in population dynamics. The choice an individual makes between dispersal and philopatry may be condition-dependent, influenced by either phenotypic attributes and/or environmental factors.

2. Inter-individual variability in dispersal tactics has profound consequences for population dynamics, particularly with respect to metapopulation maintenance. A better understanding of the mechanisms underlying this variability is thus of primary interest.

3. We investigated the ranging behaviour of 60 juvenile European roe deer, *Capreolus capreolus*, monitored with GPS collars for one year prior to their first reproduction, from 2003 to 2010 in South-West France. Dispersal occurs across a spatial continuum so that dividing individuals into two categories (dispersers vs. philopatric) may lead to information loss. Therefore, to investigate condition-dependent dispersal more accurately, we developed an individual-based measure of dispersal distance which took into account inter-individual variation in ranging behaviour. We assessed the influence of body mass, the degree of habitat heterogeneity and sex on dispersal initiation date, dispersal propensity and distance.

4. The overall population dispersal rate was 0.34, with a mean \pm SD linear distance between natal and post-dispersal home ranges of 12.3 ± 10.5 km. Dispersal distances followed a classical leptokurtic distribution. We found no sex-bias in either dispersal rate or distance. Forest animals dispersed less than those living in more heterogeneous habitats. Heavier individuals dispersed with a higher probability, earlier and further than lighter individuals. Our individual-based standardised dispersal distance (IBSDD) increased linearly with body mass, with some suggestion of a body mass threshold of 14 kg under which no individual dispersed.

5. Natal dispersal in roe deer was thus dependent on both phenotypic attributes and environmental context. Our results suggest that population connectivity can be altered by a change in average body condition and is likely higher in the rich and heterogeneous habitats typical of modern day agricultural landscapes.

Key-words: body mass; condition-dependent dispersal; dispersal distance; GPS; habitat heterogeneity; roe deer; ungulates

Introduction

Natal dispersal, the net movement between the natal area and the site of first breeding (Howard 1960), is one of the most important individual life-history traits affecting population dynamics and species evolution (Greenwood 1980; Clobert *et al.* 2001; Nathan 2001). Natal dispersal is a three stage process involving the decision to leave the natal area, a transient phase, and finally settlement in the adult home range (Stenseth & Lidicker 1992). However, despite its importance, natal dispersal is still poorly understood and the factors shaping variation in both dispersal rates and distances remain unknown in most cases (Ronce 2007). The main ultimate causes of natal dispersal involve inbreeding avoidance, competition (for mates or resources and kin interactions), and habitat instability (Bowler & Benton 2005).

In most populations, not all individuals disperse, and dispersing individuals are generally not a random subset of the population (Ronce 2007). Indeed, the decision an individual makes to stay in the natal area or leave it may be condition-dependent (Bowler *et al.* 2005). The term condition-dependence encompasses the effects of both the individual's phenotype (*e.g.* fat reserves, body size or competitive ability), and the animal's environmental features (*e.g.* population density or habitat quality) on dispersal behaviour (Ims & Hjermann 2001). Both sets of factors can interact with one another in complex and subtle ways to determine dispersal outcomes. Indeed, environmental factors can affect dispersal through a direct pathway or indirectly, mediated by changes in phenotypic attributes (Ims *et al.* 2001). Condition-dependence could translate into individual differences in dispersal behaviour and can thereby indirectly generate variability in dispersal propensity among individuals, implying that dispersal costs and benefits differ among individuals (Bowler *et al.* 2005). Indeed, the balance between the costs and benefits of dispersal depends on the internal state of the individual (Clobert *et al.* 2009), involving either fixed (*e.g.*, sex) or time-dependent (*e.g.* body condition) traits. That is, dispersal may allow animals to obtain good quality ranges or to escape local competition, but since dispersal is costly (Nunes & Holekamp 1996; Dufty & Belthoff 2001), animals face a conflict the resolution of which may depend on environmental conditions or individual phenotypic attributes. For example, individuals that disperse before they have attained a certain threshold of body condition may increase the mortality risk associated with dispersal (Dufty *et al.* 2001). As a general rule, dispersal costs, and therefore mortality risk, increase with dispersal distance, as has been demonstrated, for example, in

American marten *Martes americana* (Johnson & Gaines 1990). After long being ignored, it is now recognized that inter-individual differences in dispersal are important (Gibbs *et al.* 2009).

Dispersal is usually described as a dichotomous variable, opposing dispersing animals with philopatric ones. However, dispersal may be better described as a continuum, because the distinction between dispersers and philopatric individuals can be difficult to assess using some arbitrarily defined criteria. Some studies have used both a binomial variable (disperse vs. philopatric) and the dispersal distance to assess fine scale patterns of natal dispersal (Gaillard *et al.* 2008 in roe deer *Capreolus capreolus*; (Selonen & Hanski 2010) in Siberian flying squirrels *Pteromys volans* L.; (Long *et al.* 2005) in white-tailed deer *Odocoileus virginianus*). However, these studies did not account for among-individual differences in ranging behaviour prior to dispersal. In the present study, we analyse dispersal both as a Bernoulli (binomial) and a Gaussian (continuous) process. For this latter approach, we used an individual-based standardised dispersal distance (IBSDD) as a metric. This was defined as the raw dispersal distance weighted by the spatial extent of an individual's pre-dispersal range.

The distribution of natal dispersal distances shapes the speed of population spread, and potentially has thereby a strong impact on population persistence (Bowler *et al.* 2005; Ronce 2007). However, despite this theoretical interest, empirical measures of inter-individual variability in dispersal distances and identification of the factors affecting it are still scarce (Lowe 2010). Our empirical understanding of the causes and consequences of variation in dispersal distances is limited to some studies that assessed the impact of different factors on dispersal distance (climatic conditions in the Arctic tern *Sterna paradisaea*, Moller, Flensted-Jensen & Mardal 2006, wing length in female house sparrows *Passer domesticus*, Skjelseth *et al.* 2007, personality in the invasive mosquitofish *Gambusia affinis*, Cote *et al.* 2010). Although several theoretical studies have identified body condition as a potentially important predictor of dispersal distance and settlement success (Stamps, Krishnan & Reid 2005; Stamps 2006), we still lack empirical studies that have tested for condition-dependence of dispersal rate and distance (Clobert *et al.* 2009). Heavy dominant individuals were found to disperse more than smaller ones when dispersal is energetically costly (Ims *et al.* 2001; Bowler *et al.* 2005), as reported in ground squirrels *Spermophilus beldingi* (Holekamp & Sherman 1989) and owls *Bubo bubo* (Delgado *et al.* 2010). In contrast, no effect of body condition on dispersal propensity was found in red deer *Cervus elaphus* (Loe *et al.* 2010) or in Siberian ground squirrels *Pteromys volans* L. (Selonen *et al.* 2010). Furthermore, at the interspecific level Sutherland *et al.* (2000) demonstrated that median and maximum natal

dispersal distances are correlated with species body mass in birds and mammals. Finally, in terms of environmentally driven condition-dependent dispersal, some studies have assessed the impact of population density and environment on the intensity of natal dispersal. For example, landscape fragmentation led to greater dispersal distance in white-tailed deer (Long *et al.* 2005) and in nuthatches *Sitta europaea* (Matthysen, Adriaensen & Dhondt 1995). We aimed to investigate whether natal dispersal is driven by phenotypic and/or environmental condition-dependence in a large herbivore, focusing on i/ natal dispersal propensity and ii/ using an original individual-based standardised dispersal distance that accounts for among-individual variation in natal home range size.

We investigated the proximal causes underlying natal dispersal in a roe deer population living in a spatially heterogeneous agricultural landscape. Roe deer are medium-sized, slightly dimorphic and weakly polygynous mammalian herbivores that are widely spread across Europe and have markedly expanded their range since the 1960s (Andersen, Duncan & Linnell 1998). Individual body mass is quite stable over the lifetime (Hewison *et al.* 2011) and provides a good proxy of individual quality (Toïgo *et al.* 2006), with higher probability for heavy adult females to reach old age (Gaillard *et al.* 2000) and higher reproductive success among heavy males (Vanpé *et al.* 2010). To investigate condition-dependent dispersal, we quantified the effects of body mass and of the degree of habitat heterogeneity on dispersal initiation, propensity and our continuous dispersal distance metric. Since dispersal is a costly process (Ronce 2007), heavier animals should be better able to cope with dispersal costs (Bowler *et al.* 2005). From this, heavier than average roe deer should be more likely to disperse and should disperse earlier and further. Landscape heterogeneity is known to affect several aspects of roe deer ecology. In particular, deer in more open habitats have larger home ranges (Cargnelutti *et al.* 2002), higher diet quality (Abbas *et al.* 2011) and are thus heavier as adults (Hewison *et al.* 2009). Given this, we also expected landscape structure to exert an influence on dispersal propensity and distance in the studied population, with individuals from the more open areas more likely to disperse and to travel further. Based on previously published findings (Coulon *et al.* 2006); (Gaillard *et al.* 2008), we expected no differences in dispersal patterns to occur between sexes.

Materials and Methods

Study area

The study was conducted in a hilly (260-380 m asl) and heterogeneous agricultural landscape in the Comminges region of South-West France (N 43°13', E 0°52') covering around 10,000 ha. The climate is oceanic, with an average annual temperature of 11-12 °C and 800 mm precipitation, mainly as rain. The area is a mixed landscape of open fields and small woodland patches (average size of 3 ha) dominated by oak *Quercus spp.*, with two larger forest patches of 672 ha and 460 ha (see (Hewison *et al.* 2009) for further details). We identified two sectors of contrasting landscape structure based on woodland extent (Fig. 1). The first sector included two forest blocks (sector 1 “closed”: with 100% woodland), and the second sector was composed of a more open landscape of fragmented woodland (sector 2 “open”: with 23.7% woodland, 36.1% meadows, 32.1% cultivated fields, and 4.3% hedgerows).

Human presence is high, with small villages and farms distributed along the extensive road network. The roe deer population is hunted by drive hunts with dogs from September to February, but also in summer by stalking (June to August). Deer density was estimated using radio-tracking and direct observation (Hewison *et al.* 2007) to average 9.3 deer/100 ha (+/- 1.32, min = 6.6, max = 10.9) in the fragmented landscape, but to be 2-3 times higher in the two forest blocks (unpublished data).

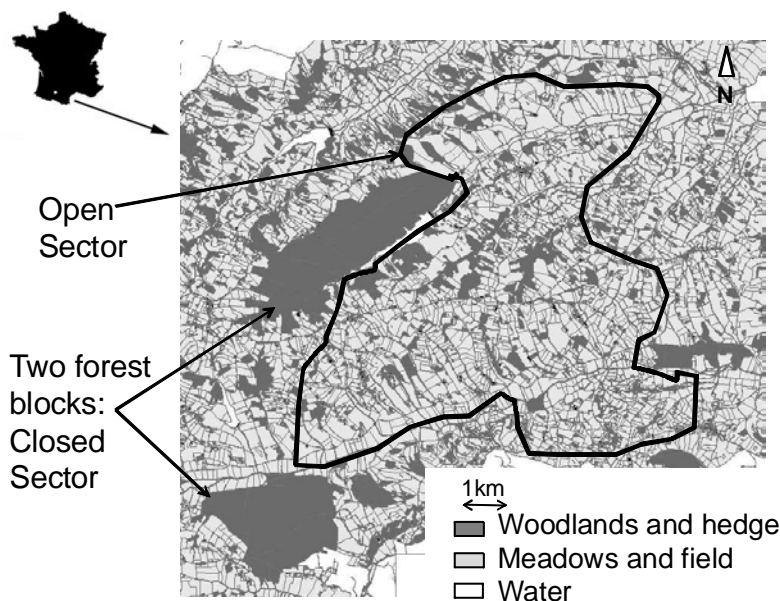


Fig. 1. Map of the study site with the main habitat types and the limits of the two sectors.

Capture, handling and monitoring

Roe deer were caught from 2002 to 2011 during winter (from 16th November to 27th March) using large-scale drives of between 30 and 100 beaters and up to 4 km of long nets positioned at one of 11 capture sites. For each captured animal, we recorded its body mass to the nearest 0.1 kg, its sex, and we attributed an age class before fitting it with a collar and releasing it on site. Juveniles (less than one year-old) are distinguishable from older deer by the presence of a tri-cuspid third pre-molar milk tooth (Ratcliffe & Mayle 1992). During the 8 winters of sampling (2002 to 2010), 88 juveniles and 132 adults were captured and equipped with a Lotek 3300 GPS or a Lotek Small WildCell GSM collar. Collars were programmed to obtain a fix of the roe deer's location every 4 hours in 2002-2004 (first two winters) or every 6 hours (following winters) over approximately eleven months. We performed differential correction to improve fix accuracy (Adrados *et al.* 2003). From 2002 to 2010, GPS data from 79 juveniles and 128 adults were recovered, although body mass was not available for one of these juveniles. The collars of the nine remaining juveniles were never recovered because of Very High Frequency failure ($n = 2$), drop-off failure ($n = 4$), or loss of contact during the transient phase of dispersal ($n = 3$). In the latter case, a slight underestimation of dispersal rate at the population level might result.

Natal dispersal of roe deer is a rather stereotyped process (Strandgaard 1972). Only juvenile roe deer disperse (Pettorelli *et al.* 2003) and do so in spring, when the mother-juvenile bond breaks down before the mother gives birth to her next litter (between late April and mid-June at this latitude, Linnell, Wahlstrom & Gaillard 1998). The timing of dispersal is thus highly synchronised (Andersen *et al.* 2000) so that the dispersal status of juveniles can be reliably determined by the end of July. Of the 79 juveniles captured and for which data were recovered, only those 60 individuals that were monitored from their capture in winter to at least the following August 1st and had more than 50 locations during the summer period were included in the analyses. Dispersal outcomes could not be determined for the remaining 19 individuals due to early death ($n = 10$) or loss of contact ($n = 9$) prior to autumn. Note that since the juvenile stage only spans one year, all individuals only appeared once in the dataset (*i.e.*, no repeated measurements). As capture and handling might induce transient modification of roe deer behaviour, the location data for the first week after release were excluded from the analysis following Morellet *et al.* (2009)'s recommendations.

Statistical analysis

Defining philopatry versus natal dispersal

Natal dispersal was defined as permanent emigration from the natal range (pre-dispersal home range) to a distinct adult range (post-dispersal home range), such that pre-dispersal locations did not overlap post-dispersal ones (Kenward *et al.* 2002). We defined two periods describing the juvenile range (January 1st to March 31th, mean \pm sd: 219 \pm 86 locations/individual), which consistently corresponded to the natal range, and the adult range (July 1st to September 30rd, mean \pm sd: 277 \pm 90 locations/individual), which corresponded to the natal range (or part of it) for philopatric roe deer only, to describe pre- and post-dispersal home ranges, respectively. Based on previous observations in the studied population and the available literature, all dispersal events of roe deer occur between these two periods. Home ranges were estimated using the 90% fixed kernel method (Worton 1989; Borger *et al.* 2006). The annual range was also calculated by combining juvenile and adult ranges for each animal (average annual adult home range size = 154.9 ha, corresponding to a 1.40 km-diameter circle). We used the range stability index proposed by (Roshier & Reid 2003) to discriminate dispersers from philopatric animals:

$$\text{Range stability index} = \text{Seasonal home range} / \text{Annual range}$$

Range stability indices were calculated for both juvenile and adult ranges. An average annual index was also calculated as:

$$\text{Juvenile range stability index} + \text{Adult range stability index} / 2$$

Philopatric animals use annual ranges that encompass both juvenile and adult home ranges (Fig. 2b), so that the value of the average annual indices is close to one. In contrast, when the juvenile and adult home ranges differ markedly (Fig. 2a), *i.e.* in dispersing animals, values of the annual indices are low (Roshier *et al.* 2003). Individuals were considered to have dispersed when their average annual index was equal to 0.5, corresponding to an absence of overlap between the juvenile and adult home ranges, or philopatric otherwise.

Dispersal initiation

Dispersal initiation was defined as the last date a deer was located inside its juvenile range without ever returning. For this analysis only, we included juvenile animals captured during the winter 2010-2011 and for which dispersal fates were already known by the spring of 2011 ($n = 5$), but for which the collar had not yet been recovered by the time of data analysis.

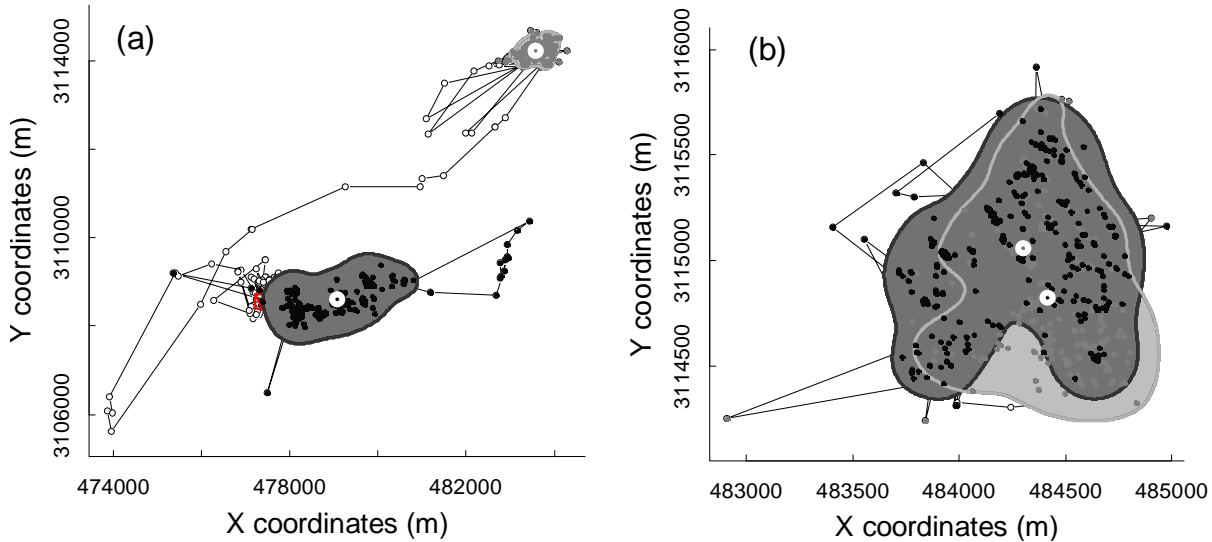


Fig. 2. Typical space use of a disperser (a) and of a philopatric (b) juvenile roe deer. Adult locations and home ranges are in dark grey and juvenile locations and home ranges are in light grey. The two large white dots indicate the centre of gravity of the corresponding home range.

Individual-based standardised dispersal distance

Natal dispersal can be categorized using a Bernoulli process (philopatry vs. dispersal) reflecting the decision whether or not to leave the natal area, or quantified as a Gaussian distribution of the Euclidean distances between pre- and post-dispersal home ranges reflecting the length of the transience phase. However, to distinguish dispersers from philopatric individuals most often requires the choice of an arbitrary threshold value, which can lead to a mis-classification of some individuals. Furthermore, dispersal is a movement process across a spatial continuum, where some individuals may move long distances while others just shift their home range a few hundred meters. Hence, because categorizing individuals in two types also leads to information loss (Jin, Breitbart & Muoh 2009), we used an individual-based standardised dispersal distance to assess condition-dependent dispersal in roe deer.

We constructed a continuous metric based on dispersal distance weighted by inter-individual variation in ranging behaviour. We calculated the Euclidean (straight line) distance between juvenile (pre-dispersal home range) and adult (post-dispersal home range) centres of gravity for all individuals. Since the Euclidean distance between the two home ranges was positively correlated with the size of the individual's home range, we generated an individual-based standardised dispersal distance metric calculated as the residual value from the linear regression between Euclidean distance and juvenile (*i.e.* pre-dispersal) home range size (McCullagh & Nelder 1989), hereafter defined as our individual-based standardised dispersal distance or IBSDD. We used the juvenile home range size because it was usually larger than

the adult range (Borger *et al.* 2006) and because post-dispersal home ranges of dispersers may not yet be stable.

Assessing condition-dependent dispersal

To explore condition-dependent dispersal, we assessed the influence of body mass and the degree of habitat heterogeneity on dispersal propensities. Juvenile roe deer usually are still growing during their first winter (Hewison *et al.* 2002), but a study conducted in the same area did not find any detectable variation in winter body mass of juvenile roe deer in relation to Julian date (Hewison *et al.* 2009), so date of capture was not included in the models. First, we used multiple linear regression to assess whether temporal variation in dispersal initiation ($n = 28$) varied in relation to sex, landscape sector and body mass. Second, we used logistic regression to determine whether natal dispersal status, a binary response variable (disperser or philopatric, $n = 55$), varied between sexes, landscape sectors or in relation to body mass. Finally, condition-dependent dispersal was explored using a mixed linear model to investigate how variation in the individual-based standardised dispersal distance (dependent variable) was related to sex, landscape and body mass (explanatory variables); the factor year was included as a random factor to control for the potential non-independence of dispersal distance within a year.

Five groups of mixed linear models were identified, corresponding to specific hypotheses (Table 1). The first group of three models (“Envir”) tested the hypothesis of strict environmental condition-dependent dispersal, including landscape sector as a factor (with or without an interaction with sex). The second group of four models (“Pheno”) tested the hypothesis of strict phenotypic condition-dependent dispersal, with body mass as a factor (with or without an interaction with sex). For this second group, body mass was considered as either a simple linear effect, or as a threshold effect, *i.e.* with no effect until the threshold value and with a linear effect above the threshold value. The threshold value was chosen by selecting the best threshold model from a range of values varying from the minimum to the maximum observed body mass in our sample. The third group of eleven models (“Both”) tested the hypothesis of simultaneous phenotypic and environmental condition-dependent dispersal, including the two-way interactions in the candidate models. One model (“Sex-biased”) allowed us to test the hypothesis of sex-biased dispersal. Finally a constant model (“Null”) corresponded to the hypothesis of no condition-dependent dispersal.

First, a set of eight candidate models for dispersal initiation, grouped in five categories (“Pheno”, “Envir”, “Both”, “Sex-biased” and “Null”) based on the hypotheses described above,

III. La dispersion est-elle condition-dépendante ?

were compared (Table 1). Then, in the analysis of dispersal propensity (dispersal as a binary variable), a set of 18 candidate models were compared (Table 1). Finally, in the analysis of the individual-based standardised dispersal distance (dispersal as a quantitative variable), a set of 20 candidate models, grouped in the same five categories, were compared (Table 1). We retained the model with the lowest AICc value (*i.e.*, AIC corrected for small sample size), reflecting the best compromise between precision and complexity of the model (Burnham & Anderson 1998). According to the rule of parsimony, when the AICc of two competing models differed by <2 , we retained the simplest model. We also calculated AICc weights as a measure of the likelihood that a given model was the best among the set of fitted models. All statistical analyses were performed with R software version 2.12.1 (R 2007).

Table 1. Candidate mixed linear models for explaining variation in dispersal initiation date ($n = 28$), dispersal propensity (binary variable) ($n = 55$) and individual-based standardised dispersal distance (Gaussian variable) ($n = 55$) of juvenile roe deer and their corresponding hypotheses. The models include body mass as a simple linear effect (BM) or with a threshold effect at 14 kg ($BM^{th_{14kg}}$) as a covariate, degree of habitat heterogeneity (Sector), sex (Sex), and their 2-way interactions (Sector:BM, BM:Sex, and Sector:Sex) as fixed factors, and year as a random factor.

Hypothesis	Models	Initiation	Rate	Distance
Null	Constant	x	x	x
Sex-biased	Sex	x	x	x
Pheno	BM	x	x	x
Pheno	$BM^{th_{14kg}}$	-	-	x
Pheno	BM + Sex	x	x	x
Pheno	BM + Sex + BM:Sex	-	x	x
Envir	Sector	x	x	x
Envir	Sector + Sex	x	x	x
Envir	Sector + Sex + Sector:Sex	-	x	x
Both	$BM^{th_{14kg}}$ + Sector	-	-	x
Both	BM + Sector	x	x	x
Both	BM + Sector + Sex	x	x	x
Both	BM + Sector + Sector:BM	-	x	x
Both	BM + Sector + Sex + Sector:Sex	-	x	x
Both	BM + Sector + Sex + BM:Sex	-	x	x
Both	BM + Sector + Sex + Sector:BM	-	x	x
Both	BM + Sector + Sex + Sector:Sex + BM:Sex	-	x	x
Both	BM + Sector + Sex + Sector:Sex + Sector:BM	-	x	x
Both	BM + Sector + Sex + BM:Sex + Sector:BM	-	x	x
Both	BM + Sector + Sex + BM:Sex + Sector:BM + Sector:Sex	-	x	x

Results

Dispersal propensity

No dispersal event was recorded among adult deer. Of the 60 juveniles for which dispersal fate was known, 19 dispersed and 37 were philopatric, while the 4 others left their juvenile area, travelling an average of 12.6 (\pm 8.6) km, but then returned sometime later (average 7.5 \pm 8.1 weeks), during summer (*i.e.* pseudo-dispersal events). Although these four individuals left their juvenile area during the natal dispersal period, they were not considered as dispersers since their first breeding event likely took place within their natal home range; as a consequence these four individuals were excluded from subsequent analyses. The overall population dispersal rate was therefore estimated at 0.34 ($n = 56$). In the most parsimonious mixed generalized linear model (*AICc weight* = 13%; $\Delta AICc$ to best model = 1.42; $\Delta AICc$ to constant model = 6.76), dispersal propensity was affected by body mass only, but the model with the highest support (*AICc weight* = 27%; $\Delta AICc$ to best model = 0; $\Delta AICc$ to constant model = 8.18) included the effect of both body mass and landscape sector on dispersal propensity, indicating some support for effects of both phenotypic attributes and environmental context. The probability of dispersing increased markedly with body mass (*slope* \pm *SE*: 0.60 \pm 0.23) and was higher in the open landscape sector ($n = 40$; *dispersal rate* \pm *SE* = 0.42 \pm 0.078) than in the forest sector ($n = 16$; *dispersal rate* \pm *SE* = 0.12 \pm 0.083). As expected, no sex-bias in dispersal propensity was observed in the studied population (*AICc weight* = 0%; $\Delta AICc$ to best model = 8.73; $\Delta AICc$ to constant model = 1.97), with a dispersal rate of 0.29 \pm 0.099 for males ($n = 21$) and of 0.37 \pm 0.082 for females ($n = 35$).

Dispersal initiation

Dispersal initiations ($n = 28$), including pseudo-dispersal events, were synchronized in spring, with a peak at the end of April. The earliest departure occurred on the 30th of March and the latest on the 27th of May. The most parsimonious model included the effects of body mass ($\Delta AICc = 0$), indicating that departure date was not influenced by sex or landscape sector, but was negatively related to body mass (Table 2). That is, there was clear evidence that heavier animals left their pre-dispersal range earlier than lighter individuals (estimated initiation date: 28th April for an individual weighing 16 kg vs. 20th April for an individual weighing 18 kg).

Table 2. Performance of the nine candidate mixed linear models explaining variation in dispersal initiation date for juvenile roe deer ($n = 28$) using the Akaike's Information Criterion corrected for small sample size (AICc). The full model includes an effect of body mass (BM), the degree of habitat heterogeneity (Sector), and sex (Sex) and year as a random factor. The selected model is given in bold and the dotted line separates those models with a $\Delta AICc$ value < 2 . K refers to the number of model parameters.

Models	AICc	$\Delta AICc$	AICcWt	K
BM	226.12	0	0.65	4
Sector + BM	229.05	2.93	0.15	5
BM + Sex	229.16	3.04	0.14	5
Sector + BM + Sex	232.39	6.27	0.03	6
Constant	233.06	6.94	0.02	3
Sex	235.27	9.15	0.01	4
Sector	235.62	9.5	0.01	4
Sector + Sex	238.20	12.07	0	5

Individual-based standardised dispersal distance (IBSDD)

The pattern of dispersal distance followed a classic leptokurtic distribution, with a mean linear distance between natal and post-dispersal home ranges of 4.68 ± 8.44 km considering all juveniles and of 12.85 ± 10.52 km when considering dispersers only (Fig. 3).

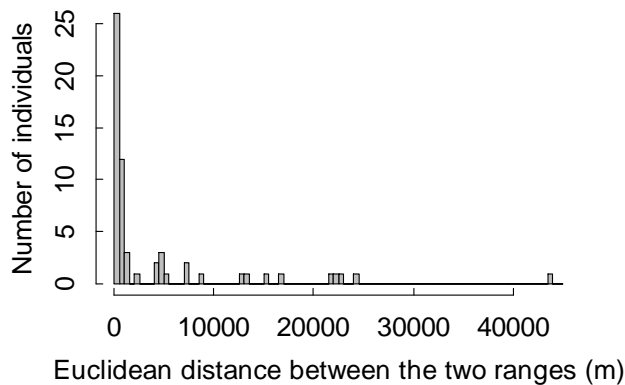


Fig. 3. Distribution of the Euclidean distances between juvenile and adult range centres of gravity for all juveniles ($n = 56$).

Of the candidate models describing condition-dependent dispersal using our IBSDD, two had similar AIC values ($\Delta AICc < 2$) and the same number of parameters (Table 3). These models both indicated that the IBSDD between juvenile and adult home ranges varied in relation to body mass and landscape sector in an additive way. The best model (AICc weight = 29%) assumed that the IBSDD increased linearly above a certain body mass threshold, whereas the second best model (AICc weight = 22%) assumed a simple linear relationship between these variables (Table 3). Hence, the models with the greatest support indicated both phenotypic and environmental condition-dependence in dispersal distance of juvenile roe deer. In particular, first, IBSDD was greater in the open landscape sector compared to the forest sector (*intercept* \pm *SE*: -0.5 ± 0.5 in the open sector and -1.75 ± 0.46 in the forest

sector), and second, the IBSDD increased linearly with body mass from a threshold value of 14 kg (*slope* ± *SE*: 0.36 ± 0.15). Finally, the slope of the relationship between IBSDD and body mass did not vary between landscape sectors (no sector-body mass interaction term in the best models), indicating that roe deer dispersed further for a given body mass in the open landscape sector compared to animals in pure forest habitat (Fig. 4). Our analysis also indicated, in line with our prediction, that dispersal distance was not sex-biased in our population (Table 3), with similar mean distances between juvenile and adult home ranges for males (4.05 ± 6.74 km) and females (4.99 ± 9.52 km). Indeed, the models incorporating a difference between the sexes in IBSDD all had higher AICc values ($\Delta AICc > 4$).

Table 3. Performance of the 20 candidate linear models for explaining variation in individual-based standardised dispersal distance of juvenile roe deer ($n = 55$), including body mass, either as a simple linear effect (BM) or with a threshold at 14 kg ($BM^{th_{14kg}}$) as a covariate, degree of habitat heterogeneity (Sector), sex (Sex), and the 2-way interactions between body mass and sex, sector and body mass and sector and sex as fixed factors and year as a random factor.

Hypothesis	Models	AICc	$\Delta AICc$	AICcWt	K
Both	BM^{th_14kg} + Sector	215.55	0	0.29	5
Both	BM + Sector	216.14	0.59	0.22	5
Both	BM + Sector + Sector:BM	217.73	2.18	0.1	6
Envir	Sector	218.65	3.10	0.06	4
Both	BM + Sector + Sex	218.66	3.11	0.06	6
Pheno	BM	219.05	3.50	0.05	4
Pheno	BM ^{th_14kg}	219.06	3.51	0.05	4
Both	BM + Sector + Sex + Sector:Sex	220.07	4.52	0.03	7
Both	BM + Sector + Sex + Sector:BM	220.37	4.82	0.03	7
Envir	Sector + Sex	220.66	5.11	0.02	5
Pheno	BM + Sex	220.84	5.29	0.02	5
Both	BM + Sector + Sex + BM:Sex	221.20	5.65	0.01	7
Both	BM + Sector + Sex + Sector:Sex + BM:Sex	222.03	6.48	0.01	8
Envir	Sector + Sex + Sector:Sex	222.05	6.50	0.01	6
Both	BM + Sector + Sex + Sector:Sex + Sector:BM	222.34	6.79	0.01	8
Both	BM + Sector + Sex + BM:Sex + Sector:BM	222.98	7.43	0.01	8
Pheno	BM + Sex + BM:Sex	223.33	7.78	0.01	6
Both	BM + Sector + Sex + BM:Sex + Sector:BM + Sector:Sex	224.48	8.93	0	9
Null	Constant	226.47	10.92	0	3
Sex biased	Sex	228.72	13.17	0	4

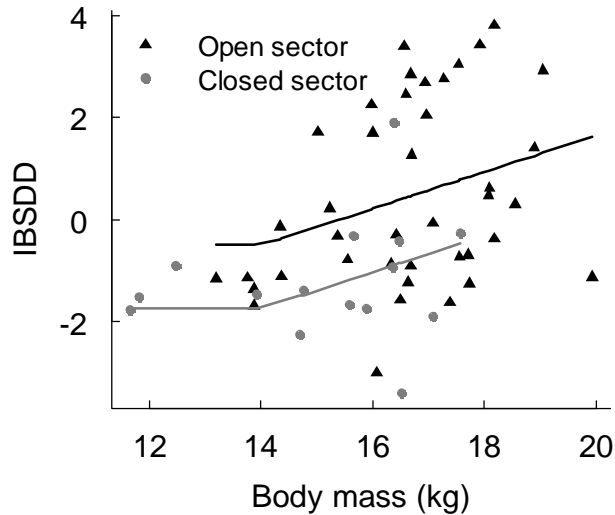


Fig. 4. Individual-based standardised dispersal distance (IBSDD) between the centres of gravity of the juvenile and adult home ranges for each juvenile, corrected for variation in pre-dispersal home range size, in relation to its body mass ($n = 55$). Grey lines represent the relationship predicted by the selected linear model ($BM^{th_{14kg}} + Sector$; $r^2 = 0.25$) (light grey for the closed sector, dark grey for the open sector).

Discussion

Natal dispersal was observed in one third of the juvenile roe deer and, in line with previous reports for this species, was not sex-biased. However, as expected, natal dispersal outcomes were dependent on both the phenotypic attributes of individuals (body mass) and environmental factors (habitat openness). Heavier individuals had a higher probability of dispersing and our individual-based standardised dispersal distance metric increased linearly with increasing body mass, with some support for a body mass threshold of 14 kg under which no dispersal occurred. The degree of habitat heterogeneity in the natal home range also influenced dispersal behaviour: individuals born in more open areas dispersed more and travelled further than individuals from closed habitats. Our study provides a rare example of multi-factorial condition-dependent dispersal in a large herbivore and highlights the complexity of dispersal mechanisms, with several conditions or cues operating simultaneously to determine the dispersal decisions of individual animals (Clobert *et al.* 2009).

Dispersal rate and distance

Although dispersal rate is highly variable among roe deer populations, the rate of 33.9% that we observed in our study conforms to values previously reported (Wahlstrom *et al.* 1995, Gaillard *et al.* 2008). Compared to other large herbivores, this rate of dispersal is quite low for males, since 52% of juvenile white-tailed deer (Nixon *et al.* 2007) and 68.8% of male red deer (Loe *et al.* 2010) were reported to disperse. There are fewer studies of dispersal distances for large herbivores in general, although the estimate of 4.7 ± 8.4 km for our study

site lies within the reported range for roe deer (1.1 ± 0.1 km to 7.6 ± 3.0 km: Gaillard *et al.* 2008; Wahlstrom *et al.* 1995). The distribution of individual-based standardised dispersal distances that we observed followed a classic leptokurtic or “tick-tailed” distribution (Paradis *et al.* 1998), with relatively few individuals moving long distances and most moving shorter distances (Johnson *et al.* 1990; Bowler *et al.* 2005; Ronce 2007), indicating a strong possibility for condition-dependent dispersal in our data set (see below). Indeed, leptokurtosis is thought to be driven by intra-population variation among individuals in dispersal tactic (Fraser *et al.* 2001) and by variation in habitat structure (Morales & Ellner 2002). This intra-population variation can be attributed to different ultimate causes, which may result in different optimal dispersal distances. For example, in white-tailed deer, longer dispersal distances seem necessary for avoiding inbreeding rather than mate competition (Long *et al.* 2008).

Dispersal initiation

The date of dispersal initiation was highly synchronised among individuals, as previously reported in roe deer (Linnell, Wahlstrom & Gaillard 1998). There was clear evidence that heavier roe deer disperse earlier, a finding consistent with studies on male Belding’s ground squirrels (Nunes *et al.* 1996) and red foxes *Vulpes vulpes* (Gosselink *et al.* 2010). Early dispersal may be advantageous since early-dispersing individuals may have more time to locate, and/or may arrive first on, a vacant, high quality home range. However, this relationship is unlikely to involve differences in maturation among juveniles. Indeed, births are highly synchronized in roe deer (Linnell *et al.* 1998), with 80% occurring within 3 weeks, so that the impact of birth date on juvenile body mass at dispersal (10-12 months of age) is likely weak. While birth date influences both early growth and survival in roe deer (F. Plard *et al.* unpublished data), fawns that survive to their first winter seem able to compensate for a bad start because no relationship occurred between early growth and mass at 8-10 months of age (Gaillard, Delorme & Jullien 1993) in a population not markedly limited by food resources, as is the case in our study population.

Interestingly, we observed “pseudo-dispersal” events in four males who left their natal range during the dispersal period, travelling a considerable distance (between 5.2 and 25 km), before returning several weeks later during summer to their natal range. Speculatively, we suggest that this potentially costly behaviour occurs when male juveniles are unable to locate a suitable vacant home range and so are forced to return to their natal range due to antagonistic social interactions with territorial adult males (Wahlstrom 1994). In roe deer,

territoriality governs male-male interactions but not female-female or male-female ones (Hewison, Vincent & Reby 1998), and, indeed, we did not observe any similar pseudo-dispersal events among females in our population.

Sex-biased dispersal

As expected, on average, male and female juvenile roe deer initiated dispersal events at approximately the same time, dispersed in similar proportions and travelled similar distances during the transience phase. This result is consistent with both genetic studies (in this same population: (Coulon *et al.* 2006), see also (Bonnot *et al.* 2010), but also with studies based on direct observations (Wahlstrom & Liberg 1995; Gaillard *et al.* 2008). The low sexual size dimorphism, the mating tactic of resource defence and the low level of polygyny of this species (Vanpé *et al.* 2008) may explain this absence of sex-bias in roe deer dispersal (Gaillard *et al.* 2008). However, although dispersal outcomes are clearly similar in male and female roe deer, it is likely that the proximate mechanisms underlying dispersal decisions differ between the sexes. Indeed, Wahlstrom (1994) reported that the number of antagonistic interactions experienced by male yearling roe deer was positively correlated with antler size and he suggested that these social interactions were the proximate cause of natal dispersal in juvenile males. Since there is a strong allometric relationship linking antler length with body mass in this species (Vanpé *et al.* 2007), and in other deer (Plard, Bonenfant & Gaillard 2011), bigger juvenile males are predicted to suffer more male-male aggression, leading to the observed pattern of mass-dependent dispersal. However, this mechanism clearly does not hold for females who are not territorial (Hewison, Vincent & Reby 1998), hence, the cue for initiating dispersal of heavier juveniles (see below) likely differs between sexes.

Phenotypic condition-dependent dispersal: the role of body mass

Condition-dependent dispersal tactics should perform better than unconditional fixed tactics because they allow individuals to respond to variation in the costs and benefits of dispersal over the short term (Bowler *et al.* 2005). We found that individual body mass played a crucial role in determining dispersal rate and distance, with heavier juveniles dispersing more frequently and travelling further and with some support for a body mass threshold under which roe deer juveniles cannot sustain the energetic costs of dispersal. Indeed, none of the eight roe deer weighing less than 14 kg dispersed. Similar results were found in Belding's ground squirrels (Holekamp 1986). However, this pattern contrasts with a study on red deer that reported no relationship between body mass and male dispersal propensity (Loe *et al.*

2010). Red deer and roe deer markedly differ in many life history tactics. The red deer is a highly dimorphic and polygynous species (Clutton-Brock, Guinness & Albon 1982) and a grazer (Hofmann 1989); females are close to the capital end of the continuum of energy allocation to reproduction. In contrast, the roe deer is a weakly dimorphic species with a low level of polygyny (Vanpé *et al.* 2008) and a browser (Hofmann 1989); females are close to the income end of the continuum of energy allocation. It is thus not surprising that the pattern of natal dispersal also differs markedly between these two related species.

Dispersal is known to be a risky behaviour (Ronce 2007), and costs increase with increasing dispersal distance (Rousset & Gandon 2002). Our study suggests that (1) there is a threshold of 14 kg minimum mass for an individual to be able to cope with the costs of dispersal, and (2) the observed relationship between dispersal distance and body mass similarly suggests that only the heaviest juveniles are able to offset the costs of long-distance dispersal. The higher rate of movement necessary for dispersal could imply increased energetic expenditure. Indeed, we found evidence that dispersers moved greater distances per time unit during the dispersal event compared to the distances travelled over the same period of time by non dispersing individuals during their normal activities within their home range ($N = 23$, $W = 34$, $p = 0.051$). Evidently, for dispersal to evolve, it must also generate some benefits which, over the long term, compensate these costs. For example, more female dispersers attained dominant status than their philopatric counterparts in red fox *Vulpes vulpes* (Soulsbury *et al.* 2008). While we are unable to conclude on the nature of the benefits obtained by dispersing roe deer in our study, we speculate that inbreeding avoidance is an important consideration in view of the lifelong sedentary nature of adult roe deer and the social system based on small family units (Hewison *et al.* 1998) which likely leads to substantial opportunity for inbred matings. Furthermore, (Vanpé *et al.* 2009b) showed that roe deer fawns born from closely related parents survived less well over their first summer than those with unrelated parents. In general, the dispersal distance necessary to avoid kin competition or inbreeding is much longer and requires greater movement ability than that required to escape competition with non-relatives (Ronce *et al.* 2007; Long *et al.* 2008 in white-tailed deer).

In our population, not all heavy animals dispersed, suggesting that there was a choice available to disperse or not and that several factors were involved in that choice. Competitive ability may influence whether an individual disperses or not (Ims *et al.* 2001). In this context, two contrasting hypotheses were proposed by Bowler & Benton (2005): first, heavier animals are more competitive than lighter ones, hence lighter animals are forced to disperse to avoid

competition with heavy, more competitive individuals; alternatively, larger individuals may be more prone to disperse if they are more capable of immigrating into a new competitive patch successfully or if dispersal requires a certain amount of energy reserves. Roe deer seems to fit better with this latter scenario. For example, we have previously shown that only particularly heavy roe deer bucks are able to establish their first territory at 2 years of age (Vanpé *et al.* 2009a) and we speculatively suggest that high body mass may also be important in primiparous females for the acquisition of a high quality fawning range. Moreover, as inbreeding has a cost in terms of fawn survival in roe deer (Vanpé *et al.* 2009b), dispersal could allow heavier individuals to increase their offspring survival.

Environmental condition-dependent dispersal: the impact of habitat heterogeneity

In our study, individuals inhabiting more open habitats dispersed more frequently and further than individuals living in more forested habitats. In open habitats, individual phenotypic quality, as indexed by body mass, is generally higher (Hewison *et al.* 2009); however, individuals in more open habitats dispersed more irrespective of body mass. This suggests that the degree of habitat heterogeneity could markedly impact dispersal propensity in this large herbivore. This pattern of habitat-dependent dispersal distance may be a general feature of heterogeneous landscapes, as mean dispersal distance of nuthatches was several times greater in a highly heterogeneous landscape compared to more densely forested landscapes (Matthysen *et al.* 1995), while dispersal distances of juvenile male white-tailed deer were greater in habitats with less forest cover (Long *et al.* 2005).

Implications of condition-dependent dispersal

Our results provide compelling empirical evidence for condition-dependent dispersal in a large herbivore, indicating that high phenotypic quality is a critical pre-requisite in order to disperse successfully. Dispersing individuals are thus not a random subset of the population. We showed that dispersers are heavier than philopatric individuals, suggesting that immigrants to a given area may be more competitive than the philopatric individuals already present. Condition-dependent dispersal can have profound consequences for population and metapopulation dynamics (Clobert *et al.* 2001; Bonte & de la Peña 2009). For example, a change in average body condition can alter connectivity between populations and consequent gene flow (Bohonak 1999). In a simulation study, Bonte *et al.* (2009) suggested that body condition-dependent dispersal tactics affect population dynamics, and induce evolutionary rescue mechanisms in spatially structured populations. In particular, when

dispersal is modelled as a condition-dependent tactic, local metapopulation extinction rates are always close to zero (Bonte *et al.* 2009). A better understanding of the mechanisms involved in natal dispersal, such as condition-dependence, will thus help us to understand the evolution of this behaviour, as well as providing a basis for better prediction of metapopulation functioning.

Acknowledgments

We thank two anonymous referees and the associate editor for their constructive comments on a previous version of this paper. We also would like to thank the local hunting associations, the Fédération Départementale des Chasseurs de la Haute Garonne, as well as numerous co-workers and volunteers for their assistance and, in particular, J.M. Angibault, J. Merlet, D. Picot, J.L. Rames, J. Joachim, H. Verheyden and N. Cebe.

References

- Abbas, F., Morellet, N., Hewison, A., 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., Pepin, 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, J.D.C. (1998) *The European roe deer: the biology of success* Scandinavian University Press, Oslo.
- Andersen, R., Gaillard, J.M., Linnell, J.D.C. & Duncan, P. (2000) Factors affecting maternal care in an income breeder, the European roe deer. *Journal of Animal Ecology*, **69**, 672-682.
- Bohonak, A.J. (1999) Dispersal, gene flow, and population structure. *Quarterly Review of Biology*, **74**, 21-45.

- Bonnot, N., Gaillard, J.M., Coulon, A., Galan, M., Cosson, J.F., Delorme, D., Klein, F. & Hewison, A.J.M. (2010) No difference between the sexes in fine-scale spatial genetic structure of roe deer. *Plos One*, **5**, e14436.
- Bonte, D. & de la Pena, E. (2009) Evolution of body condition-dependent dispersal in metapopulations. *Journal of Evolutionary Biology*, **22**, 1242-1251.
- Borger, L., Franconi, N., De Michele, G., Gantz, A., Meschi, F., Manica, A., Lovari, S. & Coulson, T. (2006) Effects of sampling regime on the mean and variance of home range size estimates. *Journal of Animal Ecology*, **75**, 1393-1405.
- Bowler, D.E. & Benton, T.G. (2005) Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biological Reviews*, **80**, 205-225.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (1998) *Model Selection and Inference*, 2nd edn. Springer-Verlag, New York.
- Cargnelutti, B., Reby, D., Desneux, L., Angibault, J.M., Joachim, J. & Hewison, A.J.M. (2002) Space use by roe deer in a fragmented landscape some preliminary results. *Revue D Ecologie-La Terre Et La Vie*, **57**, 29-37.
- Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A.A. & Nichols, J.D. (2001) *Dispersal* Oxford university press, New York.
- Clobert, J., Le Galliard, J.F., Cote, J., Meylan, S. & Massot, M. (2009) Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations. *Ecology Letters*, **12**, 197-209.
- Coulon, A., Cosson, J.F., Morellet, N., Angibault, J.M., Cargnelutti, B., Galan, M., Aulagnier, S. & Hewison, A.J.M. (2006) Dispersal is not female biased in a resource-defence mating ungulate, the European roe deer. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **273**, 341-348.
- Delgado, M.D., Penteriani, V., Revilla, E. & Nams, V.O. (2010) The effect of phenotypic traits and external cues on natal dispersal movements. *Journal of Animal Ecology*, **79**, 620-632.
- Dufty, A.M. & Belthoff, J.R. (2001). Proximate mechanisms of natal dispersal: the role of body condition and hormones. In *Dispersal* (eds J. Clobert, E. Danchin, A.A. Dhondt & J.D. Nichols). Oxford university press, New York.

- Fraser, D.F., Gilliam, J.F., Daley, M.J., Le, A.N. & Skalski, G.T. (2001) Explaining leptokurtic movement distributions: Intrapopulation variation in boldness and exploration. *American Naturalist*, **158**, 124-135.
- Gaillard, J.M., Festa-Bianchet, M., Delorme, D. & Jorgenson, J. (2000) Body mass and individual fitness in female ungulates: Bigger is not always better. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **267**, 471-477.
- Gaillard, J.M., Hewison, A.J.M., Kjellander, P., Pettorelli, N., Bonenfant, C., Van Moorter, B., Liberg, O., Andren, H., Van Laere, G., Klein, F., Angibault, J.M., Coulon, A. & Vanpé, C. (2008) Population density and sex do not influence fine-scale natal dispersal in roe deer. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **275**, 2025-2030.
- Gibbs, M., Saastamoinen, M., Coulon, A. & Stevens, V.M. (2009) Organisms on the move: ecology and evolution of dispersal. *Biology letters*, **6**, 146-148.
- Gosselink, T.E., Piccolo, K.A., van Deelen, T.R., Warner, R.E. & Mankin, P.C. (2010) Natal dispersal and philopatry of red foxes in urban and agricultural areas of Illinois. *Journal of Wildlife Management*, **74**, 1204-1217.
- Greenwood, P.J. (1980) Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour*, **28**, 1140-1162.
- Hewison, A.J.M., 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, A.J.M., Gaillard, J.M., Angibault, J.M., Van Laere, G. & Vincent, J.P. (2002) The influence of density on post-weaning growth in roe deer *Capreolus capreolus* fawns. *Journal of Zoology*, **257**, 303-309.
- Hewison, A.J.M., Gaillard, J.M., Delorme, D., Van Laere, G., Amblard, T. & Klein, F. (2011) Reproductive constraints, not environmental conditions, shape the ontogeny of sex-specific mass-size allometry in roe deer. *Oikos*, **120**, 1217-1226.
- 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. & Cebe, N. (2009) Landscape fragmentation influences winter body mass of roe deer. *Ecography*, **32**, 1062-1070.

- Hewison, A.J.M., Vincent, J.P. & Reby, D. (1998). Social organisation of European roe deer. In *The European roe deer: the biology of success* (eds R. Andersen, P. Duncan & J. Linnell). Scandinavian University Press, Oslo.
- Holekamp, K.E. (1986) Proximal causes of natal dispersal in Belding's ground-squirrels (*Spermophilus-Beldingi*). *Ecological Monographs*, **56**, 365-391.
- Holekamp, K.E. & Sherman, P.W. (1989) Why male ground-squirrels disperse. *American Scientist*, **77**, 232-239.
- Howard, W.E. (1960) Innate and environmental dispersal of individual vertebrates. *American Midland Naturalist*, **63**, 152-161.
- Ims, R.A. & Hjermann, D.O. (2001). Condition-dependent dispersal. In *Dispersal* (eds J. Clobert, E. Danchin, A.A. Dhondt & J.D. Nichols), pp. 203-216. Oxford university press, New York.
- Jin, R.M., Breitbart, Y. & Muoh, C. (2009) Data discretization unification. *Knowledge and Information Systems*, **19**, 1-29.
- Johnson, M.L. & Gaines, M.S. (1990) Evolution of dispersal - Theoretical-models and empirical tests using birds and mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **21**, 449-480.
- Kenward, R.E., Rushton, S.P., Perrin, C.M., Macdonald, D.W. & South, A.B. (2002). From marking to modelling: dispersal study techniques for land vertebrates. In *Dispersal ecology* (eds J.M. Bullock, R.E. Kenward & R.S. Hails), pp. 50-71. Blackwell Publishing, Malden.
- Linnell, J., Wahlstrom, K. & Gaillard, J.M. (1998). From birth to independence. In *The European roe deer: the biology of success* (eds R. Andersen, P. Duncan & J.D.C. Linnell), pp. 257-283. Scandinavian University Press, Oslo.
- Loe, L.E., A. Mysterud, V. Veiberg & Langvatn, R. (2010) No evidence of juvenile body mass affecting dispersal in male red deer. *Journal of Zoology*, **280**, 84-91.
- Long, E.S., Diefenbach, D.R., Rosenberry, C.S. & Wallingford, B.D. (2008) Multiple proximate and ultimate causes of natal dispersal in white-tailed deer. *Behavioral Ecology*, **19**, 1235-1242.
- Long, E.S., Diefenbach, D.R., Rosenberry, C.S., Wallingford, B.D. & Grund, M.R.D. (2005) Forest cover influences dispersal distance of white-tailed deer. *Journal of Mammalogy*, **86**, 623-629.
- Matthysen, E., Adriaensen, F. & Dhondt, A.A. (1995) Dispersal distances of nuthatches, *sitta-Europaea*, in a highly fragmented forest habitat. *Oikos*, **72**, 375-381.

- McCullagh, P. & Nelder, J.A. (1989) *Generalized linear models* Chapman and Hall, London.
- Morales, J.M. & Ellner, S.P. (2002) Scaling up animal movements in heterogeneous landscapes: The importance of behavior. *Ecology*, **83**, 2240-2247.
- Nathan, R. (2001) The challenges of studying dispersal. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 481-483.
- Nixon, C.M., Mankin, P.C., Etter, D.R., Hansen, L.P., Brewer, P.A., Chelsvig, J.E., Esker, T.L. & Sullivan, J.B. (2007) White-tailed deer dispersal behavior in an agricultural environment. *American Midland Naturalist*, **157**, 212-220.
- Nunes, S. & Holekamp, K.E. (1996) Mass and fat influence the timing of natal dispersal in Belding's ground squirrels. *Journal of Mammalogy*, **77**, 807-817.
- Paradis, E., Baillie, S.R., Sutherland, W.J. & Gregory, R.D. (1998) Patterns of natal and breeding dispersal in birds. *Journal of Animal Ecology*, **67**, 518-536.
- Pettorelli, N., Dray, S., Gaillard, J.M., Chessel, D., Duncan, P., Ilius, A., Guillon, N., Klein, F. & Van Laere, G. (2003) Spatial variation in springtime food resources influences the winter body mass of roe deer fawns. *Oecologia*, **137**, 363-369.
- Plard, F., Bonenfant, C. & Gaillard, J.M. (2011) Revisiting the allometry of antlers among deer species: male-male sexual competition as a driver. *Oikos*, **120**, 601-606.
- R (2007) Development Core Team - R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ratcliffe, P.R. & Mayle, B. (1992) Roe deer biology and management. *Forestry Commission Bulletin*, **105**, 1-28.
- Ronce, O. (2007) How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, **38**, 231-253.
- Roshier, D.A. & Reid, J.R.W. (2003) On animal distributions in dynamic landscapes. *Ecography*, **26**, 539-544.
- Rousset, F. & Gandon, S. (2002) Evolution of the distribution of dispersal distance under distance-dependent cost of dispersal. *Journal of Evolutionary Biology*, **15**, 515-523.
- Selonen, V. & Hanski, I.K. (2010) Condition-dependent, phenotype-dependent and genetic-dependent factors in the natal dispersal of a solitary rodent. *Journal of Animal Ecology*, **79**, 1093-1100.

- Soulsbury, C.D., Baker, P.J., Iossa, G. & Harris, S. (2008) Fitness costs of dispersal in red foxes (*Vulpes vulpes*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **62**, 1289-1298.
- Stamps, J.A. (2006) The silver spoon effect and habitat selection by natal dispersers. *Ecology Letters*, **9**, 1179-1185.
- Stamps, J.A., Krishnan, V.V. & Reid, M.L. (2005) Search costs and habitat selection by dispersers. *Ecology*, **86**, 510-518.
- Stenseth, N.C. & Lidicker, W.Z. (1992) *Animal Dispersal: Small Mammals as a Model* Chapman and Hall, London.
- Toïgo, C., Gaillard, J.M., Van Laere, G., Hewison, M. & Morellet, N. (2006) How does environmental variation influence body mass, body size, and body condition? Roe deer as a case study. *Ecography*, **29**, 301-308.
- Vanpé, C., Gaillard, J.M., Kjellander, P., Liberg, O., Delorme, D. & Hewison, A.J.M. (2010) Assessing the intensity of sexual selection on male body mass and antler length in roe deer *Capreolus capreolus*: is bigger better in a weakly dimorphic species? *Oikos*, **119**, 1484-1492.
- Vanpé, C., Gaillard, J.M., Kjellander, P., Mysterud, A., Magnien, P., Delorme, D., Van Laere, G., Klein, F., Liberg, O. & Hewison, A.J.M. (2007) Antler size provides an honest signal of male phenotypic quality in roe deer. *American Naturalist*, **169**, 481-493.
- Vanpé, C., Gaillard, J.M., Morellet, N., Kjellander, P., Liberg, O., Delorme, D. & Hewison, A.J.M. (2009a) Age-specific variation in male breeding success of a territorial ungulate species, the European roe deer. *Journal of Mammalogy*, **90**, 661-665.
- Vanpé, C., Kjellander, P., Gaillard, J.M., Cosson, J.F., Galan, M. & Hewison, A.J.M. (2009b) Multiple paternity occurs with low frequency in the territorial roe deer, *Capreolus capreolus*. *Biological Journal of the Linnean Society*, **97**, 128-139.
- Vanpé, C., Kjellander, P., Galan, M., Cosson, J.F., Aulagnier, S., Liberg, O. & Hewison, A.J.M. (2008) Mating system, sexual dimorphism, and the opportunity for sexual selection in a territorial ungulate. *Behavioral Ecology*, **19**, 309-316.
- Wahlstrom, L.K. & Liberg, O. (1995) Patterns of dispersal and seasonal migration in roe deer (*Capreolus-Capreolus*). *Journal of Zoology*, **235**, 455-467.
- Worton, B.J. (1989) Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology*, **70**, 164-168.

III.2. Etat de santé et dispersion, quelles conséquences ?

III.2.1. Etat parasitaire et statut de dispersion

Introduction

Par définition, les parasites extraient des ressources depuis leur hôte pour leur maintenance et leur propre reproduction. Ce détournement d'énergie au détriment de l'hôte lui cause des dégâts, et ceux-ci sont très variables en fonction du type et de l'espèce de parasite considérés (Poulin 2007). De nombreuses études ont démontré l'effet délétère de la présence de parasites sur le succès reproducteur ou la survie de leur hôte (Poulin 2007). Par exemple, chez la Marmotte à ventre jaune *Marmota flaviventris*, une charge élevée en ectoparasites est reliée à un taux de croissance plus faible, une moins bonne survie hivernale et un moins bon succès reproducteur, suggérant un coût non négligeable des ectoparasites sur la valeur adaptative de leur hôte (VanVuren 1996). Les interactions entre hôtes et parasites sont diversifiées et les effets des parasites sur leurs hôtes en sont d'autant plus variés, pouvant entraîner de nombreux mécanismes de défense. Ces mécanismes de défense peuvent être comportementaux (*e.g.* évitement des zones au risque de contagion élevé), physiologiques (*e.g.* élévation de la température corporelle) ou immunologiques (*e.g.* par une réponse immunitaire innée ou acquise dirigée directement vers les parasites) (de Lope, Moller & de la Cruz 1998). La mise en place de ces défenses a un coût énergétique direct, dans le cas de la réponse immunitaire notamment ou indirect, dans le cas de la défense comportementale par exemple, via la sélection de sites d'alimentation de moins bonne qualité nutritive (Klasing 2004). Ces coûts du parasitisme peuvent interférer avec de nombreux aspects du comportement et de l'écologie des hôtes (Loye & Zuk 1991; Lee 2006).

Malgré le fait que plusieurs études soulignent l'importance d'étudier la relation entre parasitisme et dispersion, peu de liens ont été établis entre la charge en ectoparasites ou endoparasites des individus et leur capacité de dispersion (Boulinier, McCoy & Sorci 2001). De plus, les relations attendues ne sont pas toujours évidentes, d'une part la dispersion pourrait constituer un moyen d'échapper à une pression de parasitisme importante (dans ce cas une relation positive entre taux de parasitisme et dispersion est attendue), d'autre part, les

coûts associés à une forte pression de parasitisme pourraient interférer avec les besoins énergétiques que requiert la dispersion (dans ce cas une relation négative entre le taux de parasitisme et la dispersion est attendue). La plupart des études notant un lien entre la présence de parasites et la dispersion se sont focalisées sur les charges en ectoparasites (puces, poux et tiques) (Boulinier *et al.* 2001). Par exemple, dans une population nord-américaine de marmottes à ventre jaune, des charges en ectoparasites plus importantes ont été retrouvées chez les individus disperseurs (VanVuren 1996). De même, dans une population d'hirondelles des falaises *Hirundo pyrrhonota*, les jeunes issus de colonies fortement parasitées ont une plus faible probabilité de venir s'y reproduire en tant qu'adulte, alors qu'à l'inverse les individus issus de colonies peu parasitées ont une forte tendance à y retourner pour leur première reproduction (Brown & Brown 1992). Ces deux exemples vont dans le sens prédit par la première hypothèse, stipulant un évitement des parasites via un comportement de dispersion. Au contraire, chez la Mésange charbonnière *Parus major*, des mâles élevés dans des nids parasités par des puces ont une plus forte probabilité d'être recrutés localement (Heeb *et al.* 1999). D'autres études encore ne mettent en évidence aucun lien entre la dispersion et la charge en ectoparasites comme chez l'Ecureuil de Belding *Spermophilus beldingi* (Holekamp 1986; Holekamp & Sherman 1989). A ce jour, le seul exemple impliquant des endoparasites n'a mis en évidence aucun lien entre la présence de nématodes et la dispersion chez la Drosophile en condition naturelle, même si la présence de parasites induit une mortalité accrue de l'hôte (Jaenike, Benway & Stevens 1995).

Les nématodes sont des vers ronds dont certaines espèces sont des parasites du tube digestif des vertébrés. Leur présence en grand nombre devient pathologique et peut avoir un effet particulièrement néfaste sur leur hôte. Ainsi, la présence de nématodes est liée à la condition physique des individus chez le Renne *Rangifer tarandus* et le Cerf *Cervus elaphus*, avec des animaux parasités en moins bonne condition physique (Stien *et al.* 2002; Irvine *et al.* 2006). La présence de ces nématodes diminue également le taux de gestation chez le renne (Stien *et al.* 2002; Irvine *et al.* 2006). De plus, dans une population écossaise de lièvres variables *Lepus timidus*, l'abondance de macro-parasites intestinaux *Trichostrongylus retortaeformis* (une espèce de nématode) diminue la fécondité des femelles (Newey & Thirgood 2004). La présence de ces parasites peut être détectée dans les fèces des individus. Une bonne relation existe entre la charge parasitaire en vers intestinaux et le nombre d'œufs comptabilisés dans les fèces (Cabaret, Gasnier & Jacquet 1998), une analyse coprologique se révèle donc être un moyen efficace et non invasif pour l'animal d'estimer son taux de

parasites internes. Les coccidies sont des protozoaires intracellulaires parasites des muqueuses intestinales, du foie, des reins, et du sang, dont les spores ou les ookystes sont également détectables dans les fèces.

Les différences du taux d'infestation entre sexe ou encore en fonction de l'âge varient entre espèces (Pacala & Dobson 1988; Quinnell, Grafen & Woolhouse 1995). Peu d'éléments sont connus sur les prévalences de macro-parasites dans les populations sauvages de chevreuils (Segonds-Pichon 2001; Body *et al.* 2011), notamment les effets de l'âge ou du sexe sur le parasitisme n'ont pas été étudiés chez cette espèce en milieu hétérogène. En milieu forestier, les mâles sont plus parasités que les femelles et la présence et le nombre d'œufs de nématodes sont plus importants chez les individus juvéniles et sénescents (Body *et al.* 2011). D'une manière générale, il est souvent avancé que les individus les plus jeunes sont les plus parasités car ils n'ont pas encore acquis une bonne immunité envers les parasites concernés (Anderson & Crombie 1984). Sous l'hypothèse d'une meilleure immunité chez les individus adultes, un effet de la classe d'âge sur la présence et l'abondance des parasites est donc attendu. Cependant chez le Cerf élaphe, aucune différence dans la présence de macro-parasites intestinaux n'est mise en évidence en fonction de la classe d'âge (Irvine *et al.* 2006). En ce qui concerne le taux de parasitisme entre sexes, les femelles se retrouvent être les plus parasitées chez le Cerf élaphe (Irvine *et al.* 2006), alors que ce sont les mâles qui supportent les plus lourdes charges parasitaires chez de nombreuses autres espèces (Moore & Wilson 2002). Chez le Chevreuil, mâles et femelles ayant un mode de vie relativement comparable pendant l'hiver chez cette espèce peu dimorphique (Andersen, Duncan & Linnell 1998) et montrant un faible niveau de sélection sexuelle (Vanpé *et al.* 2008), aucune différence dans les prévalences et l'abondance des parasites pendant cette période de l'année n'est attendue entre les sexes. Enfin, chez le Cerf élaphe ou le Renne, la condition physique des individus est liée à la présence de parasites (Stien *et al.* 2002; Irvine *et al.* 2006). Une relation négative entre le niveau de parasitisme et la condition physique des individus est également retrouvée dans une population de Chevreuil évoluant dans un milieu forestier (Body *et al.* 2011).

Dans un premier temps, les effets de l'âge et du sexe des individus sur la prévalence en nématodes et coccidies et sur l'abondance en nématodes seront testés sur l'ensemble des individus de la population étudiée capturés. Un effet de la classe d'âge est attendue, avec un taux de parasitisme plus élevé chez les adultes, alors qu'aucun effet du sexe n'est attendu. La zone d'étude montre un degré de fragmentation du paysage varié, l'ouverture du paysage en

modulant l'usage des terres (présence d'animaux domestiques, amendement...) peut modifier les interactions entre le Chevreuil et les différents habitats et donc influencer le taux de parasitisme des individus. Notamment des zones contaminées sont associées à la présence de bétail. Des différences de prévalence et d'abondance des parasites chez des chevreuils vivant sur des secteurs aux paysages contrastés sont donc attendues. Enfin, l'hypothèse d'une relation négative entre le taux de parasitisme et la condition physique des individus est testée séparément chez les jeunes chevreuils et les adultes de la population étudiée au sein des trois types de paysage.

Le but principal de cette étude est d'examiner la relation qui peut exister entre la prévalence et l'abondance de parasites gastro-intestinaux et le comportement de dispersion natale chez les chevreuils, en termes de taux de dispersion, distance parcourue et date de départ. La dispersion natale ayant lieu uniquement chez les individus juvéniles (cf. chapitre III.1.2), cette analyse concerne uniquement les jeunes. Deux hypothèses tendent à relier parasitisme et dispersion. La première suppose que les individus les plus parasités dispersent plus et plus loin en répondant par l'évitement à la présence de parasites (Moller, Martin-Vivaldi & Soler 2004). Alors que la seconde hypothèse suppose que les individus les plus parasités dispersent moins, soit du fait de leur condition physique et immunitaire détériorée (Dufty & Belthoff 2001) soit par l'aptitude qu'ils ont acquise à gérer l'infection causée par les parasites locaux (Heeb *et al.* 1999). A notre connaissance aucune étude n'a examiné un effet du taux de parasitisme sur la date de départ de la dispersion. Hors, en modifiant l'état physiologique des individus celui-ci pourrait également jouer un rôle sur leur date de départ en dispersion (Dufty *et al.* 2001). Par exemple on peut penser que si un taux de parasitisme élevé a un effet sur la condition physique, alors celui-ci pourrait retarder la dispersion dans le cas où les individus ne dispersent qu'après avoir acquis une certaine condition physique (masse corporelle ou quantité de graisse par exemple).

Matériels et méthodes

Lors de la capture des animaux, dans le courant de l'hiver, outre la pose d'un collier, divers prélèvements sont réalisés. Notamment, des fèces sont prélevées directement dans le rectum pour tous les individus lors de leur passage sur la table de marquage. Les individus sont capturés dans trois secteurs au paysage contrasté (plus de détails sont présentés dans le chapitre II). Entre 2006 et 2012, 232 échantillons de fèces ont été prélevés dont 75 chez des

individus juvéniles avant la période de dispersion. Les échantillons de fèces conservés au réfrigérateur sont ensuite analysés en laboratoire. Ainsi, des coprologies ont été réalisées, permettant d'estimer la présence de macro-parasites intestinaux. Le nombre d'œufs de macro-parasites intestinaux a été estimé pour chacune des lames préparées avec un extrait de fèces fraîches, les œufs de différentes familles d'helminthes peuvent être différenciés. Le nombre d'œufs de l'ordre des Strongylida (embranchement des nématodes) est comptabilisé (en nombre d'œufs par gramme de fèces), ainsi que le nombre d'œufs de nématodes de la famille des Trichuridés (en nombre d'œufs par gramme de fèces). La présence ou l'absence de coccidies (parasite intracellulaire formant des ookystes) dans l'échantillon est également notée. Pour chaque individu, une catégorie « parasité / non parasité » par les nématodes, a été attribuée en fonction du nombre total d'œufs de nématodes comptabilisé dans les fèces. Lorsque le nombre d'œufs est inférieur à 100 œufs/gramme de fèces, correspondant à moins de 2 œufs sur la lame, l'individu est considéré comme étant non parasité.

Certaines caractéristiques de la dispersion (probabilité de dispersion, distance et date de départ) ont pu être estimées individuellement grâce aux localisations obtenues à partir des colliers GPS comme présenté dans le chapitre III.1.2. La probabilité des individus à disperser peut être considérée comme une variable binaire, disperse ou non. La distance séparant les domaines vitaux hivernal (avant la période de dispersion) et estival (après la période de dispersion) pour chaque individu est quant à elle une variable continue correspondant chez les individus disperseurs à la distance de dispersion. La date de départ en dispersion correspond au jour de la dernière localisation GPS enregistrée dans le domaine natal de l'individu, considérée comme point de départ du trajet de dispersion.

Dans une première analyse, les effets potentiels du sexe, de l'âge des individus, du degré d'ouverture du paysage (secteur de capture) et de l'année de récolte des échantillons sont testés sur le niveau de parasitisme (estimé par le nombre de nématodes ou présence/absence de coccidies) observé dans l'ensemble de l'échantillon. Afin d'améliorer la normalité de la distribution du nombre d'œufs de nématodes comptabilisé dans les fèces, cette variable a subi une transformation racine carré. Cependant, sur l'ensemble des individus, cette transformation ne permet pas d'atteindre la normalité (test de normalité après transformation, test de Shapiro : $N = 241$, $W = 0.92$, $P < 0.001$). Vue l'absence de normalité de cette variable, des statistiques non paramétriques ont été préférentiellement utilisées. Pour tester ces différents effets sur le niveau de parasitisme observé, des tests non paramétriques de Mann Whitney (pour tester les effets du sexe) et de Kruskal Wallis (pour tester les effets de l'âge, de

l'année et du secteur de capture) ont été réalisés sur le nombre d'œufs de nématodes comptabilisés dans les fèces. Concernant la présence de coccidies et les catégories « parasité / non parasité » déduite du nombre d'œufs de nématodes, des tests de χ^2 ont été réalisés.

Sur la zone d'étude la masse corporelle des individus est plus faible en milieu forestier qu'en milieu ouvert (Hewison *et al.* 2009). Afin de mettre en évidence une relation entre le niveau de parasitisme en nématodes des individus (juvéniles et adultes séparément) et leur masse corporelle, une analyse de co-variance (ANCOVA) a été réalisée sur le nombre d'œufs de nématodes comptabilisés en variable dépendante, et en tenant compte du degré d'ouverture du paysage (les trois secteurs). Les variances des poids des individus en fonction des trois secteurs de captures n'étant pas égales (test de Bartlett : Bartlett's $\chi^2 = 11.41$, $df = 2$, $P = 0.003$, $N = 68$), les 6 individus pesant moins de 13 kg n'ont pas été retenus pour cette analyse (test de Bartlett : Bartlett's $\chi^2 = 3.24$, $df = 2$, $P = 0.20$, $N = 62$). Pour tester l'effet de la masse corporelle des individus en tenant compte également du degré d'ouverture du paysage, une régression logistique a été appliquée sur la présence de coccidies en variable dépendante.

Dans le but de mettre en évidence un lien entre le niveau de parasitisme observé dans l'échantillon et certaines caractéristiques de la dispersion des individus, des modèles mixtes généralisés ont été réalisés utilisant une distribution binomiale pour modéliser la capacité à disperser et une distribution gaussienne pour modéliser les distances de dispersion et la date de départ. Afin de normaliser les distances de dispersion, une transformation logarithmique a été appliquée (test de normalité après transformation, test de Shapiro : $W = 0.96$, $P = 0.15$). Dans la population étudiée, la dispersion natale n'est indépendante ni de la masse corporelle des individus ni du degré d'ouverture du paysage (cf. résultats présentés dans le chapitre III.1.2.). Afin de tenir compte de l'effet de l'ouverture du paysage sur les taux et la distance de dispersion, le secteur dans lequel évoluent les individus (secteur ouvert, fermé et intermédiaire) est intégré à l'ensemble des modèles en tant que variable aléatoire. Pour tester l'effet du niveau de parasitisme (nombre de nématodes ou présence/absence de coccidies) sur la probabilité de disperser, la distance entre le domaine juvénile et adulte et la date de départ des individus, des comparaisons de modèles basées sur le critère d'information d'Akaike corrigé pour les petits effectifs (AICc) sont effectuées. Pour chacune des variables dépendantes (probabilité de disperser, distance et date de départ), 6 modèles sont confrontés : 2 modèles intégrant la présence de parasites (nombre de nématodes ou présence de coccidies) avec un effet de la masse corporelle des individus, 2 modèles intégrant uniquement la présence de parasites (nombre de nématodes ou présence de coccidies) sans effet de la masse corporelle des individus, un modèle intégrant uniquement la masse corporelle des individus et

enfin un modèle nul n'intégrant aucun effet fixe. Le modèle avec la plus petite valeur d'AICc est sélectionné, car reflétant le meilleur compromis entre précision et complexité du modèle (Burnham & Anderson 1998). Les modèles dont la valeur d'AICc diffère de moins de deux unités avec celle du meilleur modèle ($\Delta AICc < 2$) sont également interprétés. L'AICc weight ou poids d'AICc est une mesure de la vraisemblance, il est également calculé pour chacun des modèles. Toutes les analyses ont été effectuées avec le logiciel R version 2.12.1 (R Development Core Team. 2010).

Résultats

La prévalence en nématodes est de 0,60 sur l'ensemble de l'échantillon ($N = 241$), en considérant comme infesté les individus avec plus de 100 œufs par gramme de fèces. L'abondance moyenne ($\pm SE$) en nématodes est de 218 ± 294 œufs par gramme de fèces pour l'ensemble des individus ($N = 241$) et s'élève à 351 ± 333 œufs par gramme de fèces uniquement chez les individus considérés comme infestés ($N = 137$). Le nombre d'œufs comptabilisé est donc très variable, avec un nombre maximum de 2300 œufs par gramme de fèces. La prévalence en coccidies est de 0,23 sur l'ensemble de l'échantillon, toutes classes d'âge confondues ($N = 196$).

Concernant les caractéristiques internes aux individus, des différences dans le niveau de parasitisme entre les sexes, la classe d'âge et la masse corporelle des individus ont été analysées. Aucune différence dans le niveau de parasitisme n'a pu être mise en évidence entre les sexes, que ce soit au niveau du nombre d'œufs de nématodes comptabilisés (test de Mann Whitney : $W = 4769$, $P = 0,55$, $N_{femelles} = 121$, $N_{mâles} = 75$) ou en prenant en compte les catégories « parasité ou non » par les nématodes qui lui sont associées (test du χ^2 : $\chi^2 = 0,99$, $df = 1$, $P = 0,32$), ou encore au niveau de la présence de coccidies (test du χ^2 : $\chi^2 = 0,03$, $df = 1$, $P = 0,86$). Une différence dans le niveau de parasitisme en fonction de la classe d'âge n'est détectée qu'uniquement sur la présence de coccidies dans l'échantillon de fèces (test du χ^2 : $\chi^2 = 19,94$, $df = 2$, $P < 0,001$, $N_{jeunes} = 68$, $N_{yearlings} = 19$, $N_{adultes} = 109$) où les individus les plus jeunes sont les plus parasités par les coccidies (42,6% des juvéniles présentent des coccidies versus 15,8% chez les individus yearlings et 13,8% chez les adultes). Aucune différence en fonction de la classe d'âge n'est mise en évidence pour la quantité de nématodes (test de Kruskal-Wallis : $\chi^2 = 0,47$, $df = 2$, $P = 0,79$), ni pour la catégorie qui lui est associée (test du χ^2 : $\chi^2 = 1,06$, $df = 2$, $P = 0,59$).

Concernant les caractéristiques externes aux individus, des différences dans le niveau de parasitisme entre les différents secteurs du paysage ainsi que des différences entre années d'échantillonnage ont été analysées. Le niveau de parasitisme est plus important dans le secteur au paysage le plus forestier (secteur fermé), avec une présence de coccidies significativement plus importante (38,0% des individus présentent des coccidies en secteur fermé versus 18,3% en secteur intermédiaire et 19,8% en secteur ouvert) (test du χ^2 : $\chi^2 = 7,28$, $df = 2$, $P = 0,02$, $N_{\text{fermé}} = 50$, $N_{\text{intermédiaire}} = 58$, $N_{\text{ouvert}} = 88$). On retrouve également une tendance à la présence de plus d'individus parasités par des nématodes en milieu fermé (68,0% des individus présentent plus de 100 œufs de nématodes par gramme de fèces en secteur fermé versus 41,7% en secteur intermédiaire et 50,0% en secteur ouvert) (test du χ^2 : $\chi^2 = 4,23$, $df = 2$, $P = 0,12$), sans toutefois noter une différence significative dans le nombre de nématodes comptabilisés dans ces trois secteurs (test de Kruskal-Wallis : $\chi^2 = 3,97$, $df = 2$, $P = 0,14$). Le niveau de parasitisme semble être variable entre les années d'échantillonnage, ainsi la présence de coccidies diffère entre les années (test du χ^2 : $\chi^2 = 33,05$, $df = 5$, $P < 0,001$, $N_{2006} = 10$, $N_{2007} = 34$, $N_{2008} = 27$, $N_{2010} = 44$, $N_{2011} = 42$, $N_{2012} = 39$), le nombre d'œufs de nématodes également (test de Kruskal-Wallis : $\chi^2 = 17,42$, $df = 5$, $P = 0,004$), ainsi que la catégorie « parasité / non parasité » qui lui est associée (test du χ^2 : $\chi^2 = 17,32$, $df = 5$, $P = 0,004$). Le niveau de parasitisme est le plus élevé en 2006 alors qu'il est le plus faible en 2012 pour les strongles et en 2011 pour les coccidies.

La masse corporelle ne semble pas être associée au statut parasitaire des individus, chez les adultes comme chez les juvéniles. D'après les résultats de l'analyse de variance, le nombre d'œufs de nématodes comptabilisé ne dépend pas de la masse corporelle des individus (ANCOVA chez les jeunes : $N = 62$, $F = 1,04$, $df = 3$; 58 , $P = 0,38$; effet de la variable « masse corporelle » : $F = 0,71$, $df = 1$, $P = 0,40$; ANCOVA chez les adultes : $N = 109$, $F = 0,02$, $df = 3$; 105 , $P = 0,99$; effet de la variable « masse corporelle » : $F = 0,71$, $df = 1$, $P = 0,88$). Chez les juvéniles, il semble que les individus les plus légers, pour la plupart non intégrés dans l'analyse pour cause d'homogénéité des variances entre secteurs (en rouge sur la figure 1a), ont la quantité de nématodes la plus abondante (Fig 1a). Aucune relation entre la présence de coccidies et la masse corporelle n'est mise en évidence (régression logistique chez les jeunes: $N = 68$, $df = 67$, $P = 0,071$; effet de la variable « masse corporelle » : $z = -1,61$, $df = 67$, $P = 0,11$; régression logistique chez les adultes: $N = 109$, $df = 109$, $P = 0,62$; effet de la variable « masse corporelle » : $z = -0,85$, $df = 67$, $P = 0,40$), même si une tendance apparaît pour les jeunes les plus légers du secteur fermé seulement qui semblent être les plus parasités (Fig 1b).

Le niveau de parasitisme des individus semble influencer sur les caractéristiques de la dispersion (probabilité des individus à disperser, distance séparant les domaines vitaux avant et après période de dispersion et date de départ en dispersion). D'après la sélection de modèle basée sur l'AICc, le meilleur modèle expliquant la probabilité des individus à disperser, mais également la distance entre les domaines vitaux avant et après la période de dispersion, et la date de départ, est le modèle intégrant uniquement la présence ou l'absence de coccidies comme effet fixe (Tableau 1). Même si le modèle nul, ne contenant aucun effet fixe, est contenu dans les modèles avec une différence d'AICc inférieure à 2 unités (pour la probabilité et la distance de dispersion), le modèle contenant la variable explicative présence ou absence de

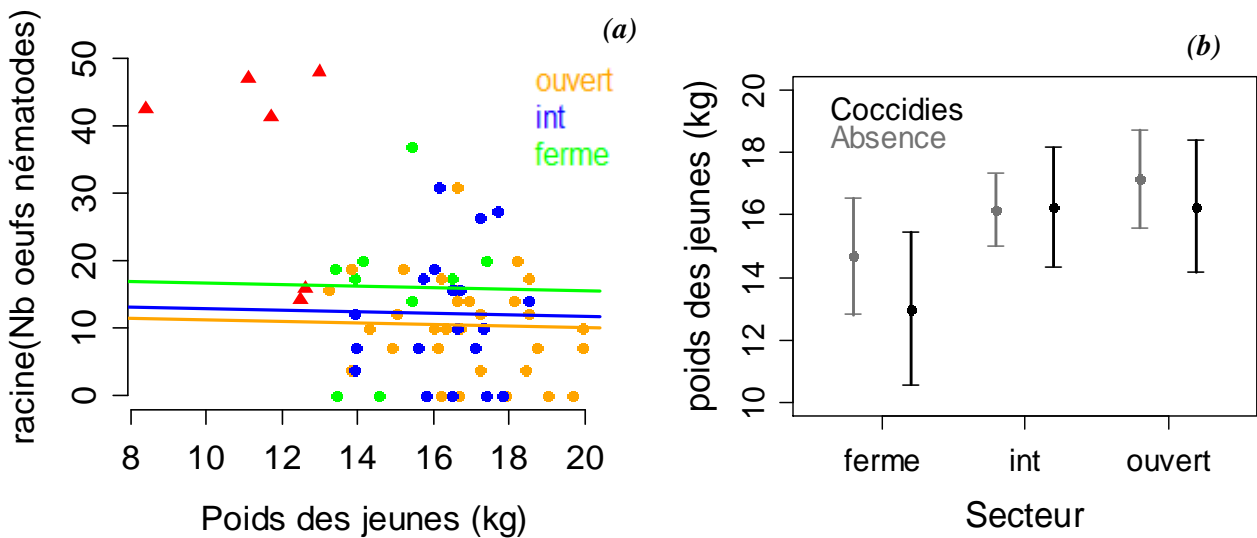


Figure 1. Relations prédites entre le niveau de parasitisme des jeunes et leur masse corporelle (en kg), en fonction des trois secteurs de capture (ouvert, intermédiaire et fermé). (a) Relation prédite avec le nombre d'œufs de nématodes présent par gramme de fèces (après transformation racine carrée) par l'analyse de co-variance, les triangles rouges correspondent aux individus pesant moins de 13 kg retirés de l'analyse. (b) Relation prédite avec la présence (en noir) ou l'absence (en gris) de coccidies dans les fèces par la régression logistique.

coccidies dans les fèces possède le poids d'AICc le plus élevé, reflétant la vraisemblance de l'effet de cette variable sur la probabilité des individus à disperser et la distance entre les deux domaines vitaux (Table 1). Ainsi, la probabilité de disperser est plus élevée chez les individus ne présentant pas de coccidies dans leurs fèces (Fig 2b). Pour ces individus également, la distance séparant le domaine vital avant et après la période de dispersion est plus grande (Fig 2d). Enfin, pour ceux qui réalisent une dispersion, ils quittent leur domaine vital natal plus

III. La dispersion est-elle condition-dépendante ?

précocement que les individus plus parasités (Fig 2f). Le nombre d'œufs de nématodes présents ne semble pas influencer la dispersion que ce soit en termes de taux (Fig 2a), de distance (Fig 2c) ou de date de départ (Fig 2e). En effet, les 2 modèles intégrant cette variable explicative ont une valeur élevée d'AICc ($\Delta AICc > 2$) et un faible poids d'AICc (Table 1).

Tableau 1. Résultats de la sélection de modèles par AICc sur la probabilité à disperser, la distance séparant les deux domaines vitaux, avant et après la dispersion (au milieu) et la date de départ en dispersion des individus.

Modèles	Probabilité à disperser (N=51)				Distance (N=37)				Date de départ (N=17)			
	K	AICc	$\Delta AICc$	AICcWt	K	AICc	$\Delta AICc$	AICcWt	K	AICc	$\Delta AICc$	AICcWt
Coccidies + (1 secteur)	3	69.21	0	0.3	4	151.44	0	0.36	4	129.33	0	0.82
Coccidies + masse + (1 secteur)	4	69.82	0.61	0.22	5	152.83	1.4	0.18	5	132.67	3.34	0.15
masse + (1 secteur)	3	69.98	0.77	0.2	4	152.54	1.1	0.21	4	137.9	8.57	0.01
1 + (1 secteur)	2	70.47	1.26	0.16	3	153.08	1.64	0.16	4	139.57	10.24	0
Nématodes + (1 secteur)	4	72.28	3.07	0.06	5	155.14	3.7	0.06	5	142	12.67	0
Nématodes + masse + (1 secteur)	3	72.67	3.46	0.05	4	155.38	3.95	0.05	3	138.42	9.09	0.01

Discussion

L'intensité du parasitisme de la population étudiée est faible. Pour comparaison, une abondance de nématodes inférieure à 1000 œufs par gramme de fèces est considérée comme faible chez le Cerf (Irvine *et al.* 2006). Dans la population étudiée, l'abondance moyenne (\pm SE) en nématodes est de 351 ± 333 œufs par gramme de fèces chez les individus considérés comme infestés, ce qui est bien inférieure à celle trouvée chez le Cerf élaphe. Il est cependant à noter que les échantillons de fèces ont été récoltés en hiver, saison où l'abondance des parasites est la plus faible.

Comme attendue, la présence de parasites ne semble pas être influencée par le sexe des individus dans notre étude. Par contre, l'âge des individus joue un rôle, mais uniquement sur la présence de coccidies. Comme attendu sous l'hypothèse d'une meilleure immunité chez les individus les plus âgés, nous avons mis en évidence une plus forte prévalence de coccidies chez les juvéniles. Aucun effet de l'âge n'a cependant été mis en évidence sur la présence et l'abondance des nématodes intestinaux. Dans la population étudiée, le taux d'infestation est relativement faible, la taille d'échantillon afin d'obtenir la puissance nécessaire pour tester un effet du sexe ou de l'âge est probablement insuffisante ici. De plus, les prévalences en parasites sont connues pour être variables dans le temps. Dans la population étudiée, il s'avère

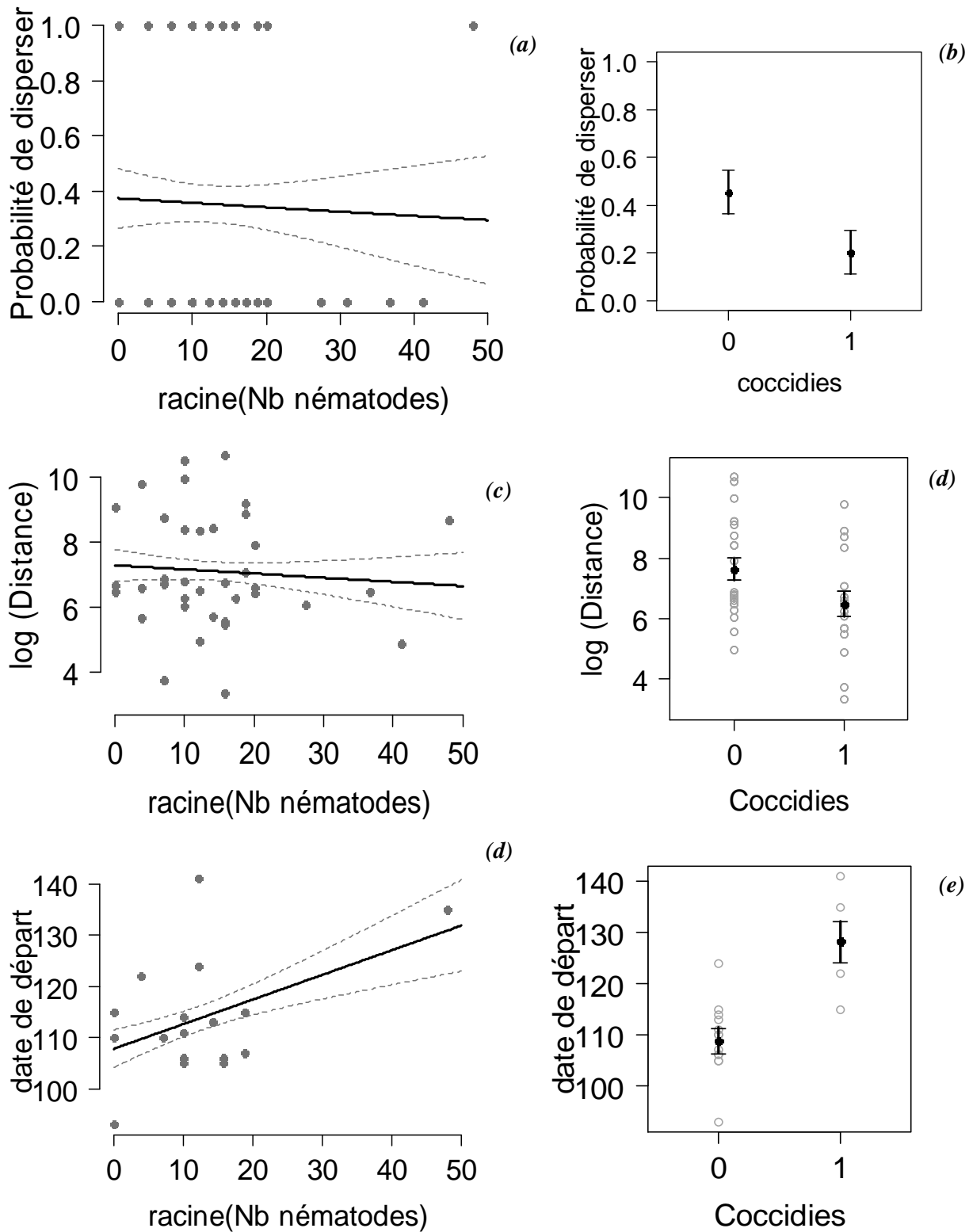


Figure 2. Relations prédites entre le niveau de parasitisme des individus et les caractéristiques de la dispersion, en tenant compte des différences entre secteur de capture. Relation prédite ($N=51$) entre la capacité à disperser et le nombre d'œufs de nématodes présents par gramme de fèces (après transformation racine carrée) (a) et avec la présence (ou l'absence) de coccidies dans les fèces (b). Relation prédite ($N=37$) entre la distance séparant leurs domaines vitaux hivernal et estival et le nombre d'œufs de nématodes (c) et avec la présence de coccidies (d). Relation prédite ($N=17$) entre la date de départ en dispersion et le nombre d'œufs de nématodes (e) et avec la présence de coccidies.

en effet qu'aussi bien l'abondance en nématodes que la présence de coccidies varient entre les années. Ces variations entre les années sont probablement dues à des variations climatiques. En effet la présence et l'abondance des strongles sont reconnues pour être affectées négativement par les étés chauds et secs (Body *et al.* 2011). Malheureusement et compte tenu des effectifs très faibles pour certaines années, cet effet n'a pu être contrôlé dans l'ensemble des analyses réalisées. La présence de coccidies est plus importante dans le secteur forestier, cependant c'est également dans cette zone que les individus se retrouvent en plus forte densité (Hewison *et al.* 2007) et qu'ils sont les plus légers (Hewison *et al.* 2009), donc en moins bonne condition physique. Ces deux facteurs peuvent d'une part augmenter la probabilité d'infestation des individus et d'autre part accentuer leur sensibilité à l'infection. De plus, la qualité du régime alimentaire influence négativement l'abondance des vers intestinaux dans la même population (Navarro-Gonzalez *et al.* 2011), or le régime alimentaire des individus est de meilleure qualité dans les milieux les plus ouverts (Abbas *et al.* 2011). Le degré d'ouverture du milieu peut donc indirectement influencer l'abondance des parasites intestinaux via la qualité du régime alimentaire.

En tenant compte de ces différences dans le niveau de parasitisme entre les trois secteurs et uniquement chez les individus pesant plus de 13kg, la masse corporelle des individus ne semble pas jouer un rôle primordial dans la présence de parasites ni dans leur abondance. En effet quel que soit le degré d'ouverture du paysage considéré, aucune relation entre la masse corporelle et les niveaux de parasitisme n'est mise en évidence chez ces individus. Cependant les individus les plus parasités (avec plus de 1000 œufs de nématodes par gramme de fèces, soit plus de 31,6 après transformation racine carrée) ont tous un poids inférieur à 15,5 kg (Fig. 1). Il est également à noter qu'en milieu forestier uniquement, la présence de coccidies semble plus importante chez les individus les plus légers, suggérant donc une susceptibilité des individus aux parasites d'autant plus marquée lorsque ceux-ci sont moins lourds et donc en moins bonne condition physique. Ces tendances soulignent l'existence possible d'un lien entre le niveau de parasitisme des individus et leur poids, principalement lorsque les niveaux de parasitisme sont les plus prononcés (en milieu forestier par exemple). Chez le Chevreuil, il a été mis en évidence chez les individus adultes évoluant dans un environnement forestier une relation négative entre la condition physique des individus et l'abondance de parasites intestinaux (Body *et al.* 2011, Segonds-Pichon 2001), alors que chez les individus juvéniles uniquement une tendance est observée (Segonds-Pichon 2001). Une telle relation négative avec la condition physique des individus est en accord avec bon nombre d'études chez d'autres espèces, mettant en avant le lien entre le niveau de

parasitisme et la condition physique des animaux (Stien *et al.* 2002 chez le Renne, Irvine *et al.* 2006 chez le Cerf élaphe).

La dispersion semble être affectée par la présence de parasites dans la population de chevreuils étudiée. En effet, la présence de coccidies semble être associée à une probabilité de dispersion plus faible, mais également à une distance entre domaine juvénile et domaine adulte moins grande, et surtout chez les individus qui effectuent une dispersion, à un départ plus tardif que les individus peu ou pas parasités. La présence ou le nombre de nématodes ne semble cependant pas être en lien avec les caractéristiques de la dispersion. Le lien entre parasitisme et dispersion est complexe ; dans la littérature, l'abondance d'ectoparasites a été reliée aussi bien à une probabilité plus faible de disperser (Heeb *et al.* 1999), qu'à une probabilité plus forte (VanVuren 1996) ou encore à aucun effet (Holekamp 1986; Holekamp *et al.* 1989). En plus, aucune étude n'a mis en évidence une relation entre la présence d'endoparasite et la dispersion chez une espèce de vertébrés (Boulinier *et al.* 2001). Dans la population étudiée, il semblerait que la présence de coccidies soit liée à une plus faible probabilité de disperser, invalidant l'hypothèse d'un évitement des zones fortement parasitées via un comportement de dispersion natale chez le chevreuil. Ainsi, selon l'hypothèse alternative, les individus parasités disperseraient moins, soit en réponse à une condition physique et immunitaire détériorées qui ne leur permettrait pas de s'engager dans un comportement de dispersion, soit en réponse à une immunité acquise qui rend les individus adaptés aux parasites qu'ils côtoient localement (Heeb *et al.* 1999). La dispersion est un processus coûteux (Bonte *et al.* 2012), de plus, pendant la dispersion, les animaux sont exposés à une plus grande variété d'agents pathogènes (Snoeijs *et al.* 2004), les individus les plus parasités ne seraient alors pas capables de supporter les coûts associés à la dispersion. Au sein de leur habitat natal les individus acquièrent une immunité spécifique des agents pathogènes auxquels ils sont exposés. En changeant de domaine pendant la dispersion les individus perdent cet avantage immunitaire envers des pathogènes spécifiques connus. Sous cette hypothèse de l'adaptation locale des individus à leur environnement natal, l'équilibre entre les coûts et les bénéfices de la dispersion est alors modifié par la présence de parasites. On peut en effet penser que plus les parasites sont nombreux dans l'environnement natal plus les bénéfices associés à la philopatrie sont importants et donc les individus les plus parasités auraient alors une probabilité plus faible de disperser. Dans la mesure où les individus parasités ont également tendance à être en moins bonne condition physique, il peut être difficile de distinguer l'effet direct du parasitisme sur la dispersion d'un effet de la condition

physique en général. Cependant, dans la population étudiée, la masse corporelle des individus n'est que peu reliée à la présence de coccidies dans les fèces, et c'est ce paramètre parasitologique qui semble avoir le plus d'importance dans le comportement de dispersion. Par conséquent, dans le système étudié, il semble vraisemblable que la présence de coccidies influence directement le comportement de dispersion des individus en plus de leur condition physique.

Les individus disperseurs les plus parasités quittent plus tardivement leur domaine natal, ce qui semble suggérer que ces individus diffèrent leur départ en dispersion. Un tel délai dans le départ en dispersion est observé chez l'Écureuil terrestre de Belding où la dispersion n'est possible que si les individus ont acquis une quantité de graisse suffisante (Nunes & Holekamp 1996). Chez le Chevreuil, les individus dispersant tôt sont moins parasités mais ils sont aussi en meilleure condition physique et parcourent de plus grandes distances de dispersion que les individus dispersant plus tardivement (cf. résultats présentés dans le chapitre III.1.2). Les causes de ce délai restent cependant inconnues chez le Chevreuil, et l'hypothèse d'un certain niveau de condition physique requis ne peut être validée ici. De plus, les causes de la dispersion peuvent être multiples et la différence observée dans la prévalence en coccidies en fonction de la date de départ en dispersion laisse penser que les causes sous-jacentes à la dispersion peuvent être différentes pour les individus quittant leur domaine natal tôt de ceux le quittant plus tardivement.

La présence et l'abondance de parasites peut donc non seulement influencer la capacité d'un individu à disperser ou non, mais également certaines des caractéristiques de la dispersion (distance parcourue, date de départ), générant une source de variabilité inter-individuelle supplémentaire dans le comportement de dispersion. De plus, un fort impact des parasites sur leurs hôtes entraîne l'évolution d'une réponse immunitaire, et Moller *et al.* (2004) suggère que cette évolution est également liée à l'évolution biologique des distances de dispersion. En effet, la variation interspécifique de la réponse immunitaire (en lien avec le taux de parasites) est positivement corrélée à la distance de dispersion natale chez les oiseaux communs (Moller *et al.* 2004). Ainsi, le parasitisme a le potentiel d'influencer le comportement de dispersion de ses hôtes et donc d'avoir des conséquences sur la dynamique et le fonctionnement des populations.

Partenariat

Les coprologies sur lesquelles sont basés les résultats présentés ici ont été réalisées via la collaboration établie entre le CEFS et Hervé Hoste du laboratoire « Interactions Hôtes - Agents Pathogènes » (UMR INRA/ENVT 1225 IHAP, équipe "Tannins et interactions nématodes-milieu digestif") de l'école national vétérinaire de Toulouse. Les coprologies ont été réalisées par Eric Pardo (technicien au laboratoire IHAP) et Julie Sevila, dans le cadre de sa thèse au laboratoire CEFS.

Références

- Abbas, F., Morellet, N., Hewison, A., 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.
- Andersen, R., Duncan, P. & Linnell, J.D.C. (1998) *The European roe deer: the biology of success* Scandinavian University Press, Oslo.
- Anderson, R.M. & Crombie, J. (1984) Experimental studies of age-prevalence curves for schistosoma-mansonii infections in populations of biomphalaria-glabrata. *Parasitology*, **89**, 79-105.
- Body, G., Ferte, H., Gaillard, J.M., Delorme, D., Klein, F. & Gilot-Fromont, E. (2011) Population density and phenotypic attributes influence the level of nematode parasitism in roe deer. *Oecologia*, **167**, 635-646.
- Bonte, D., Van Dyck, H., Bullock, J.M., Coulon, A., Delgado, M., Gibbs, M., Lehouck, V., Matthysen, E., Mustin, K., Saastamoinen, M., Schtickzelle, N., Stevens, V.M., Vandewoestijne, S., Bagnette, M., Barton, K., Benton, T.G., Chaput-Bardy, A., Clobert, J., Dytham, C., Hovestadt, T., Meier, C.M., Palmer, S.C.F., Turlure, C. & Travis, J.M.J. (2012) Costs of dispersal. *Biological Reviews*, **87**, 290-312.
- Boulinier, T., McCoy, K. & Sorci, G. (2001). Dispersal and parasitism. In *Dispersal* (eds J. Clobert, E. Danchin, A.A. Dhondt & J.D. Nichols), pp. 169-179. Oxford university press, New York.
- Brown, C.R. & Brown, M.B. (1992) Ectoparasitism as a cause of natal dispersal in cliff swallows. *Ecology*, **73**, 1718-1723.

- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (1998) *Model Selection and Inference*, 2nd edn. Springer-Verlag, New York.
- Cabaret, J., Gasnier, N. & Jacquet, P. (1998) Faecal egg counts are representative of digestive-tract strongyle worm burdens in sheep and goats. *Parasite-Journal De La Societe Francaise De Parasitologie*, **5**, 137-142.
- de Lope, F., Moller, A.P. & de la Cruz, C. (1998) Parasitism, immune response and reproductive success in the house martin *Delichon urbica*. *Oecologia*, **114**, 188-193.
- Dufty, A.M. & Belthoff, J.R. (2001). Proximate mechanisms of natal dispersal: the role of body condition and hormones. In *Dispersal* (eds J. Clobert, E. Danchin, A.A. Dhondt & J.D. Nichols). Oxford university press, New York.
- Heeb, P., Werner, I., Mateman, A.C., Kolliker, M., Brinkhof, M.W.G., Lessells, C.M. & Richner, H. (1999) Ectoparasite infestation and sex-biased local recruitment of hosts. *Nature*, **400**, 63-65.
- Hewison, A.J.M., 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, 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. & Cebe, N. (2009) Landscape fragmentation influences winter body mass of roe deer. *Ecography*, **32**, 1062-1070.
- Holekamp, K.E. (1986) Proximal causes of natal dispersal in Beldings ground-squirrels (*Spermophilus-Beldingi*). *Ecological Monographs*, **56**, 365-391.
- Holekamp, K.E. & Sherman, P.W. (1989) Why male ground-squirrels disperse. *American Scientist*, **77**, 232-239.
- Irvine, R.J., Corbishley, H., Pilkington, J.G. & Albon, S.D. (2006) Low-level parasitic worm burdens may reduce body condition in free-ranging red deer (*Cervus elaphus*). *Parasitology*, **133**, 465-475.
- Jaenike, J., Benway, H. & Stevens, G. (1995) Parasite-induced mortality in *Mycophagous drosophila*. *Ecology*, **76**, 383-391.
- Klasing, K. (2004) The costs of immunity. *Acta Zoologica Sinica*, **50**, 961-969.

- Lee, K. (2006) Linking immune defenses and life history at the levels of the individual and the species. *Integrative and Comparative Biology*, **46**, 1000-1015.
- Loye, J. & Zuk, M. (1991) *Bird-Parasite Interactions: Ecology, Evolution, and Behavior* Oxford University Press, Oxford.
- Moller, A.P., Martin-Vivaldi, M. & Soler, J.J. (2004) Parasitism, host immune defence and dispersal. *Journal of Evolutionary Biology*, **17**, 603-612.
- Moore, S.L. & Wilson, K. (2002) Parasites as a viability cost of sexual selection in natural populations of mammals. *Science*, **297**, 2015-2018.
- Navarro-Gonzalez, N., Verheyden, H., Hoste, H., Cargnelutti, B., Lourtet, B., Merlet, J., Daufresne, T., Lavin, S., Hewison, A.J.M., 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.
- Newey, S. & Thirgood, S. (2004) Parasite-mediated reduction in fecundity of mountain hares. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **271**, S413-S415.
- Nunes, S. & Holekamp, K.E. (1996) Mass and fat influence the timing of natal dispersal in Belding's ground squirrels. *Journal of Mammalogy*, **77**, 807-817.
- Pacala, S.W. & Dobson, A.P. (1988) The relation between the number of parasites host and host age - population-dynamic causes and maximum-likelihood estimation. *Parasitology*, **96**, 197-210.
- Poulin, R. (2007) *Evolutionary Ecology of Parasites*, 2 edn. Princeton University Press, Princeton.
- Quinnell, R.J., Grafen, A. & Woolhouse, M.E.J. (1995) Changes in parasite aggregation with age: A discrete infection model. *Parasitology*, **111**, 635-644.
- 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/>.
- Segonds-Pichon, A. (2001) L'interaction hôte-parasite chez le Chevreuil (*capreolus capreolus*). Etude éco-épidémiologique de la relation entre nématodes gastro-intestinaux et pulmonaires et la condition corporelle de l'hôte dans des populations contrastées. Thèse de doctorat, Université Claude Bernard, Lyon I

- Stien, A., Irvine, R.J., Ropstad, E., Halvorsen, O., Langvatn, R. & Albon, S.D. (2002) The impact of gastrointestinal nematodes on wild reindeer: experimental and cross-sectional studies. *Journal of Animal Ecology*, **71**, 937-945.
- Snøeijns, T., Van de Castele, T., Adriaensen, F., Matthysen, E. & Eens, M. (2004) A strong association between immune responsiveness and natal dispersal in a songbird. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **271**, S199-S201.
- Vanpé, C., Kjellander, P., Galan, M., Cosson, J.F., Aulagnier, S., Liberg, O., & Hewison, A.J.M. (2008) Mating system, sexual dimorphism, and the opportunity for sexual selection in a territorial ungulate. *Behavioral Ecology*, **19**, 309-316.
- VanVuren, D. (1996) Ectoparasites, fitness, and social behaviour of yellow-bellied marmots. *Ethology*, **102**, 686-694.

III.2.2. Déterminants physiologiques de la dispersion

Introduction

La dispersion natale est un trait d'histoire de vie fondamental qui affecte à la fois l'évolution et la persistance des espèces (Clobert *et al.* 2001). Cependant relativement peu d'études ont abordé la relation entre les facteurs physiologiques et la variabilité inter-individuelle du comportement de dispersion (Dufty & Belthoff 2001). Le système immunitaire est un composant du phénotype de l'individu des plus importants lorsqu'il s'agit de faire face aux agents pathogènes et infectieux, puisqu'un système immunitaire compétent garantit une meilleure survie. Cependant sa mise en place et son maintien sont coûteux, entraînant un compromis au niveau de l'allocation des ressources de l'organisme entre l'acquisition et le maintien de l'immunocompétence et d'autres demandes énergétiques telles que la croissance ou la reproduction (Lochmiller & Deerenberg 2000). Par exemple, un compromis entre la fonction immunitaire et la condition physique des juvéniles a été mis en évidence chez les jeunes hirondelles des fenêtres *Delichon urbicum*, dont la concentration en gammaglobulines (signe d'activité du système immunitaire) est négativement corrélée à la masse corporelle des oisillons (de Lope, Moller & de la Cruz 1998). Une étude menée chez une espèce d'insecte, les demoiselles *Calopteryx virgo*, relate le rôle activateur du système immunitaire sur la dispersion natale. Les individus dont le système immunitaire a été volontairement activé par l'introduction d'un corps étranger montrent une probabilité de dispersion plus forte ainsi que des distances de dispersion plus importantes (Suhonen, Honkavaara & Rantala 2010). De plus, chez la Mésange charbonnière *Parus major*, les individus qui dispersent montrent une réponse immunitaire plus importante en réponse à un défi immunitaire provoqué expérimentalement (Snoeijs *et al.* 2004). Pendant la dispersion, les animaux sont exposés à une plus grande variété d'agents pathogènes, les individus qui dispersent devraient alors avoir un système immunitaire performant leur permettant ainsi d'augmenter leur chance de survie (Snoeijs *et al.* 2004). Ainsi, la capacité immunitaire pourrait influencer la dispersion et, comme avancé par Moller *et al.* 2004, l'immunité adaptative, semble être un important facteur permettant de prédire l'évolution des distances de dispersion entre espèces chez les oiseaux.

Deux grands types de réponse immunitaire se distinguent. La réponse immunitaire innée, mécanisme de défense essentiellement non spécifique (Schmid-Hempel & Ebert 2003), comprend les cellules et les mécanismes permettant la défense de l'organisme contre les agents infectieux de façon immédiate en absence de sensibilisation préalable par le même antigène. Dans le sang la présence de granulocytes (neutrophiles et basophiles principalement) et de monocytes est caractéristique de la réponse immunitaire innée. Cette réponse immunitaire permet une réponse rapide et non spécifique, première ligne de défense contre de nombreux pathogènes (Lee & Klasing 2004). La réponse immunitaire adaptative, ou mécanisme de défense essentiellement spécifique, est quant à elle une protection à long terme tournée vers des pathogènes déjà rencontrés précédemment et constitue la mémoire du système immunitaire. Elle est principalement due à la présence des lymphocytes B et T et liée à la production d'anticorps qui en découle (Lee *et al.* 2004). La réponse immunitaire innée qui repose sur une forte réponse cellulaire, est coûteuse à mettre en place et à maintenir, alors que le coût de la réponse immunitaire adaptative est principalement lié à sa mise en place, avec un coût de maintenance extrêmement faible (Klasing 2004). De plus la réponse inflammatoire systématique induite par la réponse innée a également un coût élevé pour l'organisme (Lee *et al.* 2004). Ces deux types de réponse immunitaire sont complémentaires et interagissent entre eux.

Chez le Chevreuil, il a été récemment mis en évidence qu'en fonction de leur condition physique, la réponse immunitaire des individus est plus tournée vers une réponse innée ou adaptative (Gilot-Fromont *et al.* 2012). Les individus en moins bonne condition physique présentent des hauts niveaux de présence en monocytes et lymphocytes, signes d'une réponse adaptative, alors que les individus en bonne condition physique présentent un niveau élevé des indicateurs de la réponse inflammatoire, signe d'une réponse innée (Gilot-Fromont *et al.* 2012). Sachant que les individus les plus légers, et donc en moins bonne condition physique (Toïgo *et al.* 2006), ont une probabilité plus faible de disperser (cf. chapitre III.1.2), on peut s'attendre à ce que les individus qui ne dispersent pas manifestent une réponse immunitaire tournée vers la réponse adaptative. Cependant, la probabilité de disperser est plus forte chez les mésanges montrant une forte réponse adaptative (Snoeijs *et al.* 2004), ces auteurs n'ayant mesuré que la réponse adaptative, aucune information n'est donnée sur la possible réponse innée. De plus, comme signalé plus haut les variations interspécifiques de la réponse immunitaire adaptative sont positivement corrélées avec les variations de la distance de dispersion (Moller, Martin-Vivaldi & Soler 2004), suggérant une probabilité de dispersion plus forte lorsque la réponse est tournée vers une réponse adaptative.

Dans cette étude nous nous sommes donc intéressés au lien entre réponse immunitaire et probabilité et distance de dispersion dans une population naturelle de chevreuils.

Matériels et méthodes

Lors de la capture des individus, une prise de sang est effectuée, permettant de déterminer la numération formule sanguine de chacun de ces individus. La numération formule sanguine, ou hémogramme, est un examen hématologique complet qui correspond à l'analyse quantitative (numération) et qualitative (formule) des éléments figurés du sang : globules rouges, leucocytes et plaquettes. Entre 2010 et 2012, les hémogrammes de 31 juvéniles dont on connaît également le statut de dispersion grâce aux localisations obtenues à partir des colliers GPS ainsi que la distance qui sépare leur domaine vital juvénile (avant la dispersion) et leur domaine vital adulte (après dispersion) (cf. chapitre III.1.2. pour plus de détails) ont été déterminés. Les hémogrammes ont été réalisés à l'école vétérinaire de Toulouse à l'aide d'un automate cellulaire et par lecture des frottis réalisés le jour de la prise de sang.

L'hémogramme permet d'obtenir une estimation de la concentration en globules rouges exprimée en nombre de cellules par microlitre (GR), ainsi qu'un dosage de la concentration en hémoglobine en gramme par décilitre (Hb). Ces deux paramètres permettent de détecter des cas d'anémie et sont un indicateur de la capacité de l'individu à utiliser l'oxygène (capacité aérobie) (Gilot-Fromont *et al.* 2012). Cependant un stress, tel que le stress de capture (Marco & Lavin 1999), induit une augmentation du nombre de globules rouges et donc de la concentration en hémoglobine due à leur éjection de la rate (Cathy Trumel, communication personnelle). L'injection d'acépromazine, un calmant couramment utilisé par les vétérinaires, permet de limiter cet effet lié au stress en induisant une séquestration plus importante des globules rouges dans la rate (Montane *et al.* 2003; Montane *et al.* 2007). L'acépromazine induisant des modifications dans le nombre de globules rouges et de leucocytes (Montane *et al.* 2003), les deux individus n'ayant pas reçu une injection d'acépromazine n'ont donc pas été conservés pour cette analyse. L'hémogramme donne également une estimation du nombre de leucocytes présents, ce qui permet de calculer le pourcentage de chacun des types de leucocytes. Les granulocytes neutrophiles (GNN) et basophiles (GNB) ainsi que les monocytes (Mono) sont les leucocytes caractéristiques de la

réponse inflammatoire et sont donc intimement liés à la réponse immunitaire innée. Les lymphocytes (Lympho) permettent la production d'anticorps (pour les lymphocytes B) et sont donc principalement liés à la réponse immunitaire adaptative. Les éosinophiles (GNE) ont un rôle mineur dans la réaction inflammatoire. Ils traitent en premier lieu les infections parasitaires et sont responsables de la réponse allergique des individus, mais ils semblent également faire le lien entre l'immunité innée et adaptative (Driss 2008). Le calcul du ratio entre le nombre de neutrophiles et le nombre de lymphocytes (ratio N/L) est un bon indicateur de la réponse inflammatoire (de Jager *et al.* 2010), mais ce ratio est également connu pour être influencé par le stress des individus et sa valeur augmente avec une grande variété de causes de stress (Friedl & Edler 2005; Davis, Maney & Maerz 2008). Pour certains individus, des agrégats plaquettaires se sont formés empêchant une bonne lecture de la quantité de chaque type de globules, ces individus n'ont donc pas été pris en compte pour l'analyse.

Dans le but d'évaluer les relations entre les différents paramètres sanguins cités ci-dessus, nous avons réalisé une analyse en composantes principales (ACP) sur les 31 individus. Cette analyse permet d'extraire une variable synthétique résumant les caractéristiques immunitaires de chacun des 31 individus et donc de déterminer leur profil immunitaire d'une part, et résumant également la condition des individus via les paramètres d'anémie et de capacité aérobie d'autre part. Huit variables ont été incluses dans l'ACP : la concentration en globules rouges (GR), la concentration en hémoglobine (Hb), le pourcentage de monocytes (Mono), de lymphocytes (Lympho), de granulocytes neutrophiles (GNN), basophiles (GNB), et éosinophiles (GNE), ainsi que le ratio N/L. Les unités et les échelles de ces différentes variables étant différentes, une ACP centrée, normée a été réalisée avec la librairie *ade4* (Dray & Dufour 2007) du logiciel R (R Development Core Team. 2010).

D'après l'étude de Gilot-Fromont *et al.* (2012), le profil immunitaire des individus dépend de leur condition physique. Afin de vérifier si une telle relation entre profil immunitaire et condition physique existe chez les jeunes chevreuils de la population étudiée, une régression linéaire entre les scores individuels issue de la variable synthétique de l'ACP, reflétant leur profil immunitaire, et la masse corporelle des individus, reflétant leur condition physique, est réalisée. Des modèles mixtes linéaires généralisés sont employés afin d'examiner le lien entre le profil immunitaire des individus (déterminé par l'analyse en composante principale) et la probabilité des individus à disperser d'une part et la distance séparant leur domaine vital natal et adulte d'autre part. Chez le Chevreuil, et plus particulièrement dans la population étudiée, la probabilité et la distance de dispersion ne sont

pas indépendantes de la masse corporelle des individus, ainsi que du degré d'ouverture du paysage (secteur ouvert, intermédiaire et fermé). Afin de prendre en compte ces effets de la masse corporelle et du secteur de vie de l'individu sur la probabilité et la distance entre le domaine natal et adulte (correspondant à la distance de dispersion chez les individus ayant dispersé), la variable « secteur » a été intégrée dans les modèles en tant que variable aléatoire et la variable « masse corporelle » a été intégrée en tant qu'effet fixe. Afin de mettre en évidence un effet du profil immunitaire des individus sur la probabilité et la distance entre le domaine juvénile et adulte, deux modèles sont confrontés : un premier modèle, dit basique, prenant en compte uniquement les effets de la masse corporelle et du secteur de vie, et un modèle complet, prenant en compte également le profil immunitaire de l'individu représenté par la valeur de l'individu sur le premier axe factoriel de l'ACP. La différence entre le modèle basique et le modèle complet est estimée à l'aide d'une analyse de variance (ANOVA), une différence non significative entre les deux modèles signifiant que l'ajout du statut immunitaire des individus n'apporte pas d'information supplémentaire permettant de mieux prédire la probabilité de dispersion ou la distance entre le domaine juvénile et adulte.

Résultats

Le premier axe factoriel PC1 de l'analyse en composante principale réalisée sur les 8 paramètres sanguins des 31 individus expliquent 46% de la variabilité totale. L'axe2 de l'ACP explique 17% de la variabilité totale. L'examen du graphique des valeurs propres nous conduit à conserver le premier axe factoriel PC1 pour la suite des analyses. En effet, une nette rupture de pente est visible après ce premier axe (Fig. 1b). Le pourcentage de lymphocytes, le ratio N/L, le pourcentage de neutrophiles et de basophiles ainsi que dans une moindre mesure le nombre de globules rouges et la concentration en hémoglobine contribuent à l'axe PC1 (Table 1 et Fig. 1a). PC1 est donc largement représenté par les variables reflétant la réponse immunitaire des individus. PC1 varie de -4,2 à 3,2, avec une moyenne (\pm SE) à $0 \pm 1,95$. La masse corporelle des individus n'est pas associée à PC1 (régression linéaire : $N = 30$, $R^2 = 0,038$, $F = 1,18$, $df = 28$, $P = 0,30$).

Table 1. Scores sur l'axe1 (PC1) et l'axe2 (PC2) de l'ACP centrée, normée, réalisée sur les 8 paramètres sanguins. Les valeurs en gras correspondent aux scores supérieurs à 0.5

Paramètres sanguins	PC1	PC2
GR	-0.57	0.76
Hb	-0.61	0.72
GNN	-0.88	-0.31
GNE	0.44	-0.10
Lympho	0.90	0.33
Mono	-0.26	0.00
ratioNL	-0.92	-0.30
GNB_per	0.53	0.12

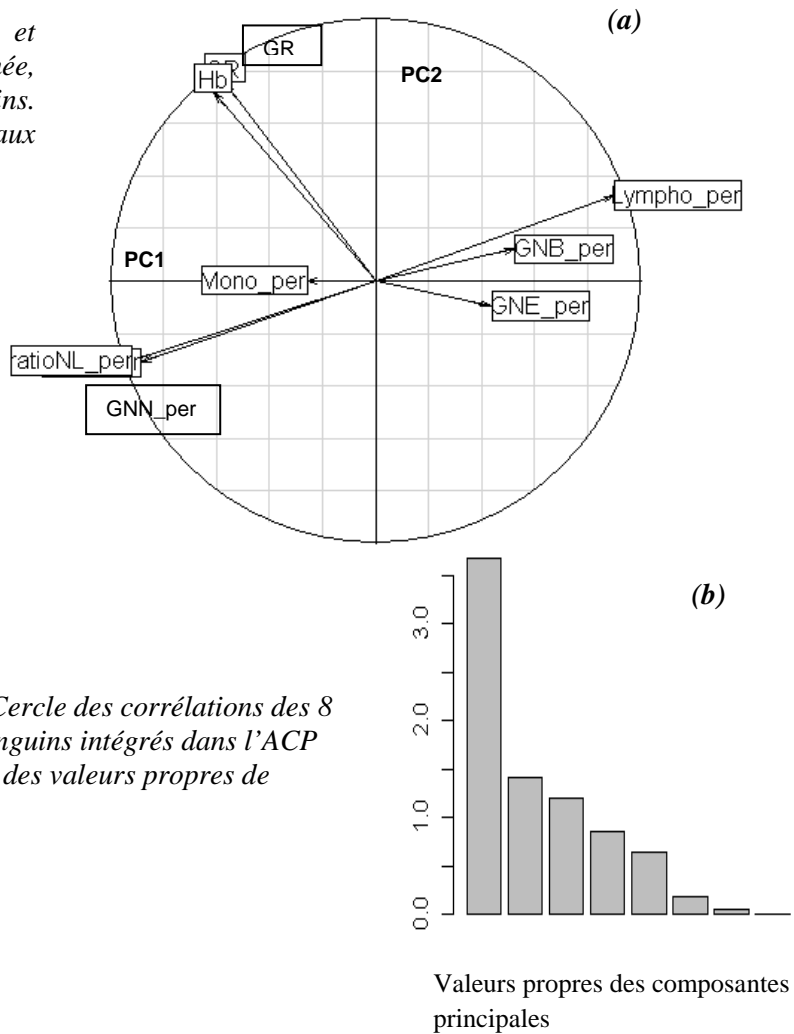


Figure 1. (a) Cercle des corrélations des 8 paramètres sanguins intégrés dans l'ACP (b) Graphique des valeurs propres de l'analyse

Les individus philopatrics sont caractérisés par des valeurs plus faibles sur PC1 (Fig. 2). Cette différence dans les valeurs de PC1 entre disperseurs et philopatrics est confirmée en contrôlant pour les effets de la masse corporelle et le degré d'ouverture du paysage (secteur de vie des individus). En effet l'analyse de variance montre une différence significative entre le modèle mixte linéaire généralisé complet et le modèle basique sur la probabilité de disperser en variable dépendante (ANOVA : $\chi^2 = 5,51$, $df = 1$, $P = 0,02$). D'après les paramètres estimés par le modèle (Table 2), un individu caractérisé par une valeur faible sur PC1 (valeur égale à -3) a une probabilité de disperser égale à 0,17 alors qu'un individus caractérisé par une valeur forte sur PC1 (valeur égale à 2) a une probabilité de disperser égale à 0,75. Aucune relation entre les valeurs de PC1 et la distance séparant le domaine vital juvénile et adulte n'est mise en évidence (ANOVA entre le modèle mixte linéaire complet et le modèle basique sur la distance entre les deux domaines en variable dépendante : $\chi^2 = 2,47$, $df = 1$, $P = 0,12$).

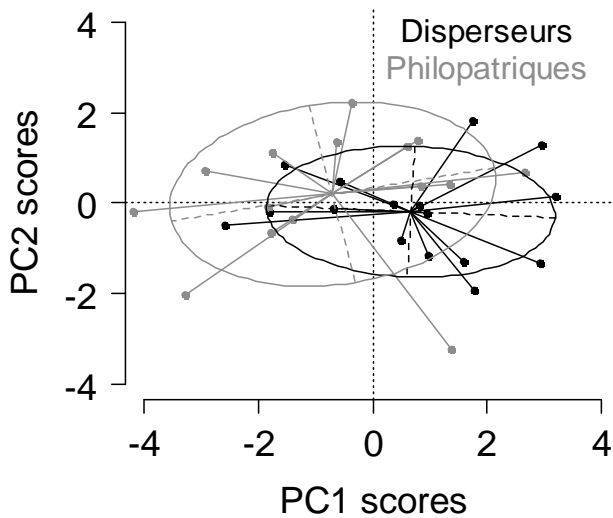


Figure 2. Représentation graphique des individus qui ont dispersé (en noir) et des individus philopatrics (en gris) dans le plan factoriel PC1, PC2.

Table 2. Estimation des paramètres du modèle mixte linéaire généralisé, sur la probabilité de disperser en variable dépendante avec la variable secteur en effet aléatoire.

Paramètres	Estimate	SD	Z	P
Intercepte	-7.32	3.80	-1.93	0.05
PC1	0.54	0.26	2.07	0.04
Masse	0.45	0.23	1.94	0.05

Discussion

D'après l'analyse en composantes principales, les individus diffèrent dans leur capacité immunitaire. Des valeurs négatives de PC1 sont associées à un pourcentage de neutrophiles élevé ainsi qu'un ratio N/L élevé, et donc à une forte réponse inflammatoire, signe d'une réponse immunitaire plutôt innée. En revanche ces deux paramètres sont négativement corrélés avec le pourcentage de lymphocytes reflétant majoritairement la réponse immunitaire adaptative. PC1 représente donc un gradient entre une réponse immunitaire innée pour ses valeurs les plus négatives et une réponse immunitaire plus adaptative dans les valeurs les plus positives. De plus, on note une corrélation entre le nombre de globules rouges, la concentration en hémoglobine et le ratio N/L. Ces trois paramètres sont également des indicateurs du stress des individus. De faibles valeurs de PC1 sont donc également associées à des individus ayant une forte réponse au stress infligé lors de la capture. Ce premier axe de l'analyse factoriel est donc à la fois lié à la capacité immunitaire des individus et à leur réaction au stress, il est de ce fait délicat de dissocier l'effet de ces deux éléments sur la probabilité de disperser et la distance de dispersion.

Au niveau inter-populationnel Gilot-Fromont *et al.* (2012) ont pu mettre en évidence que la réponse immunitaire est innée dans une population où les individus sont en bonne condition physique, alors qu'elle se tourne vers une réponse adaptative dans la population où

les individus sont en moins bonne condition physique. Ceci ne se confirme cependant pas au niveau intra-populationnel chez les jeunes de la population étudiée. En effet, le type de réponse immunitaire mise en place par les jeunes chevreuils de la population étudiée n'est pas corrélé avec leur condition physique. Comme la réponse immunitaire des individus peut varier avec l'âge des individus (Anderson & Crombie 1984), la non-conformité des résultats obtenus chez les juvéniles par rapport aux adultes peut s'expliquer par l'immaturation de leur système immunitaire, ainsi que par le faible effectif (N=31).

Dans la population étudiée, les jeunes chevreuils qui par la suite dispersent ont une réponse immunitaire plutôt tournée vers une réponse adaptative. Ce patron est cohérent avec les résultats d'une étude chez la Mésange charbonnière où les individus immigrants montrent une réponse immunitaire impliquant des lymphocytes T et donc plutôt adaptative plus importante que les individus résidents (Snoeijs *et al.* 2004). La mobilisation d'une réponse immunitaire adaptative suggère une allocation des ressources à l'immunité plus faible (Klasing 2004) et permet d'éviter également une réponse inflammatoire systématique coûteuse (Lee *et al.* 2004). Il n'est pas surprenant que les individus qui disperseront allouent moins d'énergie dans l'immunité. En effet, la dispersion requiert également de l'énergie, par exemple, chez de nombreuses espèces, y compris le Chevreuil, la dispersion natale ne survient que lorsqu'un poids ou une quantité de graisse seuil est atteint (Nunes & Holekamp 1996; Dufty *et al.* 2001). Un compromis dans l'allocation des ressources entre la croissance ou le stockage de graisse d'une part et le développement du système immunitaire d'autre part pourrait donc être à l'origine d'une immunité tournée vers une réponse adaptative moins coûteuse chez les individus qui disperseront (Lochmiller *et al.* 2000; Lee *et al.* 2004). Chez le Crapaud buffle *Rhinella marina*, une espèce d'amphibien invasif en Australie, les individus issus de populations du front de colonisation de l'espèce, ont un taux de dispersion beaucoup plus élevé que des individus issus de populations bien établies, se révèlent avoir une réponse immunitaire innée beaucoup moins performante que les individus issus de ces populations plus anciennes (Llewellyn *et al.* 2012). Cependant, il est difficile de dissocier le type de réponse immunitaire préférentiellement mise en place par les individus de leur histoire immunitaire propre. Ainsi, les individus ayant des signes propres à une forte réponse inflammatoire sont peut-être des individus qui ont été infectés peu avant leur capture, pouvant être due à une exposition plus importante à des pathogènes, et ce indépendamment de leur compétence immunitaire.

Contrairement aux résultats d'une étude sur l'évolution des distances de dispersion entre plusieurs espèces d'oiseaux qui suggèrent un lien entre la réponse immunitaire

adaptative et les distances de dispersion de l'espèce (Moller *et al.* 2004), aucun lien entre la distance et le type de réponse immunitaire n'est mise en évidence dans la population de Chevreuil étudiée.

Notre étude suggère donc l'existence d'un compromis dans l'allocation d'énergie entre la fonction immunitaire et le comportement de dispersion. Les individus qui disperseront semblent plus tournés vers une réponse immunitaire adaptative moins coûteuse en énergie et qui semblent réagir moins fortement au stress provoqué par la capture. Un tel lien entre fonction immunitaire et dispersion a rarement été mis en évidence (Snoeijs *et al.* 2004). Pourtant cette différence dans la réponse immunitaire entre individus philopatriques et disperseurs peut engendrer des différences dans leur aptitude à relever des défis immunitaires et, de ce fait, avoir des conséquences importantes, notamment sur leur survie.

Partenariat

Les numérations formules sanguines sur lesquelles sont basés les résultats présentés ici ont été réalisées via la collaboration établie entre le CEFS et Catherine Trumel du laboratoire de pathologie clinique INP Toulouse - ENVT, ainsi que la collaboration avec Emmanuelle Gilot-Fromont du laboratoire de biométrie et biologie évolutive LBBE Université de Lyon 1 et VetAgro sup.

Références

- Anderson, R.M. & Crombie, J. (1984) Experimental studies of age-prevalence curves for *Schistosoma-mansoni* infections in populations of *Biomphalaria-glabrata*. *Parasitology*, **89**, 79-105.
- Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A.A. & Nichols, J.D. (2001) *Dispersal* Oxford university press, New York.
- Davis, A.K., Maney, D.L. & Maerz, J.C. (2008) The use of leukocyte profiles to measure stress in vertebrates: a review for ecologists. *Functional Ecology*, **22**, 760-772.

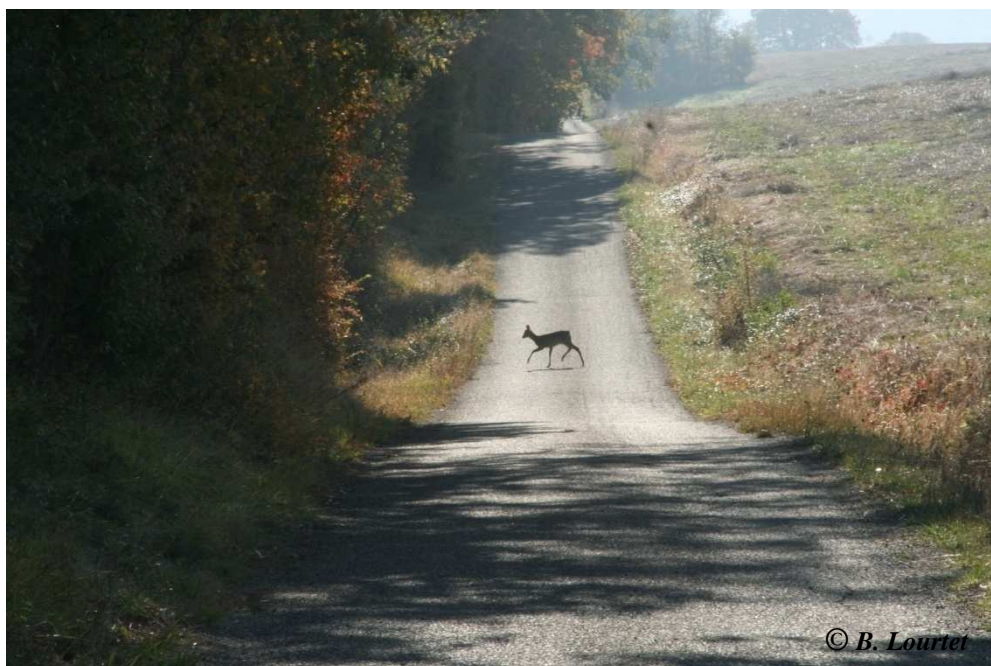
- de Jager, C.P.C., van Wijk, P.T.L., Mathoera, R.B., de Jongh-Leuvenink, J., van der Poll, T. & Wever, P.C. (2010) Lymphocytopenia and neutrophil-lymphocyte count ratio predict bacteremia better than conventional infection markers in an emergency care unit. *Critical Care*, **14**.
- de Lope, F., Moller, A.P. & de la Cruz, C. (1998) Parasitism, immune response and reproductive success in the house martin *Delichon urbica*. *Oecologia*, **114**, 188-193.
- Dray, S. & Dufour, A.B. (2007) The ade4 package: Implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*, **22**, 1-20.
- Driss, V. (2008) *Les éosinophiles : Effecteurs de la réponse immunitaire innée anti-mycobactérienne*, Thèse de doctorat, Université Lille 2, Lille.
- Dufty, A.M. & Belthoff, J.R. (2001). Proximate mechanisms of natal dispersal: the role of body condition and hormones. In *Dispersal* (eds J. Clobert, E. Danchin, A.A. Dhondt & J.D. Nichols). Oxford university press, New York.
- Friedl, T.W.P. & Edler, R. (2005) Stress-dependent trade-off between immunological condition and reproductive performance in the polygynous red bishop (*Euplectes orix*). *Evolutionary Ecology*, **19**, 221-239.
- Gilot-Fromont, E., Jégo, M., Bonenfant, C., Gibert, P., Rannou, B., Klein, F. & Gaillard, J.M. (2012) Immune phenotype and body condition in roe deer: Individuals with high body condition have different, not stronger immunity. *Plos One*, **7**.
- Klasing, K. (2004) The costs of immunity. *Acta Zoologica Sinica*, **50**, 961-969.
- Lee, K.A. & Klasing, K.C. (2004) A role for immunology in invasion biology. *Trends in Ecology & Evolution*, **19**, 523-529.
- Llewellyn, D., Thompson, M.B., Brown, G.P., Phillips, B.L. & Shine, R. (2012) Reduced investment in immune function in invasion-front populations of the cane toad (*Rhinella marina*) in Australia. *Biological Invasions*, **14**, 999-1008.
- Lochmiller, R.L. & Deerenberg, C. (2000) Trade-offs in evolutionary immunology: just what is the cost of immunity? *Oikos*, **88**, 87-98.
- Marco, I. & Lavin, S. (1999) Effect of the method of capture on the haematology and blood chemistry of red deer (*Cervus elaphus*). *Research in Veterinary Science*, **66**, 81-84.

- Moller, A.P., Martin-Vivaldi, M. & Soler, J.J. (2004) Parasitism, host immune defence and dispersal. *Journal of Evolutionary Biology*, **17**, 603-612.
- Montane, 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.
- Montane, J., Marco, I., Lopez-Olvera, J.R., Rossi, L., Manteca, X. & Lavin, S. (2007) Effect of acepromazine on the signs of capture stress in captive and free-ranging roe deer (*Capreolus capreolus*). *Veterinary Record*, **160**, 730-738.
- Nunes, S. & Holekamp, K.E. (1996) Mass and fat influence the timing of natal dispersal in Belding's ground squirrels. *Journal of Mammalogy*, **77**, 807-817.
- 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/>.
- Schmid-Hempel, P. & Ebert, D. (2003) On the evolutionary ecology of specific immune defence. *Trends in Ecology & Evolution*, **18**, 27-32.
- Snoeijs, T., Van de Castele, T., Adriaensen, F., Matthysen, E. & Eens, M. (2004) A strong association between immune responsiveness and natal dispersal in a songbird. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **271**, S199-S201.
- Suhonen, J., Honkavaara, J. & Rantala, M.J. (2010) Activation of the immune system promotes insect dispersal in the wild. *Oecologia*, **162**, 541-547.
- Toïgo, C., Gaillard, J.M., Van Laere, G., Hewison, M. & Morellet, N. (2006) How does environmental variation influence body mass, body size, and body condition? Roe deer as a case study. *Ecography*, **29**, 301-308.



Chapitre IV

Eléments ontogénétiques de la dispersion, rôle des explorations avant dispersion



IV.1. Synthèse

Chez certaines espèces, les individus explorent les alentours de leur domaine natal avant de disperser. Ce phénomène d'exploration avant la dispersion est bien connue chez le Blaireau *Meles meles* chez qui les individus visitent plusieurs fois leur futur domaine avant de s'y installer définitivement (Roper, Ostler & Conradt 2003). Ainsi les explorations avant dispersion semblent être une phase préparatoire à la dispersion chez certaines espèces et se définissent comme de courts trajets en dehors de leur domaine vital. Celles-ci peuvent en effet permettre aux individus de devenir familiers avec des zones d'installation potentielles (Stamps 2001), leur permettant ainsi de choisir un domaine post-dispersion de la meilleure qualité possible. Cependant, dans beaucoup des cas la distance de dispersion surpasse la distance maximale d'exploration. A défaut de rendre les individus familiers avec des domaines d'installation potentiels, l'exploration pourrait, en renseignant l'individu sur l'environnement autour de son domaine natal, lui permettre indirectement d'estimer les coûts associés au mouvement de dispersion (Stamps & Krishnan 1999). Sous ces hypothèses, l'exploration pourrait donc jouer un rôle clef dans les décisions liées au comportement de dispersion, comme la décision de partir, dans quelle direction et voire même à quelle distance. La plupart des études s'étant intéressées à ce comportement pré-dispersion n'ont pas cherché à comparer l'occurrence et les caractéristiques des explorations chez les individus futurs disperseurs des individus futurs philopatriques. On peut cependant s'attendre à des différences de comportement spatial entre ces deux groupes d'individus. A notre connaissance, seulement une étude s'est intéressée à cette comparaison chez l'Écureuil volant *Pteromys volans L.* Chez cette espèce, tous les individus explorent, bien que les futurs disperseurs à longue distance explorent moins que les individus qui disperseront à proximité de leur domaine natal (Selonen *et al.* 2006).

Chez le Chevreuil, une étude a pu montrer que les jeunes sont plus mobiles que les adultes durant la période précédant la dispersion (Van Moorter *et al.* 2008). Cette différence de mobilité suggère l'existence d'une phase d'exploration avant la dispersion chez les jeunes chevreuils. Nous nous sommes intéressés au comportement exploratoire des juvéniles durant trois mois avant la période de dispersion, et plus particulièrement aux différences possibles entre futurs disperseurs et futurs philopatriques. Comme la dispersion n'est pas biaisée en faveur d'un sexe chez cette espèce et que Van Moorter *et al.* (2008) n'ont pas trouvé de

différence entre les sexes, aucune différence dans le nombre ou les caractéristiques des explorations n'est attendue entre mâles et femelles. Sous l'hypothèse du rôle des explorations dans la dispersion, on s'attend à ce que les individus qui vont disperser s'engagent dans un comportement exploratoire plus marqué que les individus philopatrics. De plus, si les explorations influent sur les caractéristiques de la dispersion, une corrélation positive entre la distance d'exploration et de dispersion est attendue tout comme une corrélation entre la direction d'exploration (ou la moyenne dans le cas de plusieurs épisodes exploratoires) et la direction d'émigration.

Plus de la moitié des individus réalisent au moins une exploration durant les trois mois précédant la période de dispersion. Ce comportement exploratoire est beaucoup plus prononcé chez les futurs disperseurs, avec 76% de ces individus engagés dans des explorations contre 32% chez les futurs individus philopatrics. Les individus qui s'engageront dans un comportement de dispersion ont donc une plus forte probabilité de réaliser au moins une exploration, mais ils réalisent également un plus grand nombre d'explorations pendant ces trois mois précédant la dispersion. Ainsi, comme attendu, les explorations semblent être un comportement lié à la décision de disperser ou non. Cependant, contrairement à notre hypothèse, la distance d'exploration n'est pas corrélée à la distance de dispersion dans la population étudiée. L'orientation de l'exploration quant à elle semble influencer l'orientation de la dispersion, puisque pour 54% des individus montrant un comportement d'exploration suivi de dispersion la différence entre les deux directions diffère de moins de 38°. Contrairement aux résultats trouvés chez les écureuils volants, aucune différence dans l'occurrence ou les caractéristiques des explorations n'est mise en évidence entre les disperseurs à longue distance versus courte distance dans cette population de chevreuils. Contrairement à l'une de nos prédictions, les mâles explorent davantage que les femelles. Cette différence sexuelle pourrait s'expliquer par le comportement agonistique des mâles adultes territoriaux qui excluraient les mâles sub-adultes de leur domaine natal.

Ces résultats mettent en avant le rôle clef des explorations pré-dispersion dans l'ontogénèse du comportement de dispersion chez le chevreuil. Ainsi, les mouvements exploratoires influencent non seulement la décision de partir ou de rester mais également la direction prise lors de la dispersion. Mieux comprendre l'ontogénèse de la dispersion et donc les facteurs qui influencent le départ en dispersion est crucial, car ces facteurs peuvent déterminer le taux de dispersion de la population (Bowler *et al.* 2005).

IV.2. Manuscrit 2

Exploration as a key component of natal dispersal: dispersers explore more than philopatric individuals in roe deer

Lucie Debeffe, Nicolas Morellet, Bruno Cargnelutti, Bruno Lourtet, Aurélie Coulon, Jean-Michel Gaillard, Richard Bon, and A.J.Mark Hewison

Article accepté et publié dans Animal Behaviour

Animal Behaviour 86 (2013) 143–151



Contents lists available at SciVerse ScienceDirect

Animal Behaviour

journal homepage: www.elsevier.com/locate/anbehav



Exploration as a key component of natal dispersal: dispersers explore more than philopatric individuals in roe deer



L. Debeffe^{a,*}, N. Morellet^a, B. Cargnelutti^a, B. Lourtet^a, A. Coulon^b, J. M. Gaillard^c, R. Bon^{d,e}, A. J. M. Hewison^a

^aINRA, UR35 Comportement et Ecologie de la Faune Sauvage, Institut National de la Recherche Agronomique, Castanet-Tolosan, France

^bUMR 7204 MNHN/CNRS/UPMC, Département Ecologie et Gestion de la Biodiversité, Muséum National d'Histoire Naturelle, Brunoy, France

^cLaboratoire 'Biométrie et Biologie Évolutive', Unité Mixte de Recherche 5558, University Claude Bernard Lyon 1, Villeurbanne, France

^dCNRS, Centre de Recherches sur la Cognition Animale, Toulouse, France

^eUniversité Paul Sabatier, Centre de Recherches sur la Cognition Animale, Toulouse, France

Summary

Natal dispersal (i.e. movements between the natal range of an individual and its first breeding site) is a complex process which can have profound impacts on population dynamics. In most species, only a proportion of juveniles actually disperse, but little empirical data is available on the factors that drive the decision to disperse. To understand the behavioural ontogeny of the decision to disperse, we investigated the ranging behaviour of 66 juvenile roe deer *Capreolus capreolus* monitored with GPS collars prior to, and during the dispersal phase. We compared the number and features (distance and duration) of exploratory movements during the period prior to dispersal between philopatric individuals and dispersers. Overall, 76% of the juveniles that dispersed during their first spring performed exploratory movements prior to the dispersal period. Indeed, exploration prior to the dispersal phase was much more common among future dispersers than among future philopatric individuals, suggesting that dispersal of juvenile is facilitated to some degree by pre-dispersal exploration forays. Furthermore, the direction of the dispersal event was correlated with the direction of previous exploration, although there was no relationship between exploration distance and subsequent dispersal distance. Thus, it appears that individuals that subsequently disperse first explore their environment, prior to definitively leaving their natal range, probably to obtain information on potential suitable adult ranges. Exploratory movements prior to dispersal can thus provide information which influence an individual's decision on whether or not to disperse and, if so, in which direction.

Key-words: deer; GPS; home range; juvenile; movement; ungulates

Introduction

Animal movements can affect many important ecological processes such as gene flow (Bohonak 1999) and metapopulation dynamics (Hastings & Harrison 1994). Natal dispersal, defined as the net movement between the natal area and the site of first breeding (Howard 1960), is characterised by long distance movements which, for non-migratory species, are usually the longest performed during an individual's entire lifetime. Not all individuals within a given population disperse (Bowler & Benton 2005; Ronce 2007), but the factors that influence this decision at the individual level are poorly understood, despite the fact that natal dispersal decisions can have profound consequences for population dynamics (Clobert *et al.* 2001). Dispersal is a complex process, and a variety of factors can affect the decision to leave the natal area (e.g. sex, developmental stage, body size, density, etc. *i.e.* condition dependent dispersal *sensu* Bowler & Benton (2005)). Investigating the behavioural ontogeny of this decision could help us understand why some individuals disperse while others do not. In particular, exploratory movements (*i.e.* movements outside an individual's home-range) performed prior to true dispersal may play a role in the dispersal decision (Selonen & Hanski 2006). Indeed, such movements can provide information on the surrounding environment which can be used by individuals to decide: i) whether or not to disperse; and ii) for dispersers, how far and in which direction to disperse during the transition phase (Stamps & Krishnan 1999). Despite this, very few studies have investigated among-individual differences in exploration behaviour and its impact on the dispersal decision.

Exploration behaviour prior to dispersal has been documented in several species and seems to be a common behaviour associated with dispersal. For instance, a peak of exploratory activity was detected one week before dispersal in male Belding's ground squirrels *Spermophilus beldingi* (Holekamp 1986). This exploratory activity has also been recorded in Eurasian lynx *Lynx lynx* (Samelius *et al.* 2011), in eagle owls *Bubo bubo* (Delgado *et al.* 2009), and systematically precedes dispersal in badgers *Meles meles* (Roper *et al.* 2003). However, Doerr & Doerr (2005) noticed a high level of individual heterogeneity in exploratory behaviour prior to dispersal in two species of treecreepers (*Climacteris picumnus* and *Cormobates leucophaeus*), suggesting that not all dispersers first explore their surrounding habitat before dispersing. A similar pattern has been observed in wolverines (*Gulo gulo*) (Vangen *et al.* 2001) and in North American red squirrels (*Tamiasciurus hudsonicus*) (Haughland & Larsen 2004). Exploration is thus a highly variable behaviour

among species, but also among individuals within populations. More generally, exploration behaviour may be part of a complex of inter-individual behavioural variation which, when coupled with other traits, describes a behavioural syndrome (Sih *et al.* 2004), also called personality. Indeed, exploration is listed as one of the five main behavioural gradients that commonly describe animal personalities (Réale *et al.* 2007). Hence, we might expect that dispersal should be related to a particular personality type which is characterized, among other behavioural traits, by more pronounced exploratory behaviour, as was found in a population of great tits (Dingemanse *et al.* 2003). However, studies considering exploration as a personality trait have usually been conducted under experimental conditions, and the link between exploratory movements and dispersal could differ between experimental and natural populations. In particular, exploration is forced rather than voluntarily expressed in an experimental setup. Hence, in the following, when possible we refer to studies that investigated exploratory movements in wild populations.

It has also been demonstrated that explorations have the potential to influence certain features of the dispersal movement. For example, exploration distance and direction seem to determine, at least in part, the subsequent direction and distance of the dispersal movement in North American red squirrels (Haughland & Larsen 2004). If exploratory movements are linked to dispersal, we can expect exploration propensity and features to differ between dispersers and philopatric individuals. The only study, to our knowledge, that has investigated this question did not find any difference in exploratory behaviour of disperser and philopatric individuals in flying squirrels *Pteromys volans* L (Selonen & Hanski 2006). Differences in exploratory behaviour are also expected between short and long distance dispersers or between early and late dispersers, assuming that the underlying behavioural mechanism for dispersing differs between these categories of individuals (e.g. Selonen & Hanski 2004). For example, if juveniles that disperse late are forced to do so, whereas early dispersers leave voluntarily, we might expect that the former allocate less to pre-dispersal exploratory behaviour than the latter. Also, as suggested by Wiggett *et al.* (1989), individuals which undergo long-distance dispersal movements are unlikely to be able to familiarise themselves with potential home ranges during explorations, which are generally shorter distance movements. Hence, long distance dispersers may benefit less from exploratory movements compared to short distance dispersers and, as found by Selonen & Hanski (2006), may thus explore less. However, to date, few studies have compared these categories of individuals.

In this study, we used an especially detailed GPS monitoring of juvenile roe deer *Capreolus capreolus* to investigate the influence of exploratory movements on dispersal behaviour in this species. More precisely, we looked for evidence of exploration behaviour and contrasted the exploration frequency and features (distance and duration) of philopatric individuals with those of individuals that subsequently dispersed. Van Moorter *et al.* (2008) previously showed that juvenile roe deer are more mobile than adults, but these authors did not compare the behaviour of future dispersers with future philopatric animals. Based on this observation, together with the fact that outside the juvenile dispersal phase, roe deer are generally highly sedentary (Hewison *et al.* 1998), this species thus provides a pertinent study system for exploring the link between pre-dispersal exploration behaviour and dispersal outcomes, thus contributing to a better understanding of the behavioural ontogeny of the dispersal decision.

The aim of this study was to investigate whether explorations influence dispersal behaviour in roe deer. To do so, we investigated the spatial behaviour of roe deer prior to the dispersal period, in particular, by comparing the behaviour of future dispersers and future philopatric individuals. Assuming that pre-dispersal exploration forays increase the likelihood of subsequent dispersal, we expected that future dispersers should be more mobile and should perform more exploratory movements prior to dispersal than future philopatric individuals. In addition, landscape structure has been shown to influence the spatial behaviour of roe deer (Hewison *et al.* 2001; Lamberti *et al.* 2006; Morellet *et al.* 2011) and we recently showed in the same population that forest deer disperse less than those living in more heterogeneous habitats (Debeffe *et al.* 2012). We thus controlled for the effect of landscape structure in all analyses. Based on previous studies showing that neither natal dispersal (Coulon *et al.* 2006; Gaillard *et al.* 2008) nor juvenile mobility (Van Moorter *et al.* 2008) are sex-biased in roe deer, we expected the pattern of pre-dispersal explorations to be similar between sexes. Moreover, since body mass has the potential to affect dispersal behaviour (Debeffe *et al.* 2012), we also tested for an effect of individual body mass on pre-dispersal exploratory behaviour. Assuming that exploratory movements allow individuals to obtain information on the surrounding environment and so to inform their future dispersal decisions (Stamps & Krishnan 1999; Stamps 2001; Selonen & Hanski 2006), we expected explorations and dispersal events to have similar features. We expected exploration distance to be positively correlated with dispersal distance and exploration and dispersal directions to match for a given individual. Finally, we expected differences to occur in exploratory movements (both distance travelled and duration time) between individuals performing long versus short

dispersal and between dispersers leaving their natal range early in the season versus those leaving late, with higher allocation to exploratory movements (i.e. longer distance and duration) for short distance dispersers and early dispersers.

Materials and Methods

Study area

The study was conducted in a hilly (260-380 m asl) and heterogeneous agricultural landscape in the Comminges region of South-West France (N 43°13', E 0°52') covering around 10 000 ha. The climate is oceanic, with an average annual temperature of 11-12 °C and 800 mm precipitation, mainly as rain. The area is a mixed landscape of open fields and small woodland patches (average size of 3 ha) dominated by oaks *Quercus spp.*, with 23.7% woodland, 36.1% meadows, 32.1% cultivated fields, and 4.3% hedgerows (see Hewison *et al.* (2009) for further details). We identified three sectors of contrasting landscape structure based on woodland extent. The first sector included two forest blocks (100% of woodland cover); the second and third sectors were composed of a more open landscape of fragmented woodland, with the second sector corresponding to a partially wooded area (around 30% of woodland cover) and the third sector to an open agricultural area with highly fragmented woodland (around 12% of woodland cover) (see Morellet *et al.* (2011) for further details).

Capture and monitoring

Roe deer were caught from 2002 to 2011 during winter (from 16th November to 27th March, with around 75% of individuals captured between the 5th of January and the 9th of February) using large-scale drives of between 30 and 100 beaters and up to 4 km of long nets positioned at one of 11 capture sites. For each captured animal, we recorded its body mass to the nearest 0.1 kg, its sex, and we attributed an age class before fitting it with a collar and releasing it on site. Juveniles (less than one year-old) are distinguishable from older deer by the presence of a tri-cuspid third pre-molar milk tooth (Ratcliffe & Mayle 1992). During the 9 winters of sampling (2002 to 2011), 102 juveniles were captured and fitted with a Lotek 3300 GPS or a Lotek Small WildCell GSM collar. Collars were programmed to calculate the roe deer location every 4 hours in 2002-2004 (first two winters) or every 6 hours (following winters) over approximately eleven months. We performed differential correction to improve

fix accuracy (Adrados *et al.* 2003). Capture and handling induce transient modification of roe deer behaviour; hence, as recommended by Morellet *et al.* (2009), location data for the first week after release were excluded from the analyses.

Roe deer is a medium-sized (20-30 kg), slightly dimorphic and weakly polygynous species; adults of both sexes are highly sedentary (Andersen *et al.* 1998). Natal dispersal is highly synchronised in time, occurring only in juveniles, during their first spring, when the mother–juvenile bond breaks down before the mother gives birth to her next litter (Wahlstrom & Liberg 1995; Linnell *et al.* 1998). Since juvenile roe deer disperse in early spring, their dispersal status can be accurately determined by the end of May. Indeed, GPS data were recovered for 91 of the 102 individuals (the other data were missing either because the GPS collar did not work properly or because the collar was lost), while dispersal fate could be determined for 75 of these which were monitored from their capture in winter to at least the end of May. However, for 9 of these, the GPS monitoring had more than 48% of missing GPS data over this period, leading to a poor representation of the individual trajectory. Hence, of the 102 juveniles captured, only 66 individuals were used in the following analyses. We chose a threshold value of less than 48% for missing GPS data because it represented, for our dataset, the best compromise between the number of individuals retained for the analyses and the quality of the GPS monitoring. In addition, for one individual, body mass at capture was not recorded.

Ethical note

All capture, handling and collaring was done according to the French law for animal welfare and procedures were approved by the French administration (prefectural order from Toulouse “Administrative authorisation to inventory and capture wild animals”, renewed each year and specifying a species, a date, a place and a method of capture). Animals were captured during drives by human beaters; as these drives did not involve dogs and were carried out during the hunting period, the disturbance caused to roe deer and other wildlife in the area was considerably less than that occurring routinely during regular hunting with dogs. Roe deer were driven for a variable period of time, lasting generally less than 10 min as the mean (+SE) distance separating a given roe deer’s initial location and the net lines was 513+186 m. Once an animal entered a net, it was immediately given an acepromozanine intramuscular injection (one dose of 1.65 mg) by a person licensed to do so (Federation of European Laboratory Animal Science Associations (FELASA) category C accreditation) before being isolated in a wooden holding box to allow the tranquiliser to take effect. The

acepromozanine used was manufactured by Calmivet® (Institut de pharmacie vétérinaire, 7, Avenue Al Majd, 10150 Rabat, Maroc) and the drug dose was calculated for this species following Montané *et al.*'s (2003) study; acepromozanine is a short-acting neuroleptic that reduces the stress response rapidly and prevents any adverse effects in roe deer (Montané *et al.* 2003), but does not require an antagonist to reverse its rather short-term effects. Subsequently, animals were removed from the box, restrained by the same three highly experienced animal handlers, with their eyes covered to reduce stress while measurements were taken and the collar fitted, before being released on site. GPS and GSM collars weighed a mean (+SE) of 370.5 (+20.5) g corresponding to 3.17 % of the smallest individual's body mass and 1.94 % of the largest individual's body mass. At the time of capture, juveniles were approximately 8 months old with a neck circumference of about 2.5 cm less than that of yearling individuals (mean neck circumference (+SE) = 23.6+2.1 cm for juveniles, $N = 140$ and 25.8+2.8 cm for yearlings, $N = 44$). We allowed for this incremental growth of about 10% by fitting the collar slightly looser on juveniles. After 11 months of data acquisition (location of individuals using GPS and GSM systems), the collars fell off the animals thanks to the pre-programmed remote drop-off system and were retrieved for data download. We did not record any adverse effects or behavioural modifications linked to the wearing of the collars over the entire study.

Characterizing dispersal movements

Natal dispersal was defined as permanent emigration from the natal range (pre-dispersal home range) to a distinct adult range (post-dispersal home range), such that pre-dispersal locations did not overlap post-dispersal locations (Kenward *et al.* 2002). As described in Debeffe *et al.* (2012), we used the range stability index proposed by Roshier & Reid (2003) as a measure of this overlap. The range stability index was calculated as the ratio between the seasonal home range (the natal or the post-dispersal range) and the annual range (combining the natal and post-dispersal ranges for each animal) for each individual and thus allowed us to discriminate dispersers from philopatric animals. As in most studies on dispersal behaviour (Stenseth & Lidicker 1992) and for reasons of simplicity, dispersal was here considered as a binary decision, to disperse or not. Note that previous analyses on roe deer dispersal have shown that similar patterns are obtained whether dispersal is analysed as either a binary variable (i.e. dispersal versus no dispersal) or as a dispersal distance (e.g. Gaillard *et al.* 2008; Debeffe *et al.* 2012).

Dispersal departure date was defined as the last date a deer was located inside its natal range without returning. Dispersal was considered to have ceased when the animal's GPS locations stabilized in space within a post-dispersal range (i.e. when the juvenile stopped travelling long distances and restricted its movement to a limited area; in practice this endpoint was easily identifiable). For 90% of dispersers (26 out of 29), the dispersal movement ceased abruptly (i.e. within less than 6 hours), with the first GPS location inside the future adult range corresponding to the endpoint of the dispersal process. We measured dispersal duration, the total distance travelled during dispersal trajectory, and the distance between the barycentres of the natal range and of the post-dispersal range (i.e. dispersal distance). We also measured the direction of the dispersal event, calculated as the mean of the angles defined by the straight line between each location of the dispersal trajectory and the barycentre of the pre-dispersal home range with respect to the east-west axis. We chose to measure the dispersal direction as the mean of successive angles (rather than as the angle between the barycentres of the pre- and post-dispersal ranges) as this provided a more accurate evaluation of the overall direction of the dispersal path.

Five of the 66 individuals exhibited a dispersal-type movement (median distance travelled = 15.3 km, min = 4.7 km, max = 32.2 km, $N = 5$), but then returned sometime later during summer (median = 10.7 weeks, min = 1.4 weeks, max = 28.8 weeks, $N = 5$) to their natal range. Although these five pseudo-dispersing individuals likely reproduced for the first time within their natal home range, for the subsequent analyses they were considered as dispersers because they left their juvenile area during the natal dispersal period and for a substantial duration. Thus, the behavioural factors which trigger this movement could be assumed to be the same as, or similar to, those for true dispersal movements, even though this attempted dispersal was subsequently aborted.

Characterizing exploratory movements

To detect extra-range movements prior to dispersal, hereafter called explorations, we first calculated the 95% fixed kernel home range with an ad hoc method for the smoothing parameter with the *adehabitat* package of the R software (Calenge 2006). We based this calculation on GPS locations that were obtained during the pre-dispersal period, between the 1st of January or one week after the capture event, and before dispersal initiation for dispersing individuals; and between the 1st of January or one week after the capture event, and before a threshold date randomly chosen from the distribution of dispersal initiation dates for philopatric individuals. An exploration was defined as at least two successive locations

outside of the natal home range (to avoid the detection of false exploration events due to a single GPS location error) to which we added the departure and the arrival locations inside the home range (Fig. 1). By using this definition, we assumed that explorations lasted at least 12 hours, which may have led to a degree of underestimation for the number of explorations performed per individual. For individuals performing more than one exploration, we defined the main exploration event as that with the longest duration; when specified (using the term main exploration event), analysis concerned this event only. We characterised the features of the exploration event (duration, total distance, maximal distance and direction) in an analogous way to that used for dispersal features (see above).

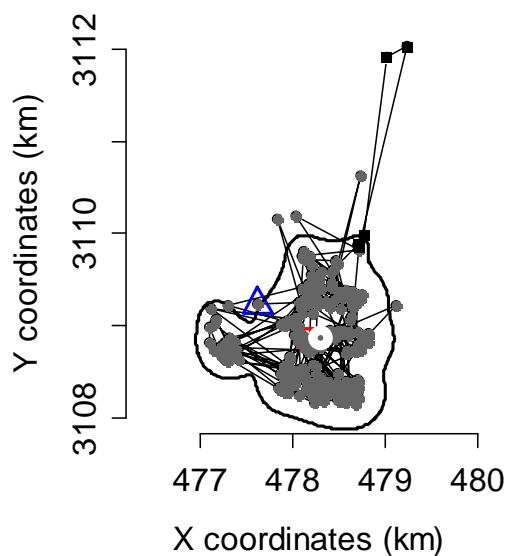


Fig. 1. Example of space use for a juvenile roe deer prior to dispersal. The 95% kernel home range contour is drawn in black, grey points indicate GPS locations within the natal home range, black squares represent exploration locations (including the departure and arrival locations of exploration events within the natal home range). The large black dot indicates the barycentre of the home range.

Statistical analyses

To test whether exploration occurred at regular intervals through time prior to the dispersal period, we performed a two sample Kolmogorov-Smirnov test comparing the observed distribution of exploratory movements with a uniform distribution (i.e. a distribution assuming that exploratory movements have a constant probability of occurring through time, without any peak at a given period). To test for differences in exploration features (duration length and distance travelled) in relation to the timing of exploration, we performed linear regressions. We tested whether individuals were more likely to explore or disperse in a given direction, i.e. whether both the direction of the main exploration event and of the dispersal event were directionally biased at the population level. To do so, we compared the distribution of observed angles with a uniform distribution using the Rayleigh test for uniformity (Batschelet 1981). We also performed a Walroff test to compare the angular

dispersion between exploration and dispersal directions at the population level (Batschelet 1981). We also analysed differences in exploration features (duration and distance travelled) between sexes using Student's *t* tests. When required based on inspection for normality of model residuals, exploration distance and exploration duration were log-transformed (Shapiro-Wilk test: $W = 0.98$, $N = 22$, $P = 0.89$ for distance; $W = 0.92$, $N = 22$, $P = 0.07$ for duration).

To answer the question whether exploratory behaviour is more common among dispersers compared to philopatric individuals, we built several candidate models and we then performed a model selection procedure to retain the best one. As dispersal propensity depends on individual body mass and landscape openness (Debeffe *et al.* 2012), we controlled for these two effects in the models. We used a logit link function for explaining dispersal propensity while taking into account possible between-sector differences (included in the models as a random factor). Based on our explicit hypotheses, we worked with a restricted set of a-priori selected variables (i.e. exploration propensity, number of explorations, sex and body mass), so that fourteen candidate mixed generalised linear models were fitted (Table 1). Starting from the basic model in which dispersal propensity (entered as the dependent variable) depends on body mass only (entered as a covariate), we added the effect of exploration (entered as a two-level fixed factor describing whether or not a given individual performed an exploration or as a covariate describing the number of pre-dispersal explorations; note that, because these two variables are highly correlated, we never included both in a single model) and the effect of sex (entered as a two-level fixed factor). The most complex model also included the two two-way interactions between exploration (propensity or number) and body mass and between exploration and sex, allowing us to test for the influence of sex and individual body mass on pre-dispersal exploratory behaviour. We selected the best model with the lowest AICc value (i.e. AIC corrected for small sample size), reflecting the best compromise between precision and complexity of the model (Burnham & Anderson 2002). According to the rule of parsimony, when the AICc of two competing models differed by <2 , we retained the simplest one. We also calculated AICc weights as a measure of the likelihood that a given model was the best among the set of fitted models. We also investigated the differences in exploration features (duration and distance travelled) between dispersers and philopatric individuals using Mann-Whitney U-tests.

We then investigated the influence of exploration features (distance and direction) on the features of the subsequent dispersal trajectory at the individual level: first, we compared

the distances travelled during exploration and dispersal for a given juvenile using linear regression; second, we tested whether the direction of the dispersal event was correlated with that of the main exploration event for a given juvenile. A common approach to this is to perform a Rayleigh test of uniformity with specified mean direction (V_0 test), but we obtained too few locations during the exploration event for some individuals to make this test robust (mean +SE number of exploratory locations outside the home range per disperser (i.e. mean number of available locations for a given V_0 test) = $3.28+3.01$ locations, min = 2 locations, max = 20 locations, $N = 43$). Therefore, to test for the non-independence of the two directions (main exploration event and dispersal event) for the 22 individuals that performed both types of movement, we used a linear regression. A positive relationship between the two angles indicates that dispersal is orientated towards a previously explored area.

The differences in dispersal features between individuals performing short and long dispersal, and between early and late dispersal events, were investigated using linear regressions between the dispersal distance and date of departure with the number of explorations performed and exploration features (log-transformed mean distance travelled and mean duration). All statistical analyses were performed with R software version 2.12.1 (R Development Core Team. 2010).

Results

Exploration behaviour

Of the 66 juveniles, 34 (i.e. 52%) performed at least one exploration outside their natal home range prior to the dispersal period (mean +SE = $1.76+1.26$ exploratory movements, median = 1, min = 1, max = 7, $N = 34$). Thirty-nine percent ($N = 15/38$) of the females and 68% ($N = 19/28$) of the males performed an exploratory movement. The mean (+SE) distance travelled during exploration was $4.79+4.21$ km (median = 3.7 km, min = 0.5 km, max = 25.0 km) and exploratory movements lasted $28.5+21.8$ hours (median = 24.0 hours, min = 12.0 hours, max = 138.0 hours) taking into account all exploration events ($N = 59$). Exploratory movements occurred regularly throughout the pre-dispersal period (two sample Kolmogorov-Smirnov test: $D = 0.2$, $N1 = N2 = 59$, $P = 0.18$; the median +SE dispersal date was the 17th of March +34 days), with no differences in distance travelled or duration in relation to the date of departure (linear regression: $F_{1,56} = 0.45$, $R^2 = 0.008$, $N = 59$, $P = 0.50$ for distance

travelled and $F_{1,56} = 0.68$, $R^2 = 0.012$, $P = 0.40$ for duration). The mean direction of the exploration events was not uniformly distributed at the population level, but was biased towards the North (Rayleigh's test: $Z = 0.31$, $N = 34$, $P = 0.03$) (Fig. 2a). Exploration distance (Student's t test: $t_{50.14} = 0.81$, $N_{females} = 24$, $N_{males} = 35$, $P = 0.42$) and duration ($t_{56.34} = 0.50$, $N_{females} = 24$, $N_{males} = 35$, $P = 0.62$) did not differ between sexes.

Dispersal behaviour

Of the 75 juveniles for which dispersal fate was reliably assessed, 45 were philopatric, 25 dispersed and 5 left their natal area but then returned sometime later during summer (*i.e.* pseudo-dispersal events). Removing the pseudo-dispersers, 36% of juveniles in the study population hence dispersed ($N = 25/69$). As nine out of 75 juveniles had $> 48\%$ of missing GPS locations, the trajectory of 66 juveniles was retained for the subsequent analyses. The 29 animals that left their natal range travelled a mean (+SE) total distance during their dispersal trajectory of 22.02 ± 16.99 km before settling in their post-dispersal home range (median = 16.1 km, min = 0.6 km, max = 56.7 km) (Fig. 3). The direction of dispersal events was not uniformly distributed at the population level, but was biased toward the West (Rayleigh's test: $Z = 0.38$, $N = 29$, $P = 0.01$) (Fig. 2b).

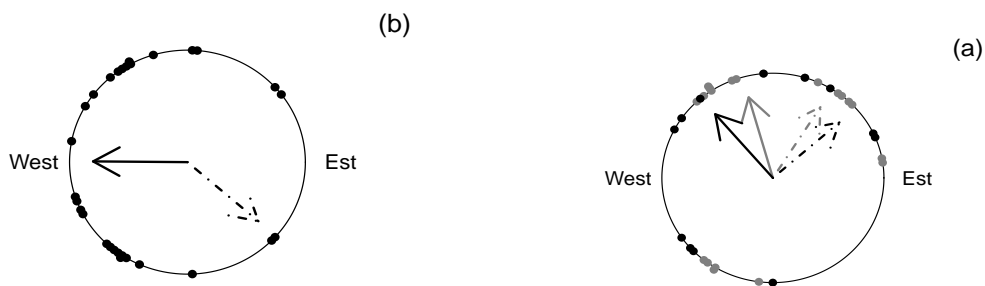


Fig. 2. The directional orientation of the main exploration event for future dispersers in grey ($N = 22$) and future philopatric individuals in black ($N = 12$) (a) and of dispersal trajectories ($N = 29$) (b). The arrows show the mean direction and the dashed arrows the median direction.

Link between exploration and dispersal behaviour

Overall, 76% ($N=22/29$) of future dispersers performed at least one exploratory movement prior to their dispersal departure, while only 32% ($N=12/37$) of future philopatric individuals performed at least one exploratory movement during the same period. In the most parsimonious mixed generalised linear model, dispersal propensity was associated with the

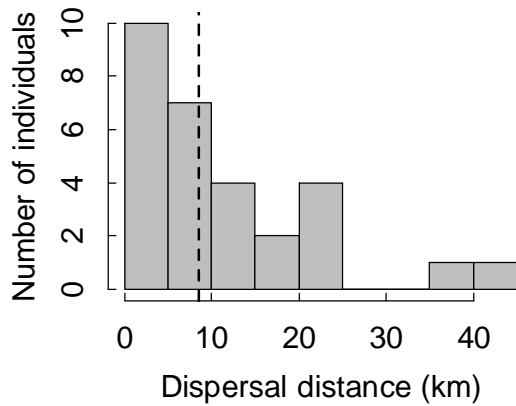


Fig. 3. Distribution of dispersal distance (i.e. distance between the barycentres of the natal range and of the post-dispersal range). $N = 29$. The dashed line represents the median dispersal distance.

number of exploratory movements performed, while controlling for effects of body mass and sector on dispersal propensity (Table 1, Fig. 4). The probability of dispersing increased as the number of exploratory movements prior to dispersal increased and was higher for individuals that performed at least one exploratory movement prior to the dispersal period ($N = 34$; estimated dispersal probability $+SE = 0.65+0.082$) than for individuals that did not explore ($N = 31$; estimated dispersal probability $+SE = 0.23+0.049$). However, there was no difference between future dispersers and future philopatric individuals either in terms of exploration distance (Mann Whitney U-test: $W = 363$, $N_{disp} = 45$, $N_{phil} = 15$, $P = 0.67$) or duration ($W = 337.5$, $N_{disp} = 45$, $N_{phil} = 15$, $P = 1$).

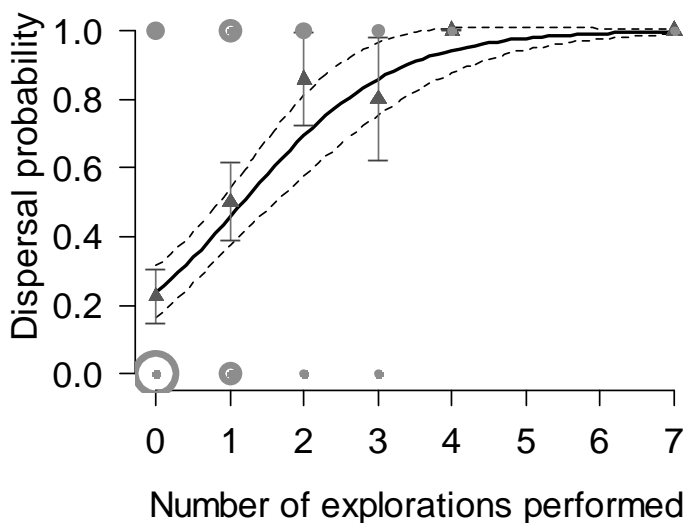


Fig. 4. Relationship between dispersal probability and exploratory propensity, expressed as the number of exploratory movements performed, controlling for variation in body mass ($N = 65$). Circles represent data values with a diameter proportional to the number of individuals for each point, triangles represent the observed probability of dispersing with its standard error, and the line represents the relationship predicted by the mixed generalized linear model (dispersal propensity \sim Number of exploratory movements + Body mass) including the effect of landscape sector as a random factor, with body mass set to its mean value; dashed lines represent the 95% confidence interval around the predicted values.

Table 1. Performance of the logistic regression explaining dispersal status (disperser/philopatric) for juvenile roe deer ($N = 65$) in relation to exploration behaviour and sex using the Akaike's Information Criterion corrected for small sample size (AICc) for model selection.

Associated hypothesis	Models	K	AICc	$\Delta AICc$	AICcWt
(1)	Nb_Explo + BM	4	73.01	0	0.25
(1) + (3)	BM x Nb_Explo + BM	5	73.51	0.49	0.2
(1) + (2)	Sex + Nb_Explo + BM	5	74.04	1.03	0.15
(1) + (2)	Sex x Nb_Explo + BM	6	74.35	1.34	0.13
(1) + (3) + (2)	BM x Nb_Explo + Sex + BM	6	74.96	1.95	0.09
(1) + (3) + (2)	Sex x Nb_Explo + BM x Nb_Explo + BM	7	76.12	3.11	0.05
(1)	Explo + BM	4	76.47	3.46	0.04
(1) + (2)	Sex + Explo + BM	5	77.71	4.7	0.02
(1) + (3)	BM x Explo + BM	5	78.7	5.69	0.01
(1) + (2)	Sex x Explo + BM	6	79.61	6.6	0.01
(1) + (3) + (2)	BM x Explo + Sex + BM	6	80.08	7.07	0.01
Null hypothesis	BM	3	81.38	8.37	0
(1) + (3) + (2)	Sex x Explo + BM x Explo + BM	7	82.1	9.09	0
Null hypothesis	Constant	2	90.98	17.97	0

The basic model includes the fixed effect of body mass ("BM") and controls for differences between sectors by including this factor as a random effect. Exploration behaviour is included as either a two-level fixed factor describing whether or not an individual performed at least one exploration ("Explo") or as a discrete variable describing the number of explorations performed ("Nb_Explo"). All the fourteen models include the variable "sectors" as a random effect. The related hypotheses were: (1) Influence of pre-dispersal exploration on dispersal propensity (expectation = future dispersers should be more mobile and should perform more exploratory movements prior to dispersal than future philopatric individuals). (2) No sex-biased mobility prior to dispersal (expectation = no difference between the sexes in exploration propensity or in number of explorations performed). (3) Influence of body mass on exploratory behaviour (expectation = positive effect of body mass on exploration propensity and on the number of explorations performed).

Contrary to expectation, dispersal distance was not correlated with the mean total distance travelled during exploratory movements (linear regression: $F_{1,20} = 0.04$, $N = 22$, $R^2 = 0.002$, $P = 0.83$), nor with the maximum distance recorded from the barycentre of the natal range during exploratory movement (linear regression: $F_{1,20} = 0.16$, $N = 22$, $R^2 = 0.007$, $P = 0.70$).

At the population level, neither the direction of dispersal nor the direction of exploratory movements were uniformly distributed (Fig. 2). The overall population distribution of directions taken during exploratory movements ($N = 34$) was similar to those taken during dispersal ($N = 29$) (Wallraff test: $\chi^2_1 = 1.44$, $P = 0.23$). At the individual level, for the 22 individuals performing exploratory movements prior to dispersing, the direction of the dispersal path was positively related to the direction of the main exploration event (linear

regression: $R^2 = 0.22$, $F_{1,20} = 5.6$, $N = 22$, $P = 0.028$, slope +SE = $0.61+0.26$, Intercept +SE = $-0.38+0.46$), indicating that the two directions were not independent, with dispersers tending to move towards a previously explored area (Fig. 5).

Dispersal distance was not correlated with the number of exploratory movements performed (linear regression: $F_{1,27} = 0.80$, $N = 29$, $R^2 = 0.03$, $P = 0.37$). Similarly, for individuals that explored, dispersal distance was not correlated with either the mean exploration distance (linear regression: $F_{1,20} = 0.04$, $N = 22$, $R^2 = 0.002$, $P = 0.83$) or the mean exploration duration ($F_{1,20} = 1.11$, $N = 22$, $R^2 = 0.05$, $P = 0.30$). Overall, this indicates that individuals which travelled long distances during dispersal did not differ from those that travelled shorter distances in terms of exploration features. Similarly, individuals which initiated dispersal early did not differ from those that left late in terms of exploration behaviour: there was no correlation between the dispersal date of departure and the number of explorations performed (linear regression: $F_{1,27} = 0.09$, $N = 29$, $R^2 = 0.003$, $P = 0.77$) or, for those making exploratory movements, between departure date and mean exploration distance ($F_{1,20} < 0.001$, $N = 22$, $R^2 < 0.001$, $P = 0.99$) or mean duration ($F_{1,20} = 1.70$, $N = 22$, $R^2 = 0.08$, $P = 0.21$).

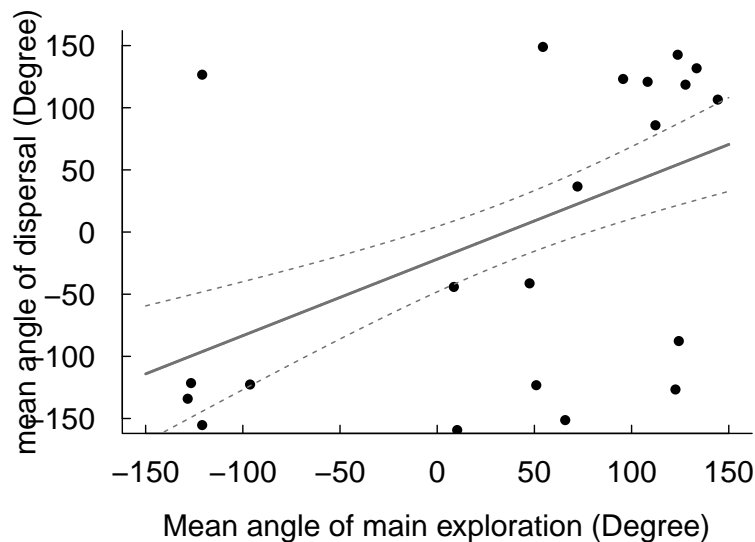


Fig. 5. Relationship between the direction of the main exploration event (mean angle of main exploration) and the direction of the dispersal path (mean angle of dispersal) for the 22 individuals which performed both movements. The grey lines represent the estimated relationship with its associated standard error.

Discussion

We have shown that exploration behaviour by juvenile roe deer during the pre-dispersal period is common, particularly among males, with more than 50% of juveniles performing at least one exploratory movement in our study population (68% of males and 39% of females). This result is in agreement with Van Moorter *et al.* (2008) who found that juveniles occupied larger ranges than adult deer during this pre-dispersal phase and interpreted this as evidence for exploration behaviour. Here, we went one step further by showing that these exploratory movements were much more common among juveniles that subsequently went on to disperse compared to those that remained philopatric, although some future philopatric individuals did explore, but to a lesser extent. This suggests that exploration may provide information that is used by juveniles to inform their decision on whether or not to disperse, and that some individuals may be predisposed to disperse or, at least, that exploration may be a precursor to successful dispersal. In addition, the direction of the dispersal trajectory was correlated with the direction taken during exploration, with a slope slightly lower than one that may be due to the overall bias in direction of both the exploratory and dispersal movements. These observations provide, to our knowledge, the first empirical evidence that exploration of the surrounding environment is a key component in the behavioural ontogeny of the natal dispersal decision in a large herbivore.

Exploratory movement prior to dispersal initiation has been observed in several species of vertebrates, and thus seems to be a widespread behaviour (Roper *et al.* 2003; Haughland & Larsen 2004; Selonen & Hanski 2006; Delgado *et al.* 2009; Samelius *et al.* 2011). Contrary to expectations, in our study population, males performed more exploratory movements than females, possibly linked to the agonistic relationships that juvenile males often have with adult territorial males (Wahlstrom 1994). However, the majority of studies investigating exploration behaviour prior to dispersal have only considered dispersers. For example, a study on Scandinavian Eurasian lynx (*Lynx lynx*) recorded exploratory movements outside the natal area after the juveniles had separated from their mothers and before dispersal departure (Samelius *et al.* 2011). Similarly, dispersing badgers first made nocturnal forays into the new area before settling definitively (Roper *et al.* 2003). Some other studies have assessed the proportion of future dispersers that engaged in exploration behaviour such as in wolverines, where 25% of dispersing individuals performed exploratory movements (Vangen

et al. 2001) or in North American red squirrels, where 37% of future dispersers moved around their natal area prior to dispersal (Haughland & Larsen 2004). But few studies have investigated the importance of exploration in the ontogeny of dispersal behaviour by comparing future dispersers with future philopatric individuals (Selonen & Hanski 2006). Our results provide evidence that both future dispersers and future philopatric individuals may perform exploratory movements prior to the dispersal period, in agreement with Selonen & Hanski (2006)'s results. However, in our study population, this behaviour was more pronounced among future dispersers than among future philopatric individuals. Exploratory movements may thus be a way for juveniles, both future dispersers and future philopatric individuals, to evaluate range conditions outside of their natal range and so evaluate the potential gain (for example, in terms of access to resources) if they do disperse. For the individuals that made the decision to disperse, performing more exploratory movements may also allow them to gather information on the surrounding habitat and so orientate the choice of dispersal direction.

The above observations indicate that exploration is an integral part of the dispersal process, since it may influence a suite of decisions which individuals make prior to and during their dispersal movements. However, as pointed out by Doerr & Doerr (2005), little is known about how individuals locate and assess their post-dispersal range and there is a need for empirical data on this process across a variety of model organisms. As dispersal should provide greater benefits for individuals that settle in a good quality range, the process of locating a suitable new habitat is crucial to offset the overall costs of dispersal. When performing exploratory movements individuals can gather information about habitat quality or availability (Stamps & Krishnan 1999), competitors and/or available future mates (Stamps 2001). Since the costs of dispersal may be reduced by becoming familiar with the habitats around the natal home range (Stamps & Krishnan 1999), exploration may facilitate this familiarization, and thus reduce dispersal costs (Selonen & Hanski 2006). In our study, a few individuals actually dispersed but then returned to their natal habitat (pseudo-dispersal events) and we might speculate that these dispersal attempts were aborted due to the specific costs of dispersal (settlement costs in this case). Individuals born in relatively poor habitat may particularly benefit from exploring their surroundings to identify better quality areas to settle. In line with this prediction, juvenile North American red squirrels from lower quality habitats (*i.e.* thinned and edge habitats) performed more exploratory movements towards contrasting habitat (*i.e.* mature forest) (Haughland & Larsen 2004). Furthermore, these benefits obtained during exploration could increase as landscape heterogeneity increases, since the spatial

variation in habitat quality is higher in heterogeneous landscape (North *et al.* 2011). In heterogeneous landscapes, high quality ranges may thus be more randomly distributed and harder to locate than in more homogeneous habitats. In this context, dispersal could thus be risky (with a high probability of moving from a good to a poor range) and potentially costly (with marked differences in quality between good and poor ranges) (North *et al.* 2011); as a consequence, because of the information it provides, exploration could be more useful in such landscapes. However, as searching is costly (Stamps 2001), exploratory movements are expected to occur only if they are beneficial. This could explain the observation that individuals in the most fragmented parts of our study site tended to have a higher propensity to explore. Exploratory movements may also provide information on the costs of the projected dispersal movement (Stamps 2001), such that the evaluation of search costs during exploration may determine whether individuals do disperse or not (Stamps *et al.* 2005). Of the individuals that made at least one exploratory movement in our study, about one third did not subsequently disperse. We may speculate that this was because the information they obtained during extra-range movements directed their choice towards philopatry.

Individuals differ in their ability to explore and a link between movement behaviour and personalities has been observed in several species (Fraser *et al.* 2001; Dingemanse *et al.* 2003; Delgado *et al.* 2010; Jones & Godin 2010; Wilson & Godin 2010). Exploration behaviour has been found to be a repeatable and heritable trait in a wild population of great tits (Verbeek *et al.* 1994; Dingemanse *et al.* 2002). Hence, exploration behaviour seems to be part of a behavioural syndrome (*sensu* Sih *et al.* 2004) in a range of species. Furthermore, this behavioural syndrome seems also associated with environmental sensitivity, as in wild starlings *Sturnus vulgaris* where exploratory movements was linked to environmental sensitivity (Minderman *et al.* 2009). These individuals with high levels of environmental sensitivity should benefit more from these exploratory movements in terms of information gathered. From a more general point of view, exploration behaviour could be part of a behavioural syndrome linked to dispersal, i.e. a dispersal syndrome, with certain individuals predisposed to disperse (Clobert *et al.* 2009).

Although the directions of the exploration and dispersal trajectories were correlated overall, there was no relationship between the distance travelled during exploration and that travelled during dispersal. Indeed, exploration and dispersal did not occur at the same spatial scales, as the mean dispersal distance was four times greater than the mean exploration distance. Similarly, in great tits *Parus major*, post-fledging offspring undertook family

excursions of substantial distances and these family movements were associated with future dispersal directions of the juveniles, but not with future dispersal distances (Matthysen *et al.* 2010). Hence, although individuals might gain information on the surrounding environment during exploration, they are still likely ultimately to settle in an unfamiliar area. Of the 22 dispersers which made an exploratory movement prior to dispersal, only 2 actually settled in a previously explored area according to our GPS monitoring. This pattern is similar to that observed in several previous studies which did not report a strong predictive relationship between exploration distance and dispersal distance (Holekamp 1986; Wiggett *et al.* 1989; Vangen *et al.* 2001). Moreover, phenotypic traits such as body mass or age at dispersal can also generate among-individual variation in dispersal distance and direction (Tarwater *et al.* 2012), complicating the potential relationship between exploration and dispersal in terms of orientation and distance. However, despite the fact that individuals apparently did not settle in a previously explored area, exploratory movements could still inform individuals about the risks that they will potentially be exposed to when they move outside their familiar range, but also about the relative quality of their natal range (known) compared to that of the (unknown) immediate surrounding area (i.e. spatial sampling). This information could thus be subsequently used as a simple rule of thumb (e.g. if the natal range is of higher quality relative to a sample of the surrounding environment, then stay, but leave if it is of relatively lower quality) on which to base the decision whether or not to leave the natal range.

Individuals that performed long distance dispersal or left their natal area early were not more likely to explore and they explored over the same range of distance and duration as short distance dispersers or individuals that left their natal range late. This result contrasts somewhat with Selonen & Hanski (2006)'s findings in flying squirrels that supported the hypothesis that individuals decide to disperse over long or short distance prior to the onset of dispersal. In our study, all dispersers seemed to prepare for their dispersal event in the same way in terms of pre-dispersal exploration. Hence, the hypothesis that long distance dispersers benefit less from exploratory movements than short distance dispersers because of the lower probability of settling in a previously explored area was not supported in roe deer, although sample size was low for this test. However, a directional bias in dispersal direction was observed towards the West. This pattern was unexpected and is difficult to explain, given that there is no obvious directional gradient in habitat composition, fragmentation or quality across this highly fragmented landscape. Hence, it is not clear whether the overall bias in direction of extra range movements towards the North and West at the population level is more the result

of landscape structure or the product of the link in the direction an individual takes during its exploratory and dispersal movements. Further data are required to explore this question.

Our results provide strong evidence that exploration prior to dispersal is a key component of the dispersal process in a large herbivore, the roe deer. Exploratory movements influenced not only the decision whether to disperse or not, but also in which direction the individual dispersed. The factors affecting dispersal departure are expected to play a major role in determining the overall dispersal rate of the population (Bowler & Benton 2005). Hence, a better knowledge of the behavioural ontogeny of the dispersal process will aid understanding the causes of variation in dispersal parameters and so improve individual-based models of population dynamics.

Acknowledgments

We would like to thank the local hunting associations, the Fédération Départementale des Chasseurs de la Haute Garonne, as well as numerous co-workers and volunteers for their assistance and, in particular, J.M. Angibault, J. Merlet, D. Picot, J.L. Rames, J. Joachim, H. Verheyden and N. Cebe. This study was funded by the French national institute for agricultural research (INRA) and L. Debeffe was supported by a Ph.D. grant from the French ministry of higher education and research.

References

- Adrados, C., Verheyden-Tixier, H., Cargnelutti, B., Pepin, 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, J.D.C. (1998) *The European roe deer: the biology of success* Scandinavian University Press, Oslo.
- Batschelet, E. (1981) *Circular Statistics in Biology* Academic press, New York.

- Bohonak, A.J. (1999) Dispersal, gene flow, and population structure. *Quarterly Review of Biology*, **74**, 21-45.
- Bowler, D.E. & Benton, T.G. (2005) Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biological Reviews*, **80**, 205-225.
- Boyer, N., Réale, D., Marmet, J., Pisanu, B. & Chapuis, J. L. (2010) Personality, space use and tick load in an introduced population of Siberian chipmunks *Tamias sibiricus*. *Journal of Animal Ecology*, **79**, 538-547.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (1998) *Model Selection and Inference*, 2nd edn. Springer-Verlag, New York.
- 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.
- Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A.A. & Nichols, J.D. (2001) *Dispersal* Oxford university press, New York.
- Clobert, J., Le Galliard, J.F., Cote, J., Meylan, S. & Massot, M. (2009) Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations. *Ecology Letters*, **12**, 197-209.
- Coulon, A., Cosson, J.F., Morellet, N., Angibault, J.M., Cargnelutti, B., Galan, M., Aulagnier, S. & Hewison, A.J.M. (2006) Dispersal is not female biased in a resource-defence mating ungulate, the European roe deer. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **273**, 341-348.
- Debeffe, L., Morellet, N., Cargnelutti, B., Lourtet, B., Bon, R., Gaillard, J.-M. & Mark Hewison, A.J. (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**, 1327-1337.
- Delgado, M.M., Penteriani, V. & Nams, V.O. (2009) How fledglings explore surroundings from fledging to dispersal. A case study with Eagle Owls *Bubo bubo*. *Ardea*, **97**, 7-15.
- Delgado, M. M., Penteriani, V. Revilla, E. & Nams, V. O. (2010) The effect of phenotypic traits and external cues on natal dispersal movement. *Journal of Animal Ecology*, **79**, 620-632.
- Dingemans, N.J., Both, C., Drent, P.J., van Oers, K. & van Noordwijk, A.J. (2002) Repeatability and heritability of exploratory behaviour in great tits from the wild. *Animal Behaviour*, **64**, 929-938.

- Dingemans, N.J., Both, C., van Noordwijk, A.J., Rutten, A.L. & Drent, P.J. (2003) Natal dispersal and personalities in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **270**, 741-747.
- Doerr, E.D. & Doerr, V.A.J. (2005) Dispersal range analysis: quantifying individual variation in dispersal behaviour. *Oecologia*, **142**, 1-10.
- Fraser, D.F., Gilliam, J.F., Daley, M.J., Le, A.N. & Skalski, G.T. (2001) Explaining leptokurtic movement distributions: Intrapopulation variation in boldness and exploration. *American Naturalist*, **158**, 124-135.
- Gaillard, J.M., Hewison, A.J.M., Kjellander, P., Pettoelli, N., Bonenfant, C., Van Moorter, B., Liberg, O., Andren, H., Van Laere, G., Klein, F., Angibault, J.M., Coulon, A. & Vanpé, C. (2008) Population density and sex do not influence fine-scale natal dispersal in roe deer. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **275**, 2025-2030.
- Hastings, A. & Harrison, S. (1994) Metapopulation dynamics and genetics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **25**, 167-188.
- Haughland, D.L. & Larsen, K.W. (2004) Exploration correlates with settlement: red squirrel dispersal in contrasting habitats. *Journal of Animal Ecology*, **73**, 1024-1034.
- 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. & Cebe, N. (2009) Landscape fragmentation influences winter body mass of roe deer. *Ecography*, **32**, 1062-1070.
- Hewison, A.J.M., 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, A.J.M., Vincent, J.P., 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-Revue Canadienne De Zoologie*, **79**, 679-689.
- Hewison, A. J. M., Vincent, J. P. & Reby, D. (1998) Social organization of European roe deer. In *The European roe deer: the biology of success* (Ed. by R. Andersen, P. Duncan & J.D.C. Linnell), pp. 189-219. Oslo: Scandinavian University Press.

- Holekamp, K.E. (1986) Proximal causes of natal dispersal in Beldings ground-squirrels (*Spermophilus-Beldingi*). *Ecological Monographs*, **56**, 365-391.
- Howard, W.E. (1960) Innate and environmental dispersal of individual vertebrates. *American Midland Naturalist*, **63**, 152-161.
- Jones, K.A. & Godin, J.-G.J. (2010) Are fast explorers slow reactors? Linking personality type and anti-predator behaviour. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **277**, 625-632.
- Kenward, R.E., Rushton, S.P., Perrin, C.M., Macdonald, D.W. & South, A.B. (2002). From marking to modelling: dispersal study techniques for land vertebrates. In *Dispersal ecology* (eds J.M. Bullock, R.E. Kenward & R.S. Hails), pp. 50-71. Blackwell Publishing, Malden.
- Lamberti, P., Mauri, L., Merli, E., Dusi, S. & 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? *Journal of Ethology*, **24**, 181-188.
- Linnell, J., Wahlstrom, K. & Gaillard, J.M. (1998). From birth to independence. In *The European roe deer: the biology of success* (eds R. Andersen, P. Duncan & J.D.C. Linnell), pp. 257-283. Scandinavian University Press, Oslo.
- Matthysen, E., Van Overveld, T., Van de Castele, T. & Adriaensen, F. (2010) Family movements before independence influence natal dispersal in a territorial songbird. *Oecologia*, **162**, 591-597.
- Minderman, J., Reid, J.M., Evans, P.G.H. & Whittingham, M.J. (2009) Personality traits in wild starlings: exploration behavior and environmental sensitivity. *Behavioral Ecology*, **20**, 830-837.
- Montane, 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., 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. *Landscape Ecology*, **26**, 999-1010.

- Morellet, N., Verheyden, H., Angibault, J.M., Cargnelutti, B., Lourtet, B. & Hewison, A.J.M. (2009) The effect of capture on ranging behaviour and activity of the European roe deer *Capreolus capreolus*. *Wildlife Biology*, **15**, 278-287.
- North, A., Cornell, S. & Ovaskainen, O. (2011) Evolutionary responses of dispersal distance to landscape structure and habitat loss. *Evolution*, **65**, 1739-1751.
- 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/>.
- Ratcliffe, P.R. & Mayle, B. (1992) Roe deer biology and management. *Forestry Commission Bulletin*, **105**, 1-28.
- Réale, D., Reader, S.M., Sol, D., McDougall, P.T. & Dingemans, N.J. (2007) Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews*, **82**, 291-318.
- Ronce, O. (2007) How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, **38**, 231-253.
- Roper, T.J., Ostler, J.R. & Conradt, L. (2003) The process of dispersal in badgers *Meles meles*. *Mammal Review*, **33**, 314-318.
- Roshier, D.A. & Reid, J.R.W. (2003) On animal distributions in dynamic landscapes. *Ecography*, **26**, 539-544.
- Samelius, G., Andrén, H., Liberg, O., Linnell, J.D.C., Odden, J., Ahlqvist, P., Segerström, P. & Sköld, K. (2012) Spatial and temporal variation in natal dispersal by Eurasian lynx in Scandinavia. *Journal of Zoology*, **286**, 120-130.
- Selonen, V. & Hanski, I. K. (2004) Young flying squirrels (*Pteromys volans*) dispersing in fragmented forests. *Behavioural Ecology*, **15**, 564-571.
- Selonen, V. & Hanski, I.K. (2006) Habitat exploration and use in dispersing juvenile flying squirrels. *Journal of Animal Ecology*, **75**, 1440-1449.
- Sih, A., Bell, A. & Johnson, J.C. (2004) Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology & Evolution*, **19**, 372-378.

- Stamps, J. (2001). Habitat selection by dispersers: integration proximate and ultimate approaches. In *Dispersal* (eds J. Clobert, E. Danchin, A.A. Dhondt & J.D. Nichols), pp. 230-242. Oxford university press, New York.
- Stamps, J.A. & Krishnan, V.V. (1999) A learning-based model of territory establishment. *Quarterly Review of Biology*, **74**, 291-318.
- Stamps, J.A., Krishnan, V.V. & Reid, M.L. (2005) Search costs and habitat selection by dispersers. *Ecology*, **86**, 510-518.
- Stenseth, N.C. & Lidicker, W.Z. (1992) *Animal Dispersal: Small Mammals as a Model* London: Chapman and Hall.
- Tarwater, C. E. (2012) Influence of phenotypic and social traits on dispersal in a family living, tropical bird. *Behavioral Ecology*, **23**, 1242-1249.
- Van Moorter, B., Gaillard, J.M., Hewison, A.J.M., Said, S., Coulon, A., Delorme, D., Widmer, O., Cargnelutti, B. & Angibault, J.M. (2008) Evidence for exploration behaviour in young roe deer (*Capreolus capreolus*) prior to dispersal. *Ethology Ecology & Evolution*, **20**, 1-15.
- Vangen, K.M., Persson, J., Landa, A., Andersen, R. & Segerstrom, P. (2001) Characteristics of dispersal in wolverines. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, **79**, 1641-1649.
- Verbeek, M.E.M., Drent, P.J. & Wiepkema, P.R. (1994) Consistent individual-differences in early exploratory-behavior of male great tits. *Animal Behaviour*, **48**, 1113-1121.
- Wahlstrom, L.K. & Liberg, O. (1995) Patterns of dispersal and seasonal migration in roe deer (*Capreolus-Capreolus*). *Journal of Zoology*, **235**, 455-467.
- Wiggett, D.R., Boag, D.A. & Wiggett, A.D.R. (1989) Movements of intercolony natal dispersers in the Columbian ground-squirrel. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, **67**, 1447-1452.
- Wilson, A.D.M. & Godin, J.G.J. (2010) Boldness and intermittent locomotion in the bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus*. *Behavioral Ecology*, **21**, 57-62.



Chapitre V

Existe-il une relation entre la personnalité et le comportement de dispersion ?

☞ ☞ ☞ ☞



Retour à la liberté, dynamique...



... ou plutôt tranquille.

V.1. Syndrome comportemental de dispersion

V.1.1. Synthèse

Le choix que fait un individu de disperser ou au contraire de rester au sein du domaine natal est crucial, l'étude des mécanismes impliqués dans cette décision est donc particulièrement intéressante. Dans la plupart des populations, tous les individus ne dispersent pas et les individus qui s'engagent dans un comportement de dispersion ne sont pas un échantillon aléatoire de la population (Ronce 2007). En effet, la décision que prennent les individus de rester au sein de leur domaine natal ou de disperser peut dépendre d'une part, de conditions externes comme la qualité ou l'hétérogénéité de l'habitat natal ou encore la densité locale de la population, ou d'autre part, de conditions internes, telles que la condition physique ou le statut hormonal des individus (Ims *et al.* 2001; Bowler *et al.* 2005). Les conditions internes pouvant affecter la décision de disperser peuvent être dues à des différences (1) morphologiques, comme par exemple la masse corporelle dans une population de spermophiles de Belding où les individus les plus gros ont une plus forte probabilité de disperser (Holekamp & Sherman 1989), (2) physiologiques, par exemple, la testostérone pourrait être un activateur de la dispersion natale (Dufty *et al.* 2001), comme chez le Blaireau (Woodroffe, Macdonald & Dasilva 1995) ou (3) comportementales, la capacité d'exploration des jeunes mésanges charbonnières a ainsi été reliée avec leur capacité à disperser (Dingemanse *et al.* 2003), entre les individus (Clobert *et al.* 2009). Dans ce dernier cas, lorsque des différences comportementales existent entre disperseurs et sédentaires on parle de dispersion personnalité-dépendante (Cote *et al.* 2010a). Lorsque plusieurs traits comportementaux sont corrélés à la dispersion dans une population ou une espèce donnée, on parle alors de syndrome de dispersion (Clobert *et al.* 2009).

Ce chapitre a pour but d'explorer le lien entre des traits de comportement mesurés avant la période de dispersion et la capacité des individus à s'engager dans un mouvement de dispersion. Cette étude se focalise donc sur l'existence de différents profils comportementaux associés à la dispersion en s'appuyant sur le concept récent de l'existence d'une dispersion dépendante de la personnalité. Ainsi des différences de comportements entre futurs disperseurs et futurs philopatriques sont attendues avant la période de dispersion, telle qu'une mobilité accrue des futurs disperseurs, un niveau d'énergie plus élevé, ou encore une témérité

face à une situation risquée ou nouvelle plus importante chez les futurs disperseurs par rapport aux futurs individus philopatrics. Dans ce but, 4 traits de comportements ont été mesurés avant la période de dispersion chez 64 jeunes chevreuils : leur capacité d'exploration en dehors de leur domaine natal, leur mobilité au sein de leur domaine natal, leur niveau global d'activité ainsi que leur température corporelle et leur réactivité à la capture, un événement particulièrement stressant.

L'utilisation d'une analyse en composantes principales sur le sous-échantillon d'individus pour lesquels l'ensemble des traits comportementaux a pu être mesurés, a permis de mettre en évidence des profils comportementaux. Tout d'abord, un premier gradient comportemental met en avant des différences de niveau d'activité général entre les individus, opposant des individus mobiles, explorateurs, actifs et caractérisés par une température corporelle plus élevée à la capture, à des individus globalement moins actifs. Un second gradient comportemental met quant à lui en avant des différences dans la capacité des individus à explorer et dans leur réaction à la capture, tous deux assimilés à leur réaction face à des situations nouvelles, et donc interprété comme en lien direct avec le degré de néophobie des individus. Les individus ayant un degré d'activité générale plus élevé (activité, mobilité, température corporelle à la capture...) et/ou des comportements néophiles (exploration, réaction à la capture montrant moins de stress) s'avèrent avoir une probabilité de disperser plus forte que les individus les moins actifs et/ou néophobes. Ainsi, en fonction de leur profil comportemental, certains individus semblent plus enclins à s'engager dans un mouvement de dispersion natale, indiquant l'existence d'un syndrome comportemental de dispersion et ouvrant vers la possibilité d'une dispersion dépendante de la personnalité chez le Chevreuil.

V.1.2. Manuscrit 3

The link between behavioural profiles and dispersal outcomes reveals a dispersal syndrome in a large herbivore

Lucie Debeffe* ¹, Nicolas Morellet ¹, N. Bonnot ¹, Bruno Cargnelutti ¹, Bruno Lourtet ¹,
Hélène Verheyden-Tixier ¹, Jean Clobert ², Richard Bon ^{3,4} and A.J.Mark Hewison ¹

¹ INRA, UR35 Comportement et Ecologie de la Faune Sauvage, Institut National de la
Recherche Agronomique, B.P. 52627, 31326 Castanet-Tolosan, France

² Station d'Ecologie Expérimentale du CNRS à Moulis USR 2936, 09200 Saint-Girons,
France

³ CNRS, Centre de Recherches sur la Cognition Animale, 118 route de Narbonne, 31062
Toulouse Cedex 9, France.

⁴ Université de Toulouse, Centre de Recherches sur la Cognition Animale, 118 route de
Narbonne, 31062 Toulouse Cedex 9, France.

Manuscrit en préparation,

soumission prévue aux Proceedings of the royal society B

Summary

Natal dispersal is one of the most important processes in population dynamics. The choice an individual makes between dispersal and philopatry is thus crucial, but little is known about the mechanisms involved in the decision to leave the natal area or whether there is a link between this decision and the behavioural profiles of dispersing and philopatric individuals. We explored whether 4 behavioural traits (exploration, mobility, activity and reaction to a stressor) measured prior to dispersal were linked to the subsequent decision to disperse in 64 juvenile roe deer *Capreolus capreolus*. A principal component analysis identified several behavioural profiles. First, individuals characterised by low score in the first gradient, interpreted as a gradient of energetic expenditure, were distinguishable from less mobile, less active, and less stressed individuals. Second, individuals characterised by low score in the second gradient, interpreted as a gradient of neophobia, were distinguishable from individuals that explored more and were less stressed during capture. Some juveniles were more predisposed to disperse than others depending on their behavioural profiles indicating the existence of a dispersal syndrome in this species. That is, future dispersers were less neophobic and/or had higher energetic expenditure than future philopatric individuals.

Key-words: dispersal syndrome; exploration; natal dispersal; roe deer; stress

Introduction

Natal dispersal, defined as the net movement between the natal area and the site of first breeding (Howard 1960), is a fundamental life history trait and a complex phenomenon affected by multiple factors (Clobert *et al.* 2001; Bowler & Benton 2005; Clobert *et al.* 2009). Natal dispersal has important consequences for gene flow, spatially structured population dynamics and invasion capability (Clobert *et al.* 2001; Bowler *et al.* 2005; Clobert *et al.* 2009). Understanding the ultimate and proximate factors that affect dispersal outcomes is thus of primary interest. In most populations, not all individuals disperse, and dispersing individuals are generally not a random subset of the population (Bowler *et al.* 2005; Ronce 2007). Indeed, the decision an individual makes to stay in or leave the natal area may be condition dependent (Bowler *et al.* 2005), potentially linking dispersal outcomes with context (like habitat quality or heterogeneity) or condition factors. In the latter case, individual variation in dispersal ability may be due to differences in morphology, physiology or behaviour (*i.e.* phenotypic-dependent dispersal) (Clobert *et al.* 2009). For example, dispersers have been found to have higher corticosterone levels on screech-owls *Otus asio* (Belthoff & Dufty 1998), or heavy individuals were found to disperse more than smaller ones (Ims & Hjermann 2001; Bowler *et al.* 2005), as reported in ground squirrels *Spermophilus beldingi* (Holekamp & Sherman 1989) and eagle owls *Bubo bubo* (Delgado *et al.* 2010). When a suite of characters is correlated with dispersal behaviour in a given population or species this constitutes a dispersal syndrome (Clobert *et al.* 2009), as was observed in a bank vole *Clethrionomys glareolus* population (Ebenhard 1987). Although the choice an individual makes between dispersal and philopatry is crucial, little is known about the causes of individual variation in dispersal propensity (Quinn *et al.* 2011) in mammals. In this paper, we explored the link between behavioural traits measured prior to dispersal and the subsequent decision to disperse in a large herbivore.

Interest in the study of behavioural differences among individuals has become particularly acute over recent years (Bell 2007; Sih *et al.* 2012). Indeed, the existence of different temperaments, personalities, or behavioural syndromes has thus been investigated in a large variety of taxa (Bell 2007). Using terms such as personalities or behavioural syndromes implies that behavioural traits are consistent over time and/or situations (Sih, Bell & Johnson 2004). Following Réale *et al.* (Réale *et al.* 2007), variation in behaviour among

individuals can be assessed across five personality traits: boldness, exploration, activity, aggressiveness and sociability. Shyness-boldness refers to an individual's reaction to any risky situation and includes reaction to predators or humans; exploration-avoidance describes reaction to a new situation; aggressiveness describes agonistic reaction towards conspecifics; sociability describes the avoidance or otherwise of conspecifics (Réale *et al.* 2007). Personalities can have a profound impact on life history traits (Biro & Stamps 2008; Sih *et al.* 2012) and several studies have demonstrated a link between personality types and fitness (Réale *et al.* 2000; Cote, Dreiss & Clobert 2008). For example, bold bighorn sheep ewes *Ovis canadensis* reproduce earlier and have higher weaning success than shy ones (Réale *et al.* 2000), while in the common lizard *Lacerta vivipara* socially tolerant individuals grow faster and reproduce better (Cote *et al.* 2008).

Dispersal behaviour may also be associated with traits such as boldness, exploration, activity, aggression and sociability, potentially providing insights regarding the mechanisms underlying the decision to leave the natal area. For instance, boldness was positively linked to dispersal distance in the Trinidad killifish *Rivulus hartii* (Fraser *et al.* 2001), while dispersing great tits *Parus major* were faster explorers (Dingemanse *et al.* 2003). Similarly, a bank vole population with high colonization ability had higher general levels of activity (Ebenhard 1987). Finally, social personalities were related to the dispersal decision in lizard (Aragon, Meylan & Clobert 2006; Cote & Clobert 2007) and in great tits (Nicolaus *et al.* 2012), while highly aggressive males were more common on the invasion front in bluebirds *Sialia* (Duckworth & Badyaev 2007). Although personality-dependent dispersal has been demonstrated in only a few species to date, it is likely to be a widespread phenomenon with important ecological consequences (Cote *et al.* 2010b). Indeed, theoretical studies have identified individual behavioural differences as a potentially important predictor of dispersal propensity in a variety of taxa (Clobert *et al.* 2009; Cote *et al.* 2010a). However, we still lack empirical studies that have tested for personality dependent dispersal across different taxa (but see (Fraser *et al.* 2001; Cote *et al.* 2010b; Chapman *et al.* 2011; Cote *et al.* 2011) on fish (Dingemanse *et al.* 2003; Quinn *et al.* 2011) on birds (Ims 1990) on small mammals, and (Aragon *et al.* 2006; Cote *et al.* 2007; Cote *et al.* 2008; Meylan *et al.* 2009) on reptiles). Indeed, to our knowledge there has been no empirical study of the behavioural differences between dispersing and philopatric individuals in large mammals.

Here, we look for the existence of behavioural profiles (*i.e.* the correlation between several behavioural traits) in roe deer *Capreolus capreolus* and examine whether these behavioural profiles are correlated with natal dispersal behaviour. Roe deer are medium-sized, slightly dimorphic and weakly polygynous mammalian herbivores that are widely spread across Europe (Andersen, Duncan & Linnell 1998). In roe deer natal dispersal is not sex-biased (Coulon *et al.* 2006; Gaillard *et al.* 2008; Debeffe *et al.* 2012), and we recently found that heavier individuals dispersed with a higher probability, earlier and further than lighter individuals, and that forest animals dispersed less than those living in more heterogeneous habitats (Debeffe *et al.* 2012). Here, we explored the link between dispersal propensity with four behavioural traits, exploration behaviour, mobility, activity and stress in the same roe deer population. These four behavioural traits belong to three of the five personality traits describe above (Réale *et al.* 2000) (*e.g.* exploration, activity and boldness). More generally, we tested the hypothesis that certain individuals are predisposed to disperse, so that individuals that subsequently disperse can be distinguished from philopatric individuals based on behavioural differences measured prior to the dispersal period. In particular, we predicted that dispersers would engage in more exploratory behaviour, would be more active and would be less stressed than philopatric individuals, providing support for the existence of a dispersal syndrome in this species.

Materials and Methods

Study area

The study was conducted in a hilly (260-380 m asl) and heterogeneous agricultural landscape in South-West France (N 43°13', E 0°52') covering around 10 000 ha. The area is a mixed landscape of open fields and small woodland patches (average size of 3 ha) dominated by oak *Quercus spp.*, with 23.7% woodland, 36.1% meadows, 32.1% cultivated fields, and 4.3% hedgerows. We identified three sectors of contrasting landscape structure based on woodland extent (Morellet *et al.* 2011). The first sector included two forest blocks, the second and third sectors were composed of a more open landscape of fragmented woodland, with the third sector composed of a higher percentage of open habitat features (Morellet *et al.* 2011). Deer density was estimated using radio-tracking and direct observation (Hewison *et al.* 2007)

to average 9.3 deer/100 ha (+/- 1.32, min = 6.6, max = 10.9) in the fragmented landscape (unpubl. data).

Capture, handling and monitoring

Roe deer were caught from 2002 to 2011 during winter (from 16th November to 27th March) using drive netting. For each captured animal, we recorded its body mass to the nearest 0.1 kg, its sex, and we attributed an age class before fitting it with a collar and releasing it on site. Juveniles (less than one year-old) are distinguishable from older deer by the presence of a tri-cuspid third pre-molar milk tooth (Ratcliffe & Mayle 1992). Since 2009, for each individual caught behavioural data were also recorded. During the 9 winters of sampling, 102 juveniles were captured and equipped with a Lotek 3300 GPS or a Lotek Small WildCell GSM collar. Collars were programmed to obtain a fix of the roe deer's location every 4 hours in 2002-2004 (first two winters) or every 6 hours (following winters) over approximately eleven months. Since 2005, and for Lotek 3300 GPS collars only, around 12 intensive monitoring periods with 1 location every 10 minutes during 24 hours for each individual were also available across the year. We performed differential correction to improve fix accuracy (Adrados *et al.* 2003). GPS collars also provided information on activity-inactivity through the two head-neck position sensors (Gottardi *et al.* 2010). GPS data were recovered for 91 juveniles. Capture and handling induce transient modification of roe deer behaviour; hence, the location data for the first week after release were excluded from the analysis (Morellet *et al.* 2009).

Juvenile roe deer disperse in spring (Andersen *et al.* 2000) and the timing of dispersal is highly synchronised (Wahlstrom & Liberg 1995; Linnell, Wahlstrom & Gaillard 1998; Van Moorter *et al.* 2008), so that their dispersal status can be accurately determined by the end of May. Therefore, of the 91 juveniles captured and for which data were recovered, only those individuals monitored from their capture in winter to at least the end of May were considered for the following analyses ($n = 76$). In addition, only juveniles with less than 48% of GPS location data missing were retained for the subsequent analyses ($n = 65$); body mass at capture was not recorded for one individual. Of the remaining 65 individuals, behavioural measurements were available for 29 and intensive monitoring sessions for 47.

Defining philopatry versus natal dispersal

Natal dispersal was defined as permanent emigration from the natal range (pre-dispersal home range) to a distinct adult range (post-dispersal home range), such that pre-

dispersal locations did not overlap post-dispersal locations (Kenward *et al.* 2002). As described in Debeffe *et al.* (Debeffe *et al.* 2012), we used the range stability index proposed by Roshier & Reid (Roshier & Reid 2003) to discriminate dispersers from philopatric animals. Dispersal date of departure was defined as the last date a deer was located inside its natal range without ever returning.

Five of the 65 individuals exhibited a dispersal-type movement (travelling an average of 17.66 ± 10.03 km), but then returned sometime later during summer (average 11.46 ± 11.88 weeks) to their natal range. Although these five pseudo-dispersing individuals likely reproduced for the first time within their natal home range, for the subsequent analyses they were considered as dispersers as they left their juvenile area during the natal dispersal period and for a substantial duration. Thus the behavioural factors which provoked this movement could be assumed to be the same as or similar to those for true dispersal movements, even though this attempted dispersal was subsequently aborted.

Measure of behavioural traits

Reaction to a stressor

Since 2009, the rectal temperature was measured twice during capture, at the beginning and the end of the handling event (using a Digitemp Color thermometer to the nearest 0.1°C). Each individual was also assigned a behavioural score based on the occurrence or intensity (present 1, absent 0) of eight different behaviours during handling and release: these were, i/ level of struggle in the net, ii/ level of struggle and iii/ degree of panting on the table during marking, iv/ its flight speed at release (moderate or high), v/ its flight movement type (trotting or running) after release, and whether it vi/ fell, vii/ staggered or viii/ attempted to remove its collar at release. The behavioural score was calculated as the mean of these 8 scores and thus ranged from zero to one. Behavioural data were available for 47 individuals for whom dispersal fates were known; for 28 of these individuals, GPS data were also available. The behavioural score and body temperature at capture translated the reaction of the deer to a highly stressful event and so were interpreted as an index of stress (Carere & van Oers 2004) with higher behavioural scores and body temperature corresponding to a priori more stressed individuals.

Exploratory movements

Extra-range movements are defined as short-term trips made outside of the individual normal home range. To detect these extra-range movements, here after called explorations, we

calculated the 95% fixed kernel home range with an ad hoc method for the smoothing parameter based on GPS locations during the pre-dispersal period. To define this pre-dispersal period, we considered GPS locations one week after the capture event (considering only locations after the 1st of January to homogenize the period among individuals), and before dispersal initiation for dispersing individuals or before a threshold date randomly chosen from the distribution of dispersal initiation dates for philopatric individuals. An exploration was defined as at least two successive locations outside of this home range. The number of explorations and the total distance travelled during exploration were determined for each individual. The total distance travelled during exploration was correlated to the maximum distance to the barycentre of the home range (linear regression: $n = 34$, $r^2 = 0.30$, $df = 32$, $F = 79.95$, $p < 0.001$), thus translating also some disaffection to the home range during exploration.

Mobility prior to dispersal

We estimated mobility prior to dispersal at two scales, i/ at the home range scale (using the base-level monitoring of 1 GPS location every 4 or 6 hours during 60 days prior to dispersal initiation, or the threshold date for philopatric individuals) and ii/ at the movement scale (using the intensive monitoring sessions with 1 location every 10 minutes over 24 hours). At the movement scale, data for the analysis of mobility was available only for 47 of the 65 GPS monitored individuals as this schedule was available only with the Lotek 3300 GPS collars since 2005. Three features of the trajectory were estimated at this scale: i/ the mean distance between two successive locations (“mdist”), ii/ the mean net square displacement between each location and the barycentre of all the locations (“mNSD_G”), and iii/ the sum of the absolute values of the mean turning angle between two successive segments and its standard error which provided an index of path tortuosity, with low values corresponding to individuals who followed a more linear path. At the home range scale, only 2 of these features were used, as path tortuosity is not meaningful with inter-fix intervals of 4 or 6 hours. Furthermore, at this scale “mdist” and “mNSD_G” were strongly dependent on winter home range size. Hence, for this scale, these two features were standardised by taking the residuals of the linear regression between the feature and the 90% fixed kernel home range estimated between January 1st and March 31th and following Börger *et al.* (Borger *et al.* 2006) recommendations.

Variation in activity levels

To estimate variation in activity level among individuals we used between the 1st and 28th March (prior to the first dispersal event recorded in our data) the activity sensor data available from the GPS collars. These sensors provide the sum of the number of horizontal (X) and vertical (Y) neck movements every 5 minutes. Using the same GPS 3300S collars, Gottardi *et al.* (Gottardi *et al.* 2010) detected high among-individuals variability of these data potentially due to variable tightening of the collar around the neck of the animal, so that mean activity cannot be compared directly among individuals. To control for these among-individual variations that are likely not related to actual differences in animal activity, we centred the values of each sensor for each individual separately (by removing the mean of the individual). Then, variation in activity levels among individuals was estimated using the standard deviation of the two variables. High values indicated individuals with high variation in the levels of activity, *i.e.* individuals with more contrasting phases of behaviour.

Statistical analysis

To assess how variation in the different behavioural traits (exploration, mobility, reaction to a stressor and activity) was structured and to investigate behavioural profiles, we performed a principal component analysis (PCA) on the 27 individuals for which GPS, activity and behavioural data were all available. This allowed us to position individuals along several behavioural gradients describing co-variation in these traits (the principal component axes) in relation to the component scores for each individual and thus to obtain their behavioural profile. The behavioural traits included in this analysis were exploration (number of explorations and cumulative distance travelled), mobility (“mdist” and “mNSD_G”, corrected for home range size, at the home range scale; note, for this analysis, mobility at the movement scale could not be included due to missing values for 14 individuals), reaction to a stressful event (behavioural score and body temperature at capture) and activity (variance in activity sensors readings). The relationships of the derived principal components with body mass, sex and landscape sector were explored through linear regression or analysis of variance.

The relationship between the behavioural profiles of individuals, derived from the component scores for each individual in the PCA, and their dispersal status was analysed using a model selection procedure. The positive relationship between body mass and dispersal propensity (Debeffe *et al.* 2012) was controlled for by adding this factor as a fixed effect, and the between sector variability in dispersal propensity was controlled for by including sector as

a random variable. Five candidate mixed generalized linear models for dispersal propensity (dispersal as a binomial variable) were thus compared. We retained the model with the lowest AICc value (*i.e.* AIC corrected for small sample size), reflecting the best compromise between precision and model complexity (Burnham & Anderson 1998). We also interpreted models differing by less than 2 AIC units. We also calculated AICc weights as a measure of the likelihood that a given model was the best among the set of fitted models.

Because the above analysis was restricted to a sub-sample of the total data set (*i.e.* individuals for which data were available for each behavioural trait), we further investigated the effect of the four behavioural traits (comprising 11 different measures) on dispersal propensity separately. We performed logistic regression to estimate the contribution of each variable to the basic model while controlling for the effect of body mass and landscape sector, as above. All statistical analyses were performed with R software version 2.12.1 (R 2007).

Results

Of the 76 juveniles for which dispersal fate was known, 46 were philopatric and 25 individuals dispersed out of which 5 returned later during summer (*i.e.* pseudo-dispersal events) to their natal area. The overall population dispersal rate was therefore estimated at 0.37 ($n = 71$, excluding the pseudo-dispersing individuals).

Inter-correlation of behavioural traits

A clear break appeared after the first two eigenvalues on the scree plot, we thus retained the first two axes of the PCA for interpretation and further analysis (Devillers, Thioulouse & Karcher 1993). These two first axes of the PCA explained 52.6% of the overall variability and were not inter-related by construction. Thus, the PCA identified two major behavioural gradients along which we could classify individuals in relation to their individual score for each component. The four behavioural traits (exploration, mobility, activity and stress) all contributed to define these two gradients. The first axis of the PCA (PC1) was mainly described by co-variation between the two measures of mobility at the home range scale, the number of explorations, the variation in level of activity and body temperature, opposing mobile, exploratory, variably active and more stressed individuals with less mobile, less exploratory, less variably active and less stressed animals (Table 1). The second axis of

the PCA (PC2) was mainly described by the co-variation between the behavioural score during capture and the total distance travelled during exploration (Table 1). This second axis opposed more exploratory and less stressed individuals with less exploratory, and more stressed individuals (Table 1). There was a significant negative relationship between the individual scores of PC1 derived from the first principal component with body mass (linear regression: $n = 26$, $r^2 = 0.47$, $F = 21.55$, $df = 24$, $p < 0.001$) and with landscape sector (ANOVA: $F = 8.23$, $df = 23$, $p < 0.001$), while the difference in scores between the sexes was marginally non-significant (ANOVA: $F = 3.68$, $df = 24$, $p = 0.067$). That is, value of PC1 decreased with individual body mass (slope \pm SE: -0.66 ± 0.14), and landscape openness (mean \pm SE PC1 score in the closed sector = 1.58 ± 0.27 versus -1.02 ± 0.24 in the more open sector). In addition, males tended to have lower values of PC1 than females (mean \pm SE PC1 score for females = 0.33 ± 1.44 versus -0.93 ± 1.77 for males). Individual scores of PC2 derived from the second principal component were not significantly related to body mass (linear regression: $n = 26$, $r^2 = 0.011$, $F = 0.28$, $df = 24$, $p = 0.60$), sex (ANOVA: $F = 2.81$, $df = 24$, $p = 0.11$) or landscape sector (ANOVA: $F = 0.17$, $df = 23$, $p = 0.84$).

Table 1. Scores of each variable in the Principal Component Analysis performed on behavioural traits for the two selected axes (PC1 and PC2). Factor loadings with an absolute correlation greater than 0.3 are show in bold, $n = 27$.

behavioural trait	behavioural measure	PC1	PC2
exploration	number of explorations	-0.63	0.43
	total distance travelled during exploration	-0.59	0.73
reaction to a stressor	body temperature at capture	-0.50	-0.25
	behavioural score at capture	-0.22	-0.67
activity	variability on horizontal activity sensor	-0.53	0.32
	variability on vertical activity sensor	-0.39	-0.24
mobility at home range scale	mean distance between 2 locations	-0.66	-0.48
	mean distance to the barycentre	-0.78	-0.23
eigenvalue		2.56	1.70
% variance explained		32.04	21.21

Link between dispersal and behavioural traits

The behavioural gradients described by both of the two principal component axes were linked to subsequent dispersal status, regardless of body mass and landscape sector (Fig 1.). Hence, the best model included the fixed effects of both behavioural gradients ($\Delta AICc$ to best model = 0) (Table 2). That is, philopatric individuals had high scores on PC1 and low scores on PC2. In a complementary way, individuals which dispersed had low scores on PC1, and

high scores on PC2. The exclusion of the single (among 27) individuals performing a pseudo-dispersal event from the analysis did not change the results.

When analysing each behavioural measure independently, the models including exploration, activity and mobility at the movement scale improved data fit compared to the basic model (*i.e.* including only body mass as a fixed effect and sector as a random effect) for predicting dispersal status (Table 3). These three behavioural traits were thus related to dispersal status such that dispersal propensity was greater for individuals that performed exploration, travelled more distance during exploration, had higher variation on vertical activity sensor, had higher mobility at the movement scale or had lower behavioural score at capture (Table 3).

Table 2. Performance of the logistic regression explaining dispersal status (disperse/philopatric) for juvenile roe deer ($n = 26$) in relation to behavioural gradients interpreted as overall energy expenditure (“energy”) and the degree of neophobia (“neophobia”) using the Akaike’s Information Criterion corrected for small sample size (AICc). The basic model (BM + Sector) contained the individual scores of body mass and controls for difference between sectors by including this factor as a random effect. The selected model is given in bold. k refers to the number of model parameters.

	k	AICc	Δ AICc	AICcWt
energy + neophobia + BM + (1 sector)	5	28.22	0	0.78
neophobia + BM + (1 sector)	4	30.97	2.75	0.2
BM + (1 sector)	3	36.47	8.26	0.01
energy + BM + (1 sector)	4	37.58	9.36	0.01

Table 3. Effects of the different behavioural traits on dispersal propensity with its estimate \pm SE. The basic model included the fixed effect of body mass and the random effect of landscape sector to control for the known relationships between dispersal propensity and these two variables. Δ AICcBasic refers to the difference in AICc between the model with and without the behavioural measure; a negative value of Δ AICcBasic means that the model including the behavioural measure explains dispersal propensity better; n refers to the number of individuals used, k to the number of model parameters.

behavioural	trait and measure	n	k	Δ AICcBasic	AICcWt	estimate \pm SE
exploration	number of explorations	64	4	-7.91	0.98	0.97 \pm 0.36
	total distance travelled during exploration	64	4	-6.38	0.96	0.00022 \pm 0.000094
reaction to a stressor	body temperature	45	4	2.02	0.27	-0.38 \pm 0.61
	behavioural score	45	4	-1.62	0.69	-3.71 \pm 2.04
activity	variability on horizontal axis of activity	60	4	1.77	0.29	-3.60 \pm 4.85
	variability on vertical axis of activity	60	4	-4.31	0.9	25.98 \pm 10.70
mobility_HR	mean distance between 2 locations	64	4	0.42	0.45	0.0069 \pm 0.0052
	mean distance to the barycentre	64	4	1.97	0.27	-0.44 \pm 0.56
mobility_mvt	mean distance between 2 locations	47	4	1.84	0.28	0.029 \pm 0.038
	mean distance to the barycentre	47	4	-2.05	0.74	0.92 \pm 0.41
	index of path tortuosity	47	4	-1.78	0.71	-5.05 \pm 2.69

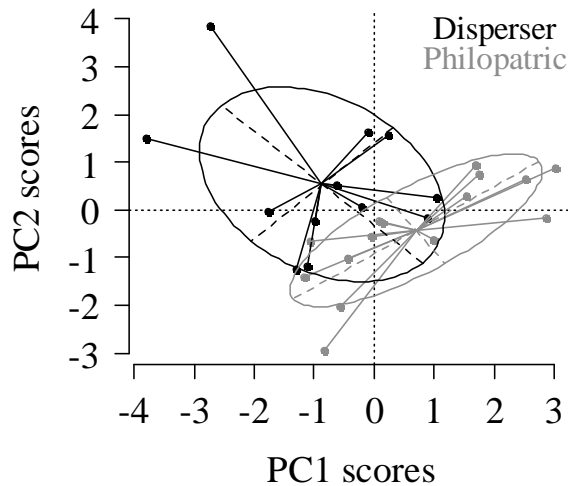


Figure 1. Visual representation of the 29 individuals according to the two axis of the PCA (PC1 and PC2 scores). Future disperser individuals are in black and future philopatric individuals are in grey.

Discussion

Our work constitutes, to our knowledge, the first evidence of a dispersal syndrome in a large herbivore, with some individuals more predisposed to disperse than others linked to gradients in certain components of pre-dispersal behaviour. Furthermore, these relationships conformed to our expectations, as dispersal propensity was greater for more exploratory, more active, more mobile and less stressed individuals, as found in some other species. Since dispersal propensity was linked to two independent behavioural gradients, our results suggest that dispersal outcomes are the product of the interaction between several behavioural profiles. Our study thus highlights the complexity of dispersal mechanisms, with several conditions or cues operating simultaneously to determine the dispersal decisions of individuals in this species.

The analysis using PCA allowed us to integrate information on 9 measures belonging to 4 behavioural traits and so revealed behavioural profiles which could then be linked to dispersal propensity. The first axis of the PCA segregated individuals with regard to their mobility, exploration propensity, variation in activity level and body temperature all these behavioural elements were related to overall energy balance. Unless we had no direct measure of energetic expenditure; this gradient seemed to describe among-individual variation in the overall level of apparent energetic expenditure, with negative component scores indicating individuals with high energetic expenditure behaviours devoted to exploration... Indeed, active individuals exhibit a higher basic metabolic rate (Mueller & Diamond 2001; Biro *et al.* 2008); as well as more exploratory individuals (von Merten & Siemers 2012). Body

temperature at capture reflects the combination of two physiological components: in a non stressed situation body temperature is a proxy of individual metabolic rate (Biro *et al.* 2008), while in a situation of stress body temperature rises and indicates ‘stressed-induced hyperthermia (SIH)’ (Bakken *et al.* 1999; Korhonen *et al.* 2000). Here, we interpret body temperature at capture to reflect the effects of among-individual-differences in basic metabolic rate modulated by the stress response. Thus, this first principal component axis seemed to describe variation in the overall level of energetic expenditure among individuals at capture. This interpretation is supported by the fact that this behavioural gradient was strongly related to individual body mass, as a positive correlation between metabolic rate and body mass has been observed in several other species (in fishes: Cote *et al.* (2011); in birds: David *et al.* (2011)). We found that dispersal propensity was related to the individual’s score along this behavioural gradient of overall energetic expenditure, indicating that the decision to disperse is linked to the physiological status in this species. This is coherent with the earlier observation of a strong link between dispersal propensity and body mass in the same study population (Debeffe *et al.* 2012). Dispersal is supposed to be costly (Bonte *et al.* 2012), and individuals with high overall energetic expenditure could probably better afford these potential costs than the individuals with low. Hence, the link between dispersal propensity and body mass, landscape openness and overall energetic expenditure could be related to dispersal costs.

The second axis of the PCA segregated individuals that avoided new situations (low exploration distances) and reacted strongly to a stressful and novel situation (the capture event) from individuals that explored more widely and were less stressed at capture. This gradient thus seemed to describe a gradient of neophobia such that high component scores characterised individuals that have an a priori fear of novelty, exhibiting no exploratory behaviour and reacting strongly during the capture event. Neophobia is commonly defined as an aversion to the unfamiliar (Greenberg 2003) and individuals that avoid novel situations and are stressed when confronted with a novel event can thus be described as neophobic. Inter-individual variation in the degree of neophobia has been found in a variety of bird species ((Herborn *et al.* 2010) in blue tits; (Gabriel & Black 2010) in steller’s jay). Neophobia may be driven by selection pressure for predator avoidance and/or risk avoidance (Greenberg *et al.* 2001). Thus, we suggest that this second axis translates a behavioural gradient of neophobia. Variation in the response of individuals to capture (body temperature and breath rate) were found to be reliable indicators of acute stress in great tits and were also related to the shy-bold continuum (Carere *et al.* 2004). As boldness refers to the propensity of an

individual to take risks (Wilson *et al.* 1993), our neophobia score could thus also be interpreted as a proxy of boldness. In this case, as we found that dispersal propensity was higher among individuals with a low score for neophobia, this suggests that dispersal is more common among bold individuals in roe deer.

Low scores on PC1, *i.e.* behaviour involving higher energetic expenditure, and high scores on PC2, *i.e.* less neophobic behaviour, characterized dispersing individuals while high scores on PC1, corresponding to behaviour that involves lower energetic expenditure, and low scores on PC2, corresponding to more neophobic behaviour, characterized philopatric individuals. Neophobia score seemed to be more meaningful to dispersal than the energetic expenditure score. Dispersal status was thus linked to several behavioural profiles, with more neophobic and/or individuals with higher energetic expenditure more prone to disperse.

There was evidence for a link between dispersal propensity and each of the major categories of behavioural traits that we quantified exploration, activity, mobility and stress (Table 2). Of these, exploration behavior was the best predictor of the dispersal outcome. These univariate analyses thus gave support to the link between the behavioural profiles, based on the PCA drawn with 27 individuals, and dispersal status.

Our study provides the first strong support for a relationship between behavioural traits such as exploration, activity and stress with dispersal propensity in a large herbivore. These results are coherent with the observation that future dispersers were faster explorers than locally born birds in great tits *Parus major* (Dingemanse *et al.* 2003); similarly, exploration distance and orientation predicts dispersal features in red squirrel *Tamiasciurus hudsonicus* (Haughland & Larsen 2004). Concerning activity, our results were consistent with the higher general level of activity reported in a high colonization ability population of bank vole *Clethrionomys glareolus* (Ebenhard 1987). The bold-shy continuum is a well studied component of animal personality and boldness has been linked to animal movements in several studies: for example, boldness was positively linked to migratory propensity in roach *Rutilus rutilus* (Chapman *et al.* 2011), to intermittent locomotion in juvenile bluegill sunfish *Lepomis macrochirus*, with bolder individuals moving more time and faster (Wilson & Godin 2010), and to exploratory behaviour in male great tits (Verbeek, Drent & Wiepkema 1994). However, examples of a link between boldness and dispersal propensity remain rare (but see (Fraser *et al.* 2001) for a relationship with dispersal distance in the Trinidad killifish *Rivulus hartii*). The relationship we found between our proxy of boldness and dispersal propensity in roe deer provides support for the generality of such patterns.

As stated by Bell (2007): “a study on behavioural syndromes (or personalities) must meet two conditions. First, there must be behavioural variation and second, individuals need to be measured more than once”. Here, no repeated measures of the behavioural traits were available, but contrary to experimental assay in laboratory, exploration, mobility and activity were estimated in the field over a long period of time (more than several weeks) using GPS data; and across this period of time, individuals might face different situations (Gabriel *et al.* 2010). Thereby, in our study case, we can not conclude to the existence of different personalities but nevertheless a potential for personality dependent dispersal existed in roe deer. Nevertheless, the relationship between personality and dispersal could be more complex and dependent of the state of individuals (Quinn *et al.* 2011), and thus the behavioural traits involved in dispersal may not consistent across early life stages (Hoset *et al.* 2010). In contrast several studies reported that disperser behavioural differences are consistent over a long time period (Aragon *et al.* 2006; Cote *et al.* 2010a; Quinn *et al.* 2011), and this suggests that the dispersal behavioural syndrome is not simply a short-term change in behaviour at least for some species and thus could involve personality dependent dispersal (Cote *et al.* 2010a).

In the present study, we detected several associations of behavioural traits with dispersal propensity, suggesting the existence of one or more dispersal syndromes in a large mammal, such that individuals with high overall energetic expenditure behaviours and/or low levels of neophobia were more likely to disperse. This result highlights the complexity of the mechanism involved in determining the natal dispersal decision. Similar multiple dispersal syndromes have been identified in the common lizard, with different behavioural types associated with dispersal depending on the social context (Cote *et al.* 2007). That is, different ecological and social contexts can also drive dispersal decision and thus explain the different behavioural profiles associated with dispersal (Cote *et al.* 2010a).

Dispersal behavioural syndrome seems to be widely spread across animal species, and in the context of invasive species a better understanding of the link between both behavioural type and context on dispersal behaviour can be important for understanding behavioural type founder effects that potentially have critical effects on invasion dynamics (Sih *et al.* 2012). Furthermore, personality-dependent dispersal can have major consequences on the dynamic of spatially structured population (Cote *et al.* 2010a).

We would like to thank the local hunting associations, the Fédération Départementale des Chasseurs de la Haute Garonne, as well as numerous co-workers and volunteers for their assistance and, in particular, J.M. Angibault, J. Merlet, D. Picot, J.L. Rames, J. Joachim and N. Cebe.

References

- Adrados, C., Verheyden-Tixier, H., Cargnelutti, B., Pepin, 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, J.D.C. (1998) *The European roe deer: the biology of success* Scandinavian University Press, Oslo.
- Andersen, R., Gaillard, J.M., Linnell, J.D.C. & Duncan, P. (2000) Factors affecting maternal care in an income breeder, the European roe deer. *Journal of Animal Ecology*, **69**, 672-682.
- Aragon, P., Meylan, S. & Clobert, J. (2006) Dispersal status-dependent response to the social environment in the Common Lizard, *Lacerta vivipara*. *Functional Ecology*, **20**, 900-907.
- Bakken, M., Moe, R.O., Smith, A.J. & Selle, G.M.E. (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.
- Bell, A.M. (2007) Future directions in behavioural syndromes research. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **274**, 755-761.
- Belthoff, J.R. & Dufty, A.M. (1998) Corticosterone, body condition and locomotor activity: a model for dispersal in screech-owls. *Animal Behaviour*, **55**, 405-415.
- Biro, P.A. & Stamps, J.A. (2008) Are animal personality traits linked to life-history productivity? *Trends in Ecology & Evolution*, **23**, 361-368.
- Bonte, D., Van Dyck, H., Bullock, J.M., Coulon, A., Delgado, M., Gibbs, M., Lehouck, V., Matthysen, E., Mustin, K., Saastamoinen, M., Schtickzelle, N., Stevens, V.M., Vandewoestijne, S., Baguette, M., Barton, K., Benton, T.G., Chaput-Bardy, A., Clobert, J.,

- Dytham, C., Hovestadt, T., Meier, C.M., Palmer, S.C.F., Turlure, C. & Travis, J.M.J. (2012) Costs of dispersal. *Biological Reviews*, **87**, 290-312.
- Borger, L., Franconi, N., De Michele, G., Gantz, A., Meschi, F., Manica, A., Lovari, S. & Coulson, T. (2006) Effects of sampling regime on the mean and variance of home range size estimates. *Journal of Animal Ecology*, **75**, 1393-1405.
- Bowler, D.E. & Benton, T.G. (2005) Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biological Reviews*, **80**, 205-225.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (1998) *Model Selection and Inference*, 2nd edn. Springer-Verlag, New York.
- Carere, C. & van Oers, K. (2004) Shy and bold great tits (*Parus major*): body temperature and breath rate in response to handling stress. *Physiology & Behavior*, **82**, 905-912.
- Chapman, B.B., Hulthen, K., Blomqvist, D.R., Hansson, L.A., Nilsson, J.A., Brodersen, J., Nilsson, P.A., Skov, C. & Bronmark, C. (2011) To boldly go: individual differences in boldness influence migratory tendency. *Ecology Letters*, **14**, 871-876.
- Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A.A. & Nichols, J.D. (2001) *Dispersal* Oxford university press, New York.
- Clobert, J., Le Galliard, J.F., Cote, J., Meylan, S. & Massot, M. (2009) Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations. *Ecology Letters*, **12**, 197-209.
- Cote, J. & Clobert, J. (2007) Social personalities influence natal dispersal in a lizard. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **274**, 383-390.
- Cote, J., Clobert, J., Brodin, T., Fogarty, S. & Sih, A. (2010a) Personality-dependent dispersal: characterization, ontogeny and consequences for spatially structured populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, **365**, 4065-4076.
- Cote, J., Dreiss, A. & Clobert, J. (2008) Social personality trait and fitness. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **275**, 2851-2858.

- Cote, J., Fogarty, S., Brodin, T., Weinersmith, K. & Sih, A. (2011) Personality-dependent dispersal in the invasive mosquitofish: group composition matters. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **278**, 1670-1678.
- Cote, J., Fogarty, S., Weinersmith, K., Brodin, T. & Sih, A. (2010b) Personality traits and dispersal tendency in the invasive mosquitofish (*Gambusia affinis*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **278**, 1670 -1678.
- Coulon, A., Guillot, G., Cosson, J.F., Angibault, J.M.A., Aulagnier, S., Cargnelutti, B., Galan, M. & Hewison, A.J.M. (2006) Genetic structure is influenced by landscape features: empirical evidence from a roe deer population. *Molecular Ecology*, **15**, 1669-1679.
- David, M., Auclair, Y., Dechaume-Moncharmont, F.X. & Cezilly, F. (2011) Handling stress does not reflect personality in female zebra finches (*Taeniopygia guttata*). *Journal of Comparative Psychology*, **126**, 10-14.
- Debeffe, L., Morellet, N., Cargnelutti, B., Lourtet, B., Bon, R., Gaillard, J.-M. & Mark Hewison, A.J. (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**, 1327-1337.
- Delgado, M.D., Penteriani, V., Revilla, E. & Nams, V.O. (2010) The effect of phenotypic traits and external cues on natal dispersal movements. *Journal of Animal Ecology*, **79**, 620-632.
- Devillers, J., Thioulouse, J. & Karcher, W. (1993) Chemometrical evaluation of multispecies multichemical data by means of graphical techniques combined with multivariate analyses. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, **26**, 333-345.
- Dingemanse, N.J., Both, C., van Noordwijk, A.J., Rutten, A.L. & Drent, P.J. (2003) Natal dispersal and personalities in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **270**, 741-747.
- Duckworth, R.A. & Badyaev, A.V. (2007) Coupling of dispersal and aggression facilitates the rapid range expansion of a passerine bird. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104**, 15017-15022.
- Ebenhard, T. (1987) High-activity in bank voles in relation to colonization ability. *Oikos*, **49**, 297-302.

- Fraser, D.F., Gilliam, J.F., Daley, M.J., Le, A.N. & Skalski, G.T. (2001) Explaining leptokurtic movement distributions: Intrapopulation variation in boldness and exploration. *American Naturalist*, **158**, 124-135.
- Gabriel, P.O. & Black, J.M. (2010) Behavioural syndromes in Steller's jays: the role of time frames in the assessment of behavioural traits. *Animal Behaviour*, **80**, 689-697.
- Gaillard, J.M., Hewison, A.J.M., Kjellander, P., Pettorelli, N., Bonenfant, C., Van Moorter, B., Liberg, O., Andren, H., Van Laere, G., Klein, F., Angibault, J.M., Coulon, A. & Vanpé, C. (2008) Population density and sex do not influence fine-scale natal dispersal in roe deer. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **275**, 2025-2030.
- Gottardi, E., Tua, F., Cargnelutti, B., Maublanc, M.L., Angibault, J.M., Said, S. & Verheyden, H. (2010) Use of GPS activity sensors to measure active and inactive behaviours of European roe deer (*Capreolus capreolus*). *Mammalia*, **74**, 355-362.
- Greenberg, R. (2003). The role of neophobia and neophilia in the development of innovative behaviour of birds. In *Animal Innovation* (ed S.M. Reader, Laland, K.N.), pp. 175-197. Oxford University Press, New York.
- Greenberg, R., Mettke-hofmann, C., Nolan, V. & Thompson, C.F. (2001). Ecological aspects of neophobia and neophilia in birds, In *Current Ornithology* (eds C.D. Ankney, G.F. Ball, S.R. Beissinger, C. Carey, R.C. Fleischer, E.D. Ketterson, P. Monaghan, T. Piersma, I.M. Pepperberg, C.M. Perrins, S.L. Rothstein & K. Yasukawa), Vol. 16, pp. 119-178. Springer US.
- Haughland, D.L. & Larsen, K.W. (2004) Exploration correlates with settlement: red squirrel dispersal in contrasting habitats. *Journal of Animal Ecology*, **73**, 1024-1034.
- Herborn, K.A., Macleod, R., Miles, W.T.S., Schofield, A.N.B., Alexander, L. & Arnold, K.E. (2010) Personality in captivity reflects personality in the wild. *Animal Behaviour*, **79**, 835-843.
- Hewison, A.J.M., 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.

- Holekamp, K.E. & Sherman, P.W. (1989) Why male ground-squirrels disperse. *American Scientist*, **77**, 232-239.
- Hoset, K.S., Ferchaud, A.L., Dufour, F., Mersch, D., Cote, J. & Le Galliard, J.F. (2010) Natal dispersal correlates with behavioral traits that are not consistent across early life stages. *Behavioral Ecology*, **22**, 176-183.
- Howard, W.E. (1960) Innate and environmental dispersal of individual vertebrates. *American Midland Naturalist*, **63**, 152-161.
- Ims, R.A. (1990) Determinants of natal dispersal and space use in gray-sided voles, *Clethrionomys rufocanus* - a combined field and laboratory experiment. *Oikos*, **57**, 106-113.
- Ims, R.A. & Hjermann, D.O. (2001). Condition-dependent dispersal. In *Dispersal* (eds J. Clobert, E. Danchin, A.A. Dhondt & J.D. Nichols), pp. 203-216. Oxford university press, New York.
- Kenward, R.E., Rushton, S.P., Perrin, C.M., Macdonald, D.W. & South, A.B. (2002). From marking to modelling: dispersal study techniques for land vertebrates. In *Dispersal ecology* (eds J.M. Bullock, R.E. Kenward & R.S. Hails), pp. 50-71. Blackwell Publishing, Malden.
- Korhonen, H., Hansen, S.W., 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-Zeitschrift Fur Tierzuchtung Und Zuchtungsbiologie*, **117**, 337-345.
- Linnell, J., Wahlstrom, K. & Gaillard, J.M. (1998). From birth to independence. In *The European roe deer: the biology of success* (eds R. Andersen, P. Duncan & J.D.C. Linnell), pp. 257-283. Scandinavian University Press, Oslo.
- Meylan, S., De Fraipont, M., Aragon, P., Vercken, E. & Clobert, J. (2009) Are dispersal-dependent behavioral traits produced by phenotypic plasticity? *Journal of Experimental Zoology Part a- Ecological Genetics and Physiology*, **311A**, 377-388.
- 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. *Landscape Ecology*, **26**, 999-1010.

- Morellet, N., Verheyden, H., Angibault, J.M., Cargnelutti, B., Lourtet, B. & Hewison, A.J.M. (2009) The effect of capture on ranging behaviour and activity of the European roe deer *Capreolus capreolus*. *Wildlife Biology*, **15**, 278-287.
- Mueller, P. & Diamond, J. (2001) Metabolic rate and environmental productivity: Well-provisioned animals evolved to run and idle fast. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **98**, 12550-12554.
- Nicolaus, M., Michler, S.P.M., Jalvingh, K.M., Ubels, R., van der Velde, M., Komdeur, J., Both, C. & Tinbergen, J.M. (2012) Social environment affects juvenile dispersal in great tits (*Parus major*). *Journal of Animal Ecology*, **81**, 827-837.
- Quinn, J.L., Cole, E.F., Patrick, S.C. & Sheldon, B.C. (2011) Scale and state dependence of the relationship between personality and dispersal in a great tit population. *Journal of Animal Ecology*, **80**, 918-928.
- R (2007) Development Core Team - R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ratcliffe, P.R. & Mayle, B. (1992) Roe deer biology and management. *Forestry Commission Bulletin*, **105**, 1-28.
- Réale, D., Gallant, B.Y., Leblanc, M. & Festa-Bianchet, M. (2000) Consistency of temperament in bighorn ewes and correlates with behaviour and life history. *Animal Behaviour*, **60**, 589-597.
- Réale, D., Reader, S.M., Sol, D., McDougall, P.T. & Dingemanse, N.J. (2007) Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews*, **82**, 291-318.
- Ronce, O. (2007) How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, **38**, 231-253.
- Roshier, D.A. & Reid, J.R.W. (2003) On animal distributions in dynamic landscapes. *Ecography*, **26**, 539-544.
- Sih, A., Bell, A. & Johnson, J.C. (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 behavioural syndromes. *Ecology Letters*, **15**, 278-89.

- Van Moorter, B., Gaillard, J.M., Hewison, A.J.M., Said, S., Coulon, A., Delorme, D., Widmer, O., Cargnelutti, B. & Angibault, J.M. (2008) Evidence for exploration behaviour in young roe deer (*Capreolus capreolus*) prior to dispersal. *Ethology Ecology & Evolution*, **20**, 1-15.
- Verbeek, M.E.M., Drent, P.J. & Wiepkema, P.R. (1994) Consistent individual-differences in early exploratory-behavior of male great tits. *Animal Behaviour*, **48**, 1113-1121.
- von Merten, S. & Siemers, B.M. (2012) Exploratory behaviour in shrews: fast-lived *Sorex* versus slow-lived *Crocidura*. *Animal Behaviour*, **84**, 29-38.
- Wahlstrom, L.K. & Liberg, O. (1995) Patterns of dispersal and seasonal migration in roe reer (*Capreolus-Capreolus*). *Journal of Zoology*, **235**, 455-467.
- Wilson, A.D.M. & Godin, J.G.J. (2010) Boldness and intermittent locomotion in the bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus*. *Behavioral Ecology*, **21**, 57-62.
- Wilson, D.S., Coleman, K., Clark, A.B. & Biederman, L. (1993) Shy-bold continuum in pumpkinseed sunfish (*Lepomis-Gibbosus*) - an ecological etudy of a psychological trait. *Journal of Comparative Psychology*, **107**, 250-260.

V.2 Etude de la personnalité en milieu naturel

L'étude de la personnalité requiert des mesures répétées des traits de comportement des individus ainsi que leur cohérence dans divers contextes (Réale *et al.* 2007). Chez le Chevreuil, les résultats présentés dans la première partie de ce chapitre (Chapitre V.1.2) mettent en évidence le fort potentiel pour une dispersion dépendante de la personnalité. Cependant les mesures des traits de comportement utilisés dans cette analyse n'ont pas fait l'objet de mesures répétées.

Dans la population étudiée, des observations comportementales répétées ainsi que l'estimation de la distance de fuite ont été réalisées sur les individus juvéniles marqués les mois précédant leur départ en dispersion (mars-avril). Chez ces individus, le niveau de vigilance, estimé grâce au temps passé en vigilance et en alimentation lors des observations, ainsi que les distances de fuite estimées, permettent d'identifier des profils comportementaux ou personnalités. Ces différentes mesures répétées peuvent permettre en effet de placer les individus sur un gradient « timide/téméraire » en fonction de leur propension à prendre des risques, puis de le mettre en relation avec la probabilité de dispersion.

Cette question a fait l'objet d'un stage de master 1 par une étudiante de l'université de Montpellier, Léa Fontaine. Le but de ce stage était dans un premier temps de mettre en évidence des personnalités à travers un gradient « timide/téméraire » chez 15 jeunes chevreuils équipés de collier GPS, puis dans un second temps de les mettre en relation avec la probabilité de dispersion. Le rapport de stage de Léa Fontaine est présenté en annexe I p 262. Les données issues des observations comportementales et des distances de fuite réalisées sur le terrain ainsi que les données comportementales relevées pendant la capture des individus ont été utilisées pendant ce stage.

Les individus qui sur le gradient comportemental « timide/téméraire » sont les plus téméraires ont tendance à avoir un rythme cardiaque à la capture plus bas et à être moins impressionnés par l'approche d'un homme que les individus timides, laissant l'observateur approcher plus longtemps après l'avoir détecté (distance de tolérance plus élevée). La dispersion n'est pas corrélée avec le gradient « timide/téméraire » ainsi évalué mais les disperseurs semblent, cependant, avoir un rythme cardiaque et une température à la capture plus faibles que les individus sédentaires. Ces résultats indiqueraient que les individus qui disperseront seraient plus téméraires que les individus sédentaires.

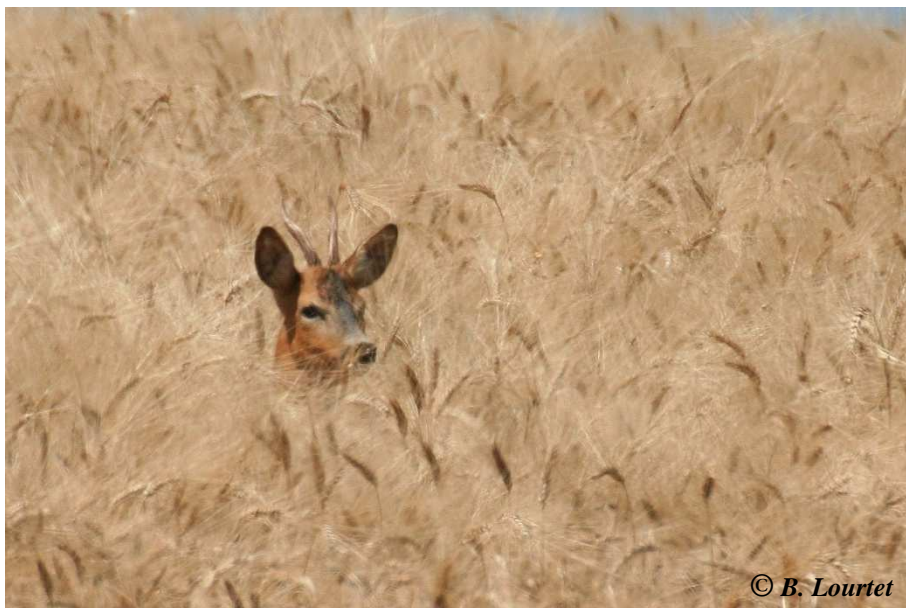
Les analyses et les résultats présentés dans ce rapport de stage demandent à être approfondis, en effet dans ces analyses les individus pour lesquels les observations comportementales ont été réalisées durant l'automne, après la période de dispersion, ont été exclus. Même si le gradient « timide/téméraire » mis en évidence n'est pas en relation avec la probabilité de dispersion, la définition de ce gradient demande à être améliorée notamment en intégrant l'ensemble des paramètres estimés. Cependant la température à la capture, le rythme cardiaque ainsi que la distance de tolérance semble être liés à la dispersion. Le comportement relevé pendant les observations comportementales ainsi que la distance vigilance-fuite sont des comportements répétables d'après la méthode de Lessels et Boag (1987). Cette répétabilité est un résultat prometteur car il montre qu'il existe bien des différences comportementales constantes à travers le temps, base de la définition de la personnalité.



Chapitre VI

Choix du domaine vital post-dispersion : Rôle possible d'une empreinte de l'habitat natal ?

» = = =



Home sweet home

VI.1. Synthèse

La dispersion natale implique l'installation dans un nouveau domaine disjoint du domaine natal. Par sa définition, cette dispersion est intimement liée au processus de sélection de l'habitat. Le choix du domaine d'installation revêt un caractère primordial chez une espèce aux moeurs sédentaires après dispersion telle que le chevreuil. En effet, la qualité de l'habitat à l'intérieur du domaine vital des individus peut influencer leur succès reproducteur aussi bien chez les mâles que chez les femelles. Ainsi, durant la période de gestation et de lactation les femelles investissent en énergie dans la reproduction, cependant, l'absence de réserve de graisse chez cette espèce ("income breeder") oblige les femelles à compter exclusivement sur les ressources disponibles dans leur domaine vital. De la même façon, les mâles pendant le rut et une grande partie de l'année sont territoriaux, la période de reproduction nécessite un apport en énergie important, la qualité de leur territoire va donc conditionner les ressources auxquelles ils ont accès. Dans ce contexte, choisir efficacement et rapidement un domaine post-dispersion de bonne qualité est primordial et permet de compenser les coûts associés au mouvement de dispersion. L'utilisation de l'expérience acquise dans l'habitat natal (empreinte de l'habitat natal) par le biais d'une induction de préférence pour l'habitat natal (IPHN de l'anglais « Natal Habitat Preference Induction » NHPI) pourrait constituer un moyen de sélectionner rapidement et efficacement un domaine post-dispersion où survie et reproduction sont possibles, générant ainsi une variabilité inter-individuelle dans le choix du domaine post-dispersion au sein d'une même population (Davis *et al.* 2004).

L'existence d'une telle stratégie dans le choix du domaine d'installation est testée sur une population de Chevreuil en milieu hétérogène. Dans cette étude, nous nous sommes également intéressés à l'influence de caractères phénotypiques des individus, tels que le sexe ou la masse corporelle, sur la stratégie de sélection du domaine post-dispersion adoptée, ainsi que sur la relation qui peut exister entre la stratégie adoptée et les caractéristiques du mouvement de dispersion. Chez le Chevreuil, la définition du domaine vital « idéal » varie entre les sexes. En effet, les femelles ont tendance à se distribuer en accord avec la disponibilité en ressources, alors que les mâles auraient tendance à se distribuer en fonction de la disponibilité en femelles (Clutton-Brock, Albon & Guinness 1988; Wahlstrom *et al.* 1995b). Des différences dans les stratégies de choix du domaine d'installation sont donc attendues entre les sexes. Il est également attendu à ce que la stratégie de sélection du domaine post-

dispersion varie en fonction de la masse corporelle des animaux. En effet, la masse corporelle est un bon indicateur de la condition physique des individus (Toïgo *et al.* 2006), les individus en bonne condition physique seraient issus d'habitats de bonne qualité et les bénéficiaires à s'installer dans un habitat similaire à l'habitat natal seraient alors plus importants que les individus en moins bonne condition physique provenant d'habitats de moins bonne qualité. Sous cette hypothèse, il est attendu une plus forte IPHN chez les individus en bonne condition physique. D'autre part si l'IPHN permet de rechercher plus efficacement un domaine vital post-dispersion et donc de réduire les coûts associés au mouvement de dispersion, une diminution de la durée et de la distance de dispersion est attendue.

Dans la population étudiée, une importante variabilité inter-individuelle dans les stratégies de sélection du domaine vital post-dispersion est observée. En effet, environ un tiers des individus sélectionne un domaine vital dont la composition en habitat est similaire à celle de leur domaine natal, 12% sélectionne un domaine vital dont la composition en habitat est différente de celle de leur domaine natal et pour une moitié des individus aucune préférence n'est mise en évidence (stratégie neutre de sélection). L'IPHN semble plus souvent adoptée par les femelles, et la probabilité d'adopter une stratégie de sélection de l'habitat basée sur cette IPHN augmente avec la masse corporelle des individus. Ce résultat suggère d'une part que, comme attendu, les stratégies de sélection du domaine post-dispersion sont différentes entre mâles et femelles, et d'autre part, que la qualité phénotypique des individus influe sur cette sélection. Les individus les plus gros, provenant d'un habitat natal de bonne qualité, manifesteraient une plus grande propension à adopter une IPHN dans la sélection de leur domaine post-dispersion. Enfin, lorsque la probabilité d'adopter une stratégie neutre augmente, la durée de la dispersion augmente également. Ainsi l'IPHN pourrait permettre de réduire certains coûts associés à la dispersion, par exemple dans le cas de la population étudiée, en réduisant la durée de dispersion, l'utilisation de l'expérience acquise dans l'habitat natal réduit la dépense en temps et en énergie directement liée au mouvement de dispersion mais réduit également la période d'exposition à un risque de mortalité accrue.

Ces résultats suggèrent l'importance de la variabilité inter-individuelle dans le choix du domaine post-dispersion, ainsi que le rôle de l'empreinte de l'habitat natal via une induction de préférence (ou de d'indifférence) pour l'habitat natal pour une certaine proportion des individus de la population seulement. En effet, la stratégie de sélection du

domaine post-dispersion adoptée par les individus semble être le résultat d'un équilibre subtile entre les coûts et les bénéfices associés au comportement de dispersion de chacun.

VI.2. Manuscrit 4

Is there no place like home? Settlement strategy varies among dispersing juveniles in a large herbivore

Lucie Debeffe ^a, Nicolas Morellet ^a, Bruno Cargnelutti ^a, Bruno Lourtet ^a, Richard Bon ^{b,c} and A.J.Mark Hewison ^a

^a Comportement et Ecologie de la Faune Sauvage, Institut National de la Recherche Agronomique, B.P. 52627, 31326 Castanet-Tolosan, France

^b CNRS, Centre de Recherches sur la Cognition Animale, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse Cedex 9, France.

^c Université de Toulouse, Centre de Recherches sur la Cognition Animale, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse Cedex 9, France.

Manuscrit en préparation

Les analyses devront être complétées avec les données GPS de 2012 avant soumission

Summary

Early experience acquired by juveniles in their natal habitat can affect subsequent habitat selection as an adult (*i.e.* Natal Habitat Preference Induction, NHPI), potentially generating among-individual variation in habitat selection during the settlement phase of natal dispersal. As the process of searching for suitable habitat carries costs, NHPI may provide a simple rule of thumb by which animals efficiently locate a suitable post-dispersal home range, so reducing dispersal costs. In this study, we tested whether 25 juveniles monitored continuously with GPS technology during the dispersal phase expressed habitat selection choices during settlement which were compatible with the NHPI hypothesis. We observed a marked degree of inter-individual variability in settlement strategy in the study population. About 32% of the monitored juveniles settled in a post-dispersal home range area that was more similar in habitat composition to its natal range than expected by chance (*i.e.* NHPI-based settlement strategy), while 12% actually selected ranges that were more dissimilar to the natal range than expected by chance (*i.e.* inverse NHPI-based settlement strategy). No effect of early experience on habitat selection during settlement was detected for the remaining 56% of individuals (*i.e.* neutral settlement strategy). The probability of using a neutral settlement strategy increased with increasing duration of the dispersal transience phase. This suggests that juveniles that employ a settlement strategy based on their early experience in the natal habitat may locate a suitable range more quickly and, hence, should pay lower dispersal costs. Females employed a NHPI-based settlement strategy more frequently than males, while the probability that they did so increased with increasing body mass for both sexes. These results indicate that heavier, higher quality individuals, presumably born in higher quality habitat, are more likely to use a NHPI-based settlement strategy in order to identify a similarly high quality post-dispersal home range. These results illustrate the importance of among-individual variability in post-dispersal settlement behaviour, suggesting that the choice of settlement strategy is the result of a subtle balance between the overall costs and benefits of natal dispersal at the individual level.

Key-word: habitat selection, NHPI, natal dispersal, ungulate, inter-individual variability

Introduction

Natal dispersal, the net movement between the natal range and the site of first breeding (Howard 1960), is a fundamental life history trait (Greenwood 1980; Clobert *et al.* 2001; Nathan 2001) and is, by definition, linked to habitat selection. The habitat selection process following natal dispersal is commonly divided into three stages: searching for a new habitat, settling in that habitat and subsequently living there (Stamps 2001). The first stages of searching for and settling in suitable habitats are tightly linked to, and concomitant with, the transience and settlement phases of natal dispersal. Habitat selection by dispersing animals is thus a key behavioural process that should markedly affect population processes such as metapopulation dynamics (Benard & McCauley 2008) and local adaptation (Lenormand 2002), with likely consequences for conservation and management (Stamps & Swaisgood 2007). Several authors have underlined the need for empirical studies of habitat selection behaviour during dispersal transience and settlement (Davis & Stamps 2004; Clobert *et al.* 2009).

Piper (2011) distinguished three kinds of cue which dispersing animals may use to direct their habitat selection choices: first, individuals may employ direct assessment, involving searching for specific environmental cues which indicate habitats or environmental conditions that are suitable for settlement; second, individuals can exploit public information, for example, conspecific attraction, as an indirect cue of habitat suitability; and third, individuals may rely on natal site imprinting, settling in habitats that contains stimuli that are comparable to those experienced in their natal environment (*sensu* Kearney 2006). Dethier (1982) first coined the term preference induction to describe the idea that early experience can affect subsequent habitat preferences through habitat imprinting, these terms referred to the idea of habitat imprinting but without implying a sensitive period in which stimuli have a stronger impact on preferences (Davis *et al.* 2004). For the particular case of post-dispersal settlement, the final step of natal dispersal (Stenseth & Lidicker 1992), this leads to the hypothesis of Natal Habitat Preference Induction (NHPI) (Davis *et al.* 2004) or natal habitat-biased dispersal (Selonen, Hanski & Desrochers 2007). NHPI occurs when early experience within the natal environment shapes the subsequent habitat selection of individuals, potentially generating among-individual variation in habitat selection (Davis *et al.* 2004). NHPI is thus predicted to have a marked impact on the genetic structure of populations, for example, by maintaining genetic variation across heterogeneous landscapes (Sacks *et al.* 2005; Pilot *et al.* 2006).

The process of searching for suitable habitats involves three main categories of costs (Bonte *et al.* 2012): i/ mortality costs, which may be higher during transience, ii/ time or energy costs, since the time and/or energy allocated to the search precludes its use for routine activities such as feeding, and iii/ opportunity costs, because of a loss of familiarity with the immediate physical and/or social environment (Stamps 2001; Bonte *et al.* 2012). As dispersal should provide greater benefits if individuals are able to settle the home range in a good quality environment, the process of locating suitable new habitats is crucial to offset the overall costs of dispersal. However, search costs may affect the decision that dispersers have to make to accept an habitat of specified quality (Stamps, Krishnan & Reid 2005) and may thus influence which settlement strategy is adopted by which individual. NHPI may provide an alternative and simple rule of thumb for animals to locate suitable habitats quickly and efficiently during their search (Davis *et al.* 2004), thus potentially reducing dispersal costs, for example, by reducing search time. NHPI is thus expected to be more evident among individuals or populations where dispersal costs are high (Davis *et al.* 2004).

Empirical tests for NHPI in natural populations are rare because they require detailed information on the habitat structure of the natal and settlement ranges, as well as the dispersal trajectory. Indeed, to formally analyse this question within a habitat selection framework requires knowledge of the range of habitats potentially available to each individual during the transience phase of the dispersal process (Mabry & Stamps 2008). Consequently, the majority of empirical studies on the role of NHPI in determining post-dispersal habitat selection have been conducted in the laboratory under controlled conditions (Davis *et al.* 2004; Mabry *et al.* 2008). Experimental studies have provided strong evidence for NHPI in *Drosophila melanogaster* (Stamps, Krishnan & Willits 2009), in marine kelp crab *Pugettia product* (Hultgren & Stachowicz 2010) and in Australian tiger snakes *Notecis scutatus* (Aubret & Shine 2008). In contrast, we found only three empirical studies that have provided direct support for an influence of natal habitat on subsequent habitat selection by dispersing individuals under natural conditions (Selonen *et al.* (2007) in Siberian flying squirrels *Pteromys volans L.*, Haughland & Larsen (2004) in North American red squirrels *Tamiasciurus hudsonicus*, Mabry *et al.* (2008) in brush mice *Peromyscus boylii*). Moreover, to our knowledge the study of Mabry *et al.* (2008) is the only one to date which has investigated this question across different types of natural habitats within a single landscape.

In this study, we investigated settlement strategy in juvenile roe deer inhabiting a highly fragmented landscape. Roe deer are medium-sized (20-30 kg), slightly dimorphic and weakly polygynous deer in which adults of both sexes are highly sedentary (Andersen, Duncan & Linnell 1998). A substantial proportion of juveniles of both sexes disperses during their first spring (Coulon *et al.* 2006; Gaillard *et al.* 2008), when the mother–juvenile bond breaks down before the mother gives birth to her next litter (Wahlstrom & Liberg 1995b; Linnell, Wahlstrom & Gaillard 1998).

Theory predicts that, for polygynous species, females should distribute themselves according to the landscape of resources, whereas males should be distributed in relation to the distribution of females (Emlen & Oring 1977; Krebs & Davies 1993). Roe deer females are considered income breeders, *i.e.* relying on the daily acquisition of high quality resources rather than accumulated body reserves (capital breeder) to offset the costs of gestation and lactation (Andersen *et al.* 2000). Hence, habitat quality of the home range has direct consequences on individual female reproductive success (Nilsen, Linnell & Andersen 2004; McLoughlin *et al.* 2007). In contrast, breeding success of males appears to be more tightly linked to territory size rather than habitat quality (Vanpé *et al.* 2009). As a result, habitat selection decisions during settlement are likely of greater importance in terms of realised fitness for females than for males in this species. We, thus, predicted that females should use a NHPI-based settlement strategy to reduce the costs of searching for a suitable post-dispersal range, particularly if their natal range was of high quality. We also expect that a NHPI-based settlement strategy should be more pronounced among heavier females, *i.e.* individuals inhabiting high quality natal ranges which were therefore able to grow rapidly and achieve higher body mass by their first winter (see Hewison *et al.* (2009)). In contrast, we predicted that males should have a lower propensity to exhibit a NHPI-based settlement strategy, because the degree of similarity in habitat between natal and settlement ranges is unlikely to provide reliable information on the availability of mates.

Finally, if a NHPI-based settlement strategy is an efficient behavioural mechanism to reduce dispersal costs, we might expect a link between the expression of this strategy and the cost invested in the dispersal transience phase at the individual level. More specifically, we expect that those individuals that use an NHPI-based settlement strategy should identify a suitable post-dispersal range more easily, with both shorter duration and distance covered during their dispersal transience.

Materials and Methods

Study area

The study was conducted in a hilly (260-380 m asl) and heterogeneous agricultural landscape in the Comminges region of South-West France (N 43°13', E 0°52') covering around 10 000 ha. The climate is oceanic, with an average annual temperature of 11-12 °C and 800 mm precipitation, mainly as rain. The area is a mixed landscape of open fields with two larger forest patches of 672 ha and 460 ha and small woodland patches (average size of 3 ha) dominated by oak *Quercus spp.*, with 23.7% woodland, 36.1% meadows, 32.1% cultivated fields, 4.3% hedgerows, and 3.8% of others (roads, water...) (see Hewison *et al.* (2009) for further details). Deer density was estimated using radio-tracking and direct observation (Hewison *et al.* 2007) to a mean (\pm SE) of 9.3 ± 1.32 deer/100 ha (min = 6.6, max = 10.9) in the fragmented landscape surrounding the two forest blocks, but to be 2-3 times higher in the forest blocks (unpublished data, A.J.M. Hewison).

Capture and monitoring

Roe deer were caught from 2002 to 2011 during winter (from 16th November to 27th March) using large-scale drives of between 30 and 100 beaters and up to 4 km of long nets positioned at one of 11 capture sites. Roe deer were captured according to the French law for animal welfare and was approved by the French administration (prefectural order from Toulouse “Administrative authorisation to inventory and capture wild animals”, renewed each year and specifying a species, a date, a place and a method of capture). For each captured animal, we recorded its body mass to the nearest 0.1 kg, its sex, and we attributed an age class before fitting it with a collar and releasing it on site. Juveniles (less than one year-old) are distinguishable from older deer by the presence of a tri-cuspid third pre-molar milk tooth (Ratcliffe & Mayle 1992). Individual adult body mass is quite stable over the lifetime (Hewison *et al.* 2011) and provides a good proxy of individual quality (Toïgo *et al.* 2006). During the 9 winters of sampling (2002 to 2011), 102 juveniles were captured and fitted with a Lotek 3300 GPS or a Lotek Small WildCell GSM collar. Collars were programmed to record the roe deer’s location every 4 hours (first two winters) or every 6 hours (following winters) over approximately eleven months. We performed differential correction to improve

fix accuracy (Adrados *et al.* 2003). Capture and handling induce transient modifications of roe deer behaviour (Morellet *et al.* 2009); hence location data for the first week after release were excluded from the analyses.

Defining dispersal, natal and adult ranges

We defined two periods to describe the pre-dispersal (natal) range (January 1st to March 31th, mean \pm SE: 219 \pm 86 locations/individual) and the post-dispersal (*i.e.* adult) range (July 1st to September 30rd, mean \pm SE: 277 \pm 90 locations/individual). Based on previous observations in the studied population (see Debeffe *et al.* 2012) and the available literature on roe deer dispersal (Wahlstrom *et al.* 1995b; Linnell *et al.* 1998), all dispersal events occur between these two periods. Home ranges were estimated using the 90% fixed kernel method (Worton 1989; Borger *et al.* 2006), with an ad hoc method for the smoothing parameter, using the *adehabitatHR* package of the R software (Calenge 2006).

Natal dispersal was defined as permanent emigration from the natal range to a distinct adult range such that pre-dispersal locations did not overlap post-dispersal locations (Kenward *et al.* 2002). As described in Debeffe *et al.* (2012), we used the range stability index proposed by Roshier & Reid (2003) as a measure of this overlap to discriminate dispersers from philopatric animals.

Dispersal departure date was defined as the last date a deer was located inside its natal range without ever returning. Dispersal was considered to have been completed when the animal's GPS locations stabilised in space within a post-dispersal range, *i.e.* expressing a well-defined and stable home range behaviour. We measured several features of the dispersal event: dispersal duration of the transient phase, Euclidean distance between pre- and post-dispersal range, an estimation of the total distance travelled between pre- and post-dispersal range, and a corrected dispersal distance taking into account inter-individual variation in ranging behaviour (IBSDD). The Euclidean distance between pre and post-dispersal range was defined as the distance in straight line between the barycentres of the natal and the adult home range, whereas, the total distance travelled was estimated as the cumulative linear distance between successive locations during the whole dispersal trajectory, supposing a straight line movement between locations. The individual-based standardised dispersal distance (IBSDD) was calculated as the Euclidean distance weighted by inter-individual variation in ranging behaviour (*i.e.* the IBSDD metric was calculated as the residual value from the linear regression between Euclidean distance and pre-dispersal home range size to

control for home range size variation among individuals (see Debeffe *et al.* (2012) for further details). The straightness index during the dispersal trajectory (index of search) was calculated as the ratio of the estimated total distance travelled divided by the Euclidean distance (Benhamou 2004).

Of the 102 juveniles captured, only those individuals for which GPS data were recovered (N = 91; the other data were lost, either because the GPS collar did not work properly or because the collar was lost), monitored from their capture in winter to at least the end of September (N = 51) and that left their natal range to settle in a distinct area (N= 27) were used for the following analyses. Of the 27 individuals that left their natal range, dispersal trajectories were only available for 25 individuals because dispersal distance was so short for the remaining two individuals that it was not possible to identify a clear trajectory between the natal and adult ranges. Two of these 25 individuals exhibited a dispersal-type movement (travelling 8.9 and 14.7 km), but then returned some time later during summer (19.3 and 28.1 weeks later respectively) to their natal range. The factors which provoked this movement and the behavioural drivers of the search and settlement phases could be assumed to be the same as or similar to those for true dispersal movements, even though this attempted dispersal was subsequently aborted (see also Debeffe *et al.* (2012)).

In addition, we also described pre-dispersal behaviour in terms of exploratory behaviour prior to the dispersal period. More precisely, for each individual, we recorded the number of pre-dispersal exploratory movements made outside the normal natal range (for further details, see Debeffe *et al.* (in revision)).

Assessing habitat availability for settlement

As recommended by Mabry *et al.* (2008), we considered among-individual level differences in dispersal movements to estimate habitat availability. Hence, to quantify which habitats were available to dispersers during their transience phase, we used an assessment corridor approach, using a buffer around the observed dispersal trajectory of each individual. Hence, to quantify which habitats were available to dispersers during their transience phase, an assessment corridor was affected to the observed dispersal trajectory of each individual. We defined the width of the corridor in relation to the perceptual abilities of the species, while assuming that individuals move in a straight line between two successive locations (Selonen, Hanski & Desrochers 2010). We used a width of 100m, corresponding to twice the maximal

distance at which a given individual can detect a congener in our study site (Pays *et al.* 2007; Richard *et al.* 2008). Within each individual's assessment corridor, we then selected 200 points at random which were considered as the centre of 200 simulated ranges of the same diameter as that of the observed pre-dispersal range for that individual. That is, we generated 200 simulated ranges describing the type of habitat potentially available for settlement that was sampled by that individual during its transience phase. To compare the features of simulated (available) and true (used) ranges and to avoid any bias due to shape differences, we considered circular pre- and post-dispersal ranges centred on the barycentre of all locations for the considered period (January 1st to March 31th, for the pre-dispersal range and July 1st to September 30th, for the post-dispersal range) with a diameter corresponding to that of the pre-dispersal range. Since by definition a post-dispersal home range does not overlap with a pre-dispersal home range, all those simulated ranges that overlapped with the individual's pre-dispersal range were excluded from the analyses (Fig. 1).

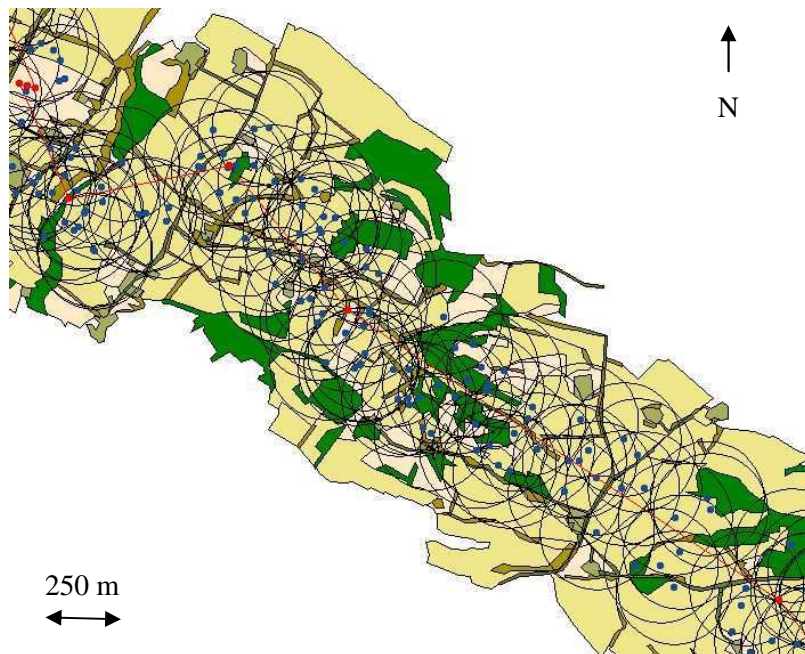


Fig. 1. Creation of the randomly generated buffers. Red points are true animal locations obtained by GPS positioning with the red line corresponding to the dispersal trajectory, blue points are randomly generated points inside the corridor assessment with their corresponding buffer (black circles).

Habitat composition of the simulated and true ranges

To characterize each range in terms of its habitat composition, we used spatial information provided by the French National Institute of Geographic information (©IGN-

2010). The topographic database “BD TOPO” version 2.1 is a map (shape file) describing the spatial location and extent of forested areas, human infrastructures including farms or houses, as well as the road and track network. The road and track network is represented as vectors, thus to obtain this information in raster form, we buffered all roads by 3 meters and all tracks by 1.5 meters. The forested habitat combines all forested surface areas greater than 500 m², including forest patches, hedges and orchards. The remaining area corresponded to the open agricultural matrix, including crops, meadows, fallow land and shrubland. For each range, we calculated the proportion covered by each of these different types of land use (*i.e.*, forest habitat, human infrastructure, roads, tracks, and other habitats).

Statistical analyses

To assess the degree of similarity between pre-dispersal and post-dispersal ranges in terms of habitat composition, we built a specific test at the individual level, comparing the differences in the proportion of each habitat type present in pre-dispersal and post-dispersal ranges with the same difference in pre-dispersal range and each of the simulated ranges in the assessment corridor for that individual. To do this, for each individual we calculated *i* distance of similarity between pre-dispersal and post-dispersal or simulated ranges using the package *ade4* (Dray & Dufour 2007) (Fig. 2). Then, we calculated an index of similarity based on these distances of similarity and standardized by individual as follow:

$$\text{Index of similarity} = \frac{(\text{observed distance} - \text{minimal simulated distance})}{(\text{maximal simulated distance} - \text{minimal simulated distance})}$$

The observed distance corresponds to the degree of similarity between the pre-dispersal and post-dispersal ranges; the minimal and the maximal simulated distance correspond respectively to the lowest and the highest distance of similarity in the distribution of distances between the pre-dispersal range and each of the simulated ranges for that individual (Fig. 2). Hence, a low value of this index indicates a high degree of similarity between the pre-dispersal and post-dispersal ranges, given the composition of the potentially available ranges for that individual. As the observed pre- vs. post-dispersal ranges value was not included in the distribution to determine the minimum and the maximum distance of similarity, this index could take values lower than 0 (or greater than 1) if the selected post-dispersal range was more similar (or more dissimilar) than all the simulated ranges.

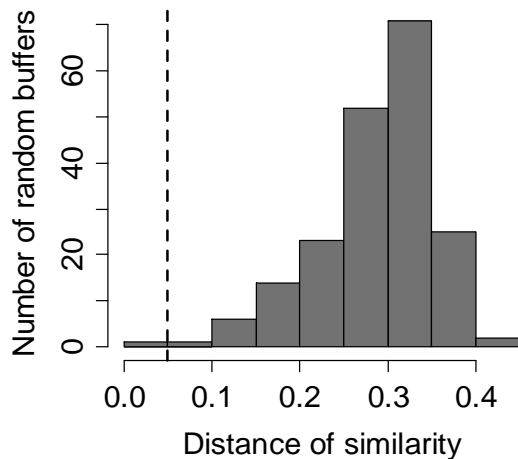


Fig. 2. Distribution of the distance of similarity between the pre-dispersal range and each randomly generated range for one individual. The vertical dashed line corresponds to the observed distance of similarity between the pre-dispersal range and the post-dispersal range selected by that individual.

We defined three strategies of post dispersal habitat selection in relation to the index of similarity described above: i/ an index of similarity of less than 0.1 indicating preference for a settlement range which was as similar as possible in habitat composition to the natal range (NHPI-based settlement strategy), with a tolerance of 10%; ii/ an index of similarity greater than 0.9 indicating preference for a settlement range which was as dissimilar as possible in habitat composition to the natal range (inverse NHPI-based settlement strategy), with a tolerance of 10%; and iii/ an index of similarity between 0.1 and 0.9 indicating no preference (neutral settlement strategy).

We explored the link between the settlement strategy adopted by a given individual and its phenotype (sex and body mass), its tendency to explore prior to dispersal (number of exploratory movements), and its dispersal features (dispersal distance as the IBSDD calculated, dispersal duration, index of search and date of departure) using logistic regressions. As males had a higher probability of performing exploration prior to dispersal than females (Debeffe *et al.* in revision), we used two models to test the effect of exploration propensity on settlement strategy: i/ a model including the additive effects of exploration propensity and sex and ii/ a model with only exploration propensity as a fixed effect. Similarly, as body mass differs between males and females, we used two models to test the effect of body mass on settlement strategy: i/ a model including the additive effects of body mass and sex and ii/ a model with only body mass as a fixed effect. For each settlement strategy, 10 generalised linear models were built with a logit link function: a constant model with no fixed effects (null hypothesis), 4 models including individual phenotypic attributes as fixed effects (phenotypic hypothesis), and 5 models including individual dispersal and pre-dispersal behaviour (dispersal hypothesis) (Table 1). We interpreted the model with the lowest AICc value (*i.e.* AIC corrected for small sample size), reflecting the best compromise

between precision and complexity of the model (Burnham & Anderson 1998), as well as all models differing by less than 2 AIC units. We also calculated AICc weights as a measure of the likelihood that a given model was the best among the set of fitted models. All statistical analyses were performed with R software version 2.12.1 (R Development Core Team. 2010).

Results

Dispersing individuals travelled a mean (\pm SE) total distance of 24.02 ± 17.31 km during the dispersal trajectory, corresponding to a mean (\pm SE) effective dispersal distance (the straight line between natal and settlement ranges) of 12.99 ± 10.69 km. Based on the cut-off points previously defined for the index of similarity, 32% (N=8/25) of individuals settled in a range that was more similar to that of their natal range in terms of habitat composition than expected by chance. Thus, these individuals appeared to use a NHPI-based settlement strategy to select their post-dispersal range. A further 12% (N=3/25) of individuals settled in a range that was less similar in terms of habitat composition than expected by chance. Hence, these individuals appeared to use an inverse NHPI-based settlement strategy to select their post-dispersal range. Finally, the remaining 56% (N=14/25) of individuals did not appear to express any kind of preference with respect to the habitat composition of their settlement range (Fig. 3). The two individuals that subsequently returned to their natal area, thus aborting their attempted dispersal, used a NHPI-based settlement strategy.

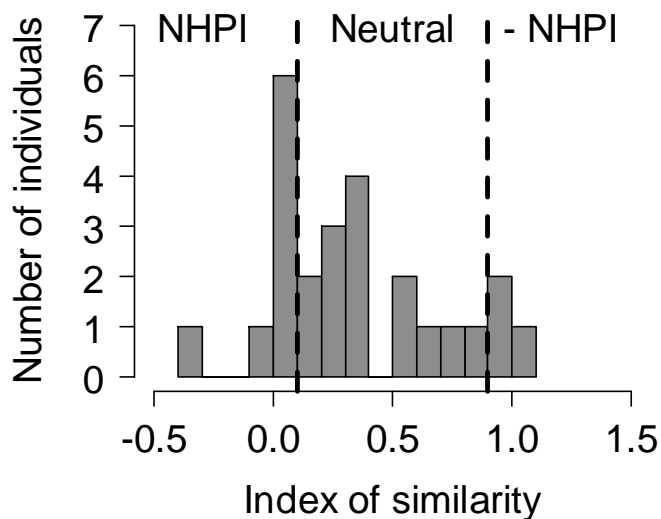


Fig. 3. Distribution of the index of similarity for the 25 individuals. The two vertical dashed lines give the threshold values (0.1 and 0.9) which delimit the different strategies. NHPI and - NHPI, corresponds to individuals that settled in a range which habitat composition is more similar or dissimilar to the habitat composition of the natal range, respectively, than expected by a strategy where animals are indifferent to habitat composition (Neutral).

We subsequently analysed whether the probability that a given individual adopted a NHPI-based settlement strategy or a neutral strategy differed between the sexes or as a function of the deer's body mass, and whether this probability was linked to other features of that individual's dispersal behaviour. Since only three individuals adopted an inverse NHPI-based settlement strategy according to our definition, we did not attempt to analyse the link between this settlement strategy and phenotypic factors or dispersal features for this group.

The best model ($\Delta AICc = 0$, $AICc$ weight = 49%) explaining the occurrence probability of a neutral settlement strategy included an effect of dispersal duration length only (Table 1). That is, the probability that an individual used a neutral settlement strategy increased with increasing duration of the dispersal event ($slope \pm SE$: 0.007 ± 0.004 , $N = 25$) (Fig. 4) such that individuals that completed their dispersal within 24 hours had a 0.29 ± 0.14 probability of adopting a neutral settlement strategy, while this probability was 0.90 ± 0.11 for individuals that dispersed over a period of 20 days (*i.e.* 500 h).

The best model ($\Delta AICc = 0$, $AICc$ weight = 35%) explaining the occurrence probability of an NHPI-based settlement strategy included the additive effects of body mass and sex (Table 1). That is, first, females were more likely than males to use an NHPI-based settlement strategy (estimated probability ($\pm SE$): females = 0.44 ± 0.12 , $N = 16$; males = 0.11 ± 0.10 , $N = 9$). Second, the probability that an individual used this strategy increased with increasing individual body mass ($slope \pm SE$: 1.41 ± 0.84 , $N = 25$) for both sexes (Fig. 5). Whether individuals explored more prior to dispersal, whether they searched more during dispersal (index of search), whether they dispersed early or late or whether they travelled greater dispersal distance (individual-based standardised dispersal distance (IBSDD)) had no significant effect on the probability to perform a specific settlement strategy.

Table 1. Performance of the logistic regressions explaining the occurrence probability of an NHPI-based settlement strategy (left) or a neutral settlement strategy (right) for juvenile roe deer ($N = 25$) in relation to sex, body mass, exploration ability and dispersal features (dispersal distance (measured as the individual-based standardised dispersal distance IBSDD), index of search (calculated as the ratio of the total distance travelled divided by the Euclidean distance) duration and date of departure), using Akaike's Information Criterion corrected for small sample size (AICc) for model selection. All models with a $\Delta AICc$ value < 2 relative to the best model are given in bold; k refers to the number of model parameters.

Hypothesis	Models	NHPI-based Strategy				Neutral Strategy			
		k	AICc	$\Delta AICc$	AICcWt	k	AICc	$\Delta AICc$	AICcWt
Null	NULL	1	33.52	2.42	0.11	1	36.47	3.23	0.1
Phenotypic	explo + sex	3	35.26	4.16	0.04	3	40.75	7.51	0.01
Phenotypic	sex	2	32.75	1.66	0.15	2	38.18	4.94	0.04
Phenotypic	body mass	2	35.1	4.01	0.05	2	38.38	5.14	0.04
Phenotypic	body mass + sex	3	31.1	0	0.35	3	39.61	6.37	0.02
Dispersal	duration Disp	2	34.26	3.16	0.07	2	33.2	0	0.49
Dispersal	Isearch	2	35.5	4.4	0.04	2	36.75	3.51	0.09
Dispersal	IBSDD	2	35.77	4.68	0.03	2	38.72	5.48	0.03
Dispersal	departure date	2	33.33	2.23	0.12	2	35.68	2.44	0.15
Dispersal	explo	2	35.88	4.79	0.03	2	38.73	5.49	0.03

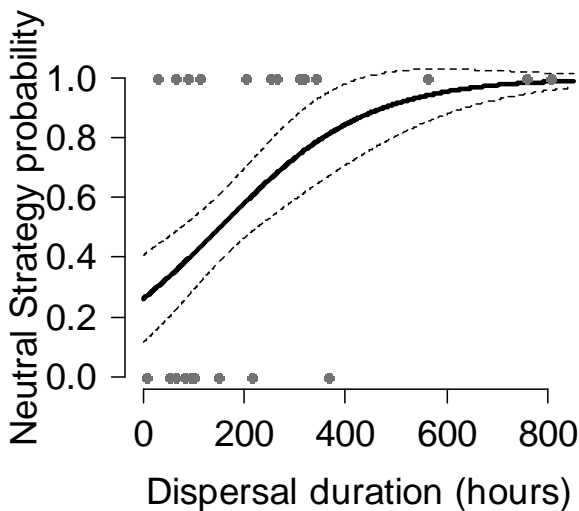


Fig. 4. Relationship between the probability that an individual adopts a neutral settlement strategy (vs a NHPI or a negative NHPI strategy) and the duration of the dispersal event ($N = 25$). The full line represents the relationship predicted by the generalized linear model, the dashed lines represents the 95% confidence intervals around the predicted values and the grey points correspond to the observed data.

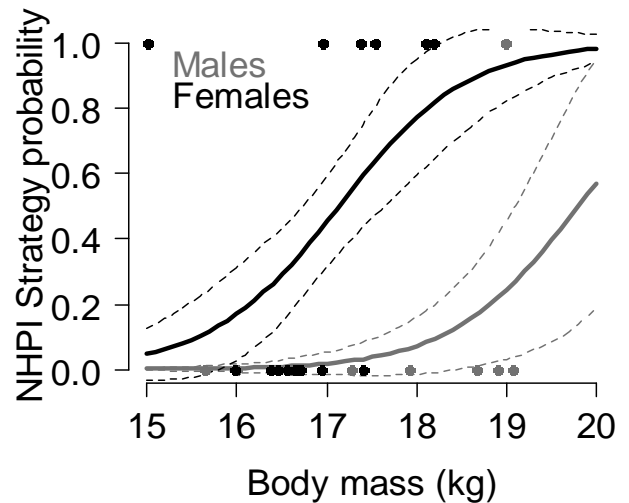


Fig. 5. Relationship between the probability that an individual adopts an NHPI-based settlement strategy and body mass for both sexes ($N = 25$). The full line represents the relationship predicted by the generalized linear model, the dashed lines represent the 95% confidence intervals around the predicted values and the points correspond to the observed data.

Discussion

We found a marked degree of inter-individual variability in post-dispersal settlement strategy in our study population. Such inter-individual variability was not highlighted in other studies on post-dispersal settlement strategy under natural condition (Haughland *et al.* 2004, Mabry *et al.* 2008, Mannan *et al.* 2007, Selonen *et al.* 2007). About one third of individuals settled in a post-dispersal range that, in line with predictions from the NHPI hypothesis (Davis *et al.* 2004), resembled their natal range to a greater degree than expected by chance in terms of its habitat composition (NHPI-based settlement strategy), whereas about half of our sample selected a post-dispersal range irrespective of its similarity in habitat composition to the natal range (neutral settlement strategy). Intriguingly, the remaining 12% of individuals actually selected a post-dispersal range which was more dissimilar to the natal range than expected by chance (inverse NHPI-based settlement strategy). The probability that a given individual adopted a particular settlement strategy was affected by both its phenotype (sex and body mass) and its dispersal behaviour during transience (dispersal duration).

Indication that early experience impact habitat selection at settlement has been observed in a variety of animal taxa, but was mainly been obtain in experimental studies (Davis *et al.* 2004). For instance, individuals in both Australian tiger snakes and *Drosophila melanogaster*, tend to select the same habitat type as that in which they were reared when provided with the choice (Aubret *et al.* 2008; Stamps *et al.* 2009). Furthermore, in accordance with the hypothesis that NHPI occurs because individuals are best adapted to their natal environment (Benard *et al.* 2008), individuals were also found to perform better when they settled in the same environment as their natal environment in Australian tiger snakes (Aubret *et al.* 2008) and marine kelp crab *Pugettia product* (Hultgren *et al.* 2010). However, these studies may not mimic the real choices individuals are faced with in the wild, and are generally not conducted during the strict natal dispersal period.

In natural landscapes, the role of natal experience in determining subsequent habitat selection choices of dispersing individuals seems more complex. Some support for NHPI was found in juvenile North American red squirrels, where dispersers settled disproportionately in the same habitat type as that where they were born in (Haughland *et al.* 2004). In Siberian flying squirrels, the geometric features of the natal site (patch size and distance to habitat edge) and nest type were similar to those subsequently selected following dispersal (Selonen

et al. 2007). Finally, Mabry *et al.* (2008) controlled for among-individual differences in the availability of different habitats during the dispersal movement and showed that dispersing brush mice were more likely to search and settle in their natal habitat type than expected by chance. In contrast, natal experience played a limited role in nest-site selection in an urban Cooper's hawk population *Accipiter cooperii* (Mannan *et al.* 2007). Similarly, support for NHPI varied across sites, possibly decreasing with increasing habitat fragmentation, in a population of Eurasian red squirrels *Sciurus vulgaris* (Wauters *et al.* 2010). As a consequence of the above, and in the light of our results, there appears to be a high degree of variability between species, populations, but also between individuals within a population, concerning the influence of early experience within the natal environment on subsequent habitat selection behaviour. As highlighted by Stamps *et al.* (2009), the strength of NHPI probably depends on an individual's own experiences within its natal environment and whether they are positive or not. These differences in individual's experiences could thus help to explain the different settlement strategies adopted by juvenile roe deer in the study population. As natal environment quality increases, positive experiences and rewards in that environment should increase reinforcing that attractiveness for such environment. In that case, natal environment quality has thus the potential to influence post-dispersal settlement strategy. Hence, early experiences within the natal environment should be more reliable when natal environment quality is good, and could enhance NHPI-based settlement strategy. In contrast, if no positive experience was lived in the natal environment presumably because of poor natal environment quality, the reaction of an individual could be to search for the opposite, leading to an inverse NHPI-based settlement strategy.

In the study population, the influence of early experience in the natal environment on post-dispersal settlement behaviour seemed to be linked to dispersal costs. Indeed, the probability that an individual adopted a neutral settlement strategy (*i.e.* settlement occurred irrespective of the degree of similarity between the natal and post-dispersal ranges) increased as the duration of the dispersal event increased. This suggests that individuals who make use of their early experience in the natal environment as a cue for settlement are able to reduce the time and efforts spent in transience and, hence, limit the overall costs of dispersal. Surprisingly, we did not find any evidence of an equivalent result for dispersal distance. Thus, although individuals that adopted a neutral settlement strategy spent more time in transience, they did not disperse to greater distances. Therefore, the use of early experience in the natal

environment did not shape the dispersal distance, and did not constraint individuals to settle closer to their natal place.

Individuals are expected to conform to the predictions of NHPI to a greater or lesser extent depending on the expected fitness gains associated with the use of this strategy (Davis *et al.* 2004). This was the case on two counts in our study population. First, in line with our prediction, females were more likely to adopt an NHPI-based settlement strategy than males. This result supports the idea that the underlying motivation to settle in a new range may differ between the sexes, with females more likely to cue on the availability and quality of resources (Wahlstrom *et al.* 1995a; Conratt, Clutton-Brock & Guinness 1999), while males should make settlement decisions on the basis of the availability of potentially receptive females (Clutton-Brock, Albon & Guinness 1988; Loe *et al.* 2009). Indeed, if NHPI provides a simple rule of thumb for identifying suitable habitat in terms of resources availability, it is not surprising that females are more likely to exhibit a NHPI-biased settlement strategy than males. Body mass could also be considered as a proxy of the quality of early experience within the natal environment and could enhance NHPI-based settlement strategy more closely for females. However, in the literature, we found no study investigating sex differences in the use of early experience for post-dispersal settlement. Second, also in line with our expectations, the probability of using an NHPI-based settlement strategy increased as individual body mass increased. Heavier juveniles can be considered higher quality individuals (Toïgo *et al.* 2006), with higher expected reproductive success as adults (Vanpé *et al.* 2010). Higher body mass is, in large part, a result of high early growth rate in the natal range, linked to the quality of their natal environment (Hewison *et al.* 2009). For these individuals, originating from good quality environment, the expected fitness benefit of adopting an NHPI-based settlement strategy is likely greater since this should lead them to settle in a high quality post-dispersal range. In contrast, individuals in poorer than average body condition likely originating from poor quality natal ranges, are less likely to benefit from adopting a NHPI-based settlement strategy.

Dispersal provides individuals with a mechanism to improve the habitat quality of their home range. If individuals exhibit some local phenotypic adaptation to their natal environment (Stearns 1989), a NHPI-based settlement strategy may enable them to continue to benefit from this adaptation in their post-dispersal range (Davis *et al.* 2004; Aubret *et al.* 2008; Benard *et al.* 2008). Moreover, prior knowledge of a given environment can be critical to determine reproductive success and, hence, NHPI-based settlement strategy allows

individuals to cue quickly and efficiently on a suitable breeding environment (Davis *et al.* 2004; Clobert *et al.* 2009) and potentially reducing dispersal duration, as was the case in our study population. Thus, an NHPI-based settlement strategy allows individuals to reduce the costs of dispersal, for example, by decreasing the period of exposure to mortality risk during transience, by decreasing the time and/or energy spent in dispersal, and by decreasing opportunity costs through minimizing the loss of familiarity with the local environment. However, for animals born into poor quality environment, an NHPI-based settlement strategy would lead them to settle in poor quality environment, for these individuals an inverse NHPI-based or neutral settlement strategy could rather be adopted (Stamps *et al.* 2009). In our study population, two individuals (one male and one female) settled temporarily in a post-dispersal range that they selected using an NHPI-based strategy, but subsequently returned to their natal range. These aborted dispersal attempts may clearly be costly, and we might speculate that if the new range was not good enough (in terms of habitat quality or social environment...), individuals can come back to their natal range.

These results reveal the importance of inter-individual variability in post-dispersal settlement behaviour. Indeed, the choice of a settlement strategy seemed to be the result of a subtle balance between the overall costs and benefits of natal dispersal behaviour at the individual level in this large herbivore. Yet, most habitat selection models do not take into account site familiarity (Piper 2011), and dispersal is assumed to be random in this respect. Integrating NHPI-based behaviour for settlement strategies of dispersing individuals (*i.e.* non-random dispersal) should certainly improve the predictive power of such models. Furthermore, a better understanding of the role of early experience on subsequent habitat selection behaviour could be important for conservation programs, increasing the chances of success for a given re-introduction effort (Stamps *et al.* 2007).

Acknowledgments

We would like to thank the local hunting associations, the Fédération Départementale des Chasseurs de la Haute Garonne, as well as numerous co-workers and volunteers for their assistance and, in particular, J.M. Angibault, J. Merlet, D. Picot, J.L. Rames, J. Joachim, H. Verheyden and N. Cebe. This study was funded by the French national institute for

agricultural research (INRA) and L. Debeffe was supported by a Ph.D. grant from the French ministry of higher education and research.

References

- Adrados, C., Verheyden-Tixier, H., Cargnelutti, B., Pepin, 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, J.D.C. (1998) *The European roe deer: the biology of success* Scandinavian University Press, Oslo.
- Andersen, R., Gaillard, J.M., Linnell, J.D.C. & Duncan, P. (2000) Factors affecting maternal care in an income breeder, the European roe deer. *Journal of Animal Ecology*, **69**, 672-682.
- Aubret, F. & Shine, R. (2008) Early experience influences both habitat choice and locomotor performance in tiger snakes. *American Naturalist*, **171**, 524-531.
- Benard, M.F. & McCauley, S.J. (2008) Integrating across life-history stages: Consequences of natal habitat effects on dispersal. *American Naturalist*, **171**, 553-567.
- Benhamou, S. (2004) How to reliably estimate the tortuosity of an animal's path: straightness, sinuosity, or fractal dimension? *Journal of Theoretical Biology*, **229**, 209-220.
- Bonte, D., Van Dyck, H., Bullock, J.M., Coulon, A., Delgado, M., Gibbs, M., Lehouck, V., Matthysen, E., Mustin, K., Saastamoinen, M., Schtickzelle, N., Stevens, V.M., Vandewoestijne, S., Baguette, M., Barton, K., Benton, T.G., Chaput-Bardy, A., Clobert, J., Dytham, C., Hovestadt, T., Meier, C.M., Palmer, S.C.F., Turlure, C. & Travis, J.M.J. (2012) Costs of dispersal. *Biological Reviews*, **87**, 290-312.
- Borger, L., Franconi, N., De Michele, G., Gantz, A., Meschi, F., Manica, A., Lovari, S. & Coulson, T. (2006) Effects of sampling regime on the mean and variance of home range size estimates. *Journal of Animal Ecology*, **75**, 1393-1405.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (1998) *Model Selection and Inference*, 2nd edn. Springer-Verlag, New York.
- 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.

- Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A.A. & Nichols, J.D. (2001) *Dispersal* Oxford university press, New York.
- Clobert, J., Le Galliard, J.F., Cote, J., Meylan, S. & Massot, M. (2009) Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations. *Ecology Letters*, **12**, 197-209.
- Clutton-Brock, T.H., Albon, S.D. & Guinness, F.E. (1988). Reproductive success in male and female red deer. In *Reproductive success* (ed T.H. Clutton-Brock), pp. 325–343. The University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Conradt, L., Clutton-Brock, T.H. & Guinness, F.E. (1999) The relationship between habitat choice and lifetime reproductive success in female red deer. *Oecologia*, **120**, 218-224.
- Coulon, A., Cosson, J.F., Morellet, N., Angibault, J.M., Cargnelutti, B., Galan, M., Aulagnier, S. & Hewison, A.J.M. (2006) Dispersal is not female biased in a resource-defence mating ungulate, the European roe deer. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **273**, 341-348.
- Davis, J.M. & Stamps, J.A. (2004) The effect of natal experience on habitat preferences. *Trends in Ecology & Evolution*, **19**, 411-416.
- Debeffe, L., Morellet, N., Cargnelutti, B., Lourtet, B., Bon, R., Gaillard, J.-M. & Mark Hewison, A.J. (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**, 1327-1337.
- Debeffe, L., Morellet, N., Cargnelutti, B., Lourtet, B., Coulon, A., Gaillard, J.M., Bon, R. & Hewison, A.J.M. (in revision) Exploration as a key component of natal dispersal: dispersers explore more than philopatric individuals in roe deer. *Animal Behaviour*.
- Dethier, V.G. (1982) Mechanism of Host-Plant Recognition. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, **31**, 49-56.
- Dray, S. & Dufour, A.B. (2007) The ade4 package: Implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*, **22**, 1-20.
- Emlen, S.T. & Oring, L.W. (1977) Ecology, Sexual Selection, and Evolution of Mating Systems. *Science*, **197**, 215-223.
- Gaillard, J.M., Hewison, A.J.M., Kjellander, P., Pettorelli, N., Bonenfant, C., Van Moorter, B., Liberg, O., Andren, H., Van Laere, G., Klein, F., Angibault, J.M., Coulon, A. & Vanpé, C. (2008) Population density and sex do not influence fine-scale natal dispersal in roe deer. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **275**, 2025-2030.

- Greenwood, P.J. (1980) Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour*, **28**, 1140-1162.
- Haughland, D.L. & Larsen, K.W. (2004) Exploration correlates with settlement: red squirrel dispersal in contrasting habitats. *Journal of Animal Ecology*, **73**, 1024-1034.
- Hewison, A.J.M., 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, A.J.M., Gaillard, J.M., Delorme, D., Van Laere, G., Amblard, T. & Klein, F. (2011) Reproductive constraints, not environmental conditions, shape the ontogeny of sex-specific mass-size allometry in roe deer. *Oikos*, **120**, 1217-1226.
- 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. & Cebe, N. (2009) Landscape fragmentation influences winter body mass of roe deer. *Ecography*, **32**, 1062-1070.
- Howard, W.E. (1960) Innate and environmental dispersal of individual vertebrates. *American Midland Naturalist*, **63**, 152-161.
- Hultgren, K.M. & Stachowicz, J.J. (2010) Size-related habitat shifts facilitated by positive preference induction in a marine kelp crab. *Behav. Ecol.*, **21**, 329-336.
- Kearney, M. (2006) Habitat, environment and niche: what are we modelling? *Oikos*, **115**, 186-191.
- Kenward, R.E., Rushton, S.P., Perrin, C.M., Macdonald, D.W. & South, A.B. (2002). From marking to modelling: dispersal study techniques for land vertebrates. In *Dispersal ecology* (eds J.M. Bullock, R.E. Kenward & R.S. Hails), pp. 50-71. Blackwell Publishing, Malden.
- Krebs, J.R. & Davies, N.B. (1993). Parental care and mating systems. In *An Introduction to Behavioural Ecology* (eds J.R. Krebs & N.B. Davies), pp. 208-243. Blackwell Scientific Publications.
- Lenormand, T. (2002) Gene flow and the limits to natural selection. *Trends in Ecology & Evolution*, **17**, 183-189.
- Linnell, J., Wahlstrom, K. & Gaillard, J.M. (1998). From birth to independence. In *The European roe deer: the biology of success* (eds R. Andersen, P. Duncan & J.D.C. Linnell), pp. 257-283. Scandinavian University Press, Oslo.

- Loe, L.E., Mysterud, A., Veiberg, V. & Langvatn, R. (2009) Negative density-dependent emigration of males in an increasing red deer population. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **276**, 2581-2587.
- Mabry, K.E. & Stamps, J.A. (2008) Dispersing brush mice prefer habitat like home. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **275**, 543-548.
- Mannan, R.W., Mannan, R.N., Schmidt, C.A., Estes-Zumpf, W.A. & Boal, C.W. (2007) Influence of natal experience on nest-site selection by urban-nesting Cooper's hawks. *Journal of Wildlife Management*, **71**, 64-68.
- McLoughlin, P.D., Gaillard, J.M., Boyce, M.S., Bonenfant, C., Messier, F., Duncan, P., Delorme, D., Van Moorter, B., Said, S. & Klein, F. (2007) Lifetime reproductive success and composition of the home range in a large herbivore. *Ecology*, **88**, 3192-3201.
- Morellet, N., Verheyden, H., Angibault, J.M., Cargnelutti, B., Lourtet, B. & Hewison, A.J.M. (2009) The effect of capture on ranging behaviour and activity of the European roe deer *Capreolus capreolus*. *Wildlife Biology*, **15**, 278-287.
- Nathan, R. (2001) The challenges of studying dispersal. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 481-483.
- Nilsen, E.B., Linnell, J.D.C. & Andersen, R. (2004) Individual access to preferred habitat affects fitness components in female roe deer *Capreolus capreolus*. *Journal of Animal Ecology*, **73**, 44-50.
- Pays, O., Benhamou, S., Helder, R. & Gerard, J.F. (2007) The dynamics of group formation in large mammalian herbivores: an analysis in the European roe deer. *Animal Behaviour*, **74**, 1429-1441.
- Pilot, M., Jedrzejewski, W., Branicki, W., Sidorovich, V.E., Jedrzejewska, B., Stachura, K. & Funk, S.M. (2006) Ecological factors influence population genetic structure of European grey wolves. *Molecular Ecology*, **15**, 4533-4553.
- Piper, W.H. (2011) Making habitat selection more "familiar": a review. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **65**, 1329-1351.
- 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/>.
- Ratcliffe, P.R. & Mayle, B. (1992) Roe deer biology and management. *Forestry Commission Bulletin*, **105**, 1-28.

- Richard, E., Morellet, N., Cargnelutti, B., Angibault, J.M., Vanpé, C. & Hewison, A.J.M. (2008) Ranging behaviour and excursions of female roe deer during the rut. *Behavioural Processes*, **79**, 28-35.
- Roshier, D.A. & Reid, J.R.W. (2003) On animal distributions in dynamic landscapes. *Ecography*, **26**, 539-544.
- Sacks, B.N., Mitchell, B.R., Williams, C.L. & Ernest, H.B. (2005) Coyote movements and social structure along a cryptic population genetic subdivision. *Molecular Ecology*, **14**, 1241-1249.
- Selonen, V., Hanski, I.K. & Desrochers, A. (2007) Natal habitat-biased dispersal in the Siberian flying squirrel. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **274**, 2063-2068.
- Selonen, V., Hanski, I.K. & Desrochers, A. (2010) Measuring habitat availability for dispersing animals. *Landscape Ecology*, **25**, 331-335.
- Stamps, J. (2001). Habitat selection by dispersers: integration of proximate and ultimate approaches. In *Dispersal* (eds J. Clobert, E. Danchin, A.A. Dhondt & J.D. Nichols), pp. 230-242. Oxford university press, New York.
- Stamps, J.A., Krishnan, V.V. & Reid, M.L. (2005) Search costs and habitat selection by dispersers. *Ecology*, **86**, 510-518.
- Stamps, J.A., Krishnan, V.V. & Willits, N.H. (2009) How different types of natal experience affect habitat preference. *American Naturalist*, **174**, 623-630.
- Stamps, J.A. & Swaisgood, R.R. (2007) Someplace like home: Experience, habitat selection and conservation biology. *Applied Animal Behaviour Science*, **102**, 392-409.
- Stearns, S.C. (1989) The evolutionary significance of phenotypic plasticity - phenotypic sources of variation among organisms can be described by developmental switches and reaction norms. *Bioscience*, **39**, 436-445.
- Stenseth, N.C. & Lidicker, W.Z. (1992) *Animal Dispersal: Small Mammals as a Model* Chapman and Hall, London.
- Toïgo, C., Gaillard, J.M., Van Laere, G., Hewison, M. & Morellet, N. (2006) How does environmental variation influence body mass, body size, and body condition? Roe deer as a case study. *Ecography*, **29**, 301-308.

- Vanpé, C., Gaillard, J.M., Kjellander, P., Liberg, O., Delorme, D. & Hewison, A.J.M. (2010) Assessing the intensity of sexual selection on male body mass and antler length in roe deer *Capreolus capreolus*: is bigger better in a weakly dimorphic species? *Oikos*, **119**, 1484-1492.
- Vanpé, C., Morellet, N., Kjellander, P., Goulard, M., Liberg, O. & Hewison, A.J.M. (2009) Access to mates in a territorial ungulate is determined by the size of a male's territory, but not by its habitat quality. *Journal of Animal Ecology*, **78**, 42-51.
- Wahlstrom, L.K. & Kjellander, F. (1995a) Ideal free distribution and natal dispersal in female roe deer. *Oecologia*, **103**, 302-308.
- Wahlstrom, L.K. & Liberg, O. (1995b) Patterns of dispersal and seasonal migration in roe deer (*Capreolus-Capreolus*). *Journal of Zoology*, **235**, 455-467.
- Wauters, L.A., Verbeylen, G., Preatoni, D., Martinoli, A. & Matthysen, E. (2010) Dispersal and habitat cuing of Eurasian red squirrels in fragmented habitats. *Population Ecology*, **52**, 527-536.
- Worton, B.J. (1989) Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology*, **70**, 164-168.



Chapitre VII

Discussion générale



VII.1. Synthèse des résultats

L'ensemble des résultats présentés dans cette thèse révèle l'existence d'une importante variabilité inter-individuelle du comportement de dispersion chez une espèce de grand herbivore : le chevreuil. Les principaux résultats qui contribuent à mieux comprendre comment le comportement de dispersion varie entre les individus dans la population étudiée au cours de ces différentes phases sont les suivants.

- 1/ La dispersion natale est condition-dépendante chez cette espèce, avec un effet marqué à la fois de facteurs internes comme la masse corporelle mais également de facteurs externes comme le degré d'ouverture du paysage. D'une part, les individus les plus lourds ont une plus forte probabilité de disperser, dispersent plus tôt et parcourent des distances de dispersion plus longues, quel que soit leur habitat de départ. D'autre part les individus du milieu le plus ouvert dispersent d'avantage et plus loin. Enfin, l'état sanitaire des individus (présence de parasites dans les fèces) et immunitaire semble intervenir, avec les individus les plus parasités ayant une probabilité plus faible de disperser, l'immunité est plus tournée vers une réponse de type adaptative chez les futurs disperseurs (Chapitre III).

- 2/ Le comportement des individus avant la période de dispersion semble jouer un rôle clef dans la décision des individus à disperser ou à devenir philopatrides. Ainsi, avant la dispersion natale, une grande proportion des futurs disperseurs réalisent des explorations hors de leur domaine vital natal. Ces explorations ont le potentiel d'influer par la suite sur les décisions prises par les individus, se manifestant notamment par la trajectoire de dispersion ; ceci suggère l'existence d'une phase préparatoire de la dispersion (Chapitre IV). De plus, la propension des individus à quitter le domaine natal dépendrait de leur trait de personnalité comme semble le suggérer le syndrome comportemental de dispersion mis en évidence chez cette espèce. En effet, les individus les plus actifs et mobiles ainsi que les individus les moins néophobes sont plus enclins à disperser dans la population étudiée (Chapitre V).

- 3/ Le choix du domaine d'installation semble conditionné par l'empreinte de l'habitat natal chez certains individus, qui recherchent ou au contraire évitent des domaines post-dispersion de composition en habitat comparables à ceux de leur domaine natal. La force de cette empreinte de l'habitat natal dépendrait du sexe des individus et de leur masse corporelle (Chapitre VI).

La figure 9 reprend les principales questions abordées tout au long de cette thèse ainsi que l'influence des différents facteurs externes et internes étudiés. La question centrale de ce

travail visait à mieux comprendre le comportement de dispersion natale d'une population de chevreuils occupant un paysage hétérogène et notamment de répondre à la question « *Qui disperse ?* ». Ainsi, il a été mis en évidence l'importance de facteurs internes (tels que la masse corporelle des individus, leur traits de comportement avant dispersion ou leur sexe) et externes (tels que le degré d'ouverture du paysage) au cours des différentes phases du comportement de dispersion natale dans la population de chevreuils étudiée (Fig.9).

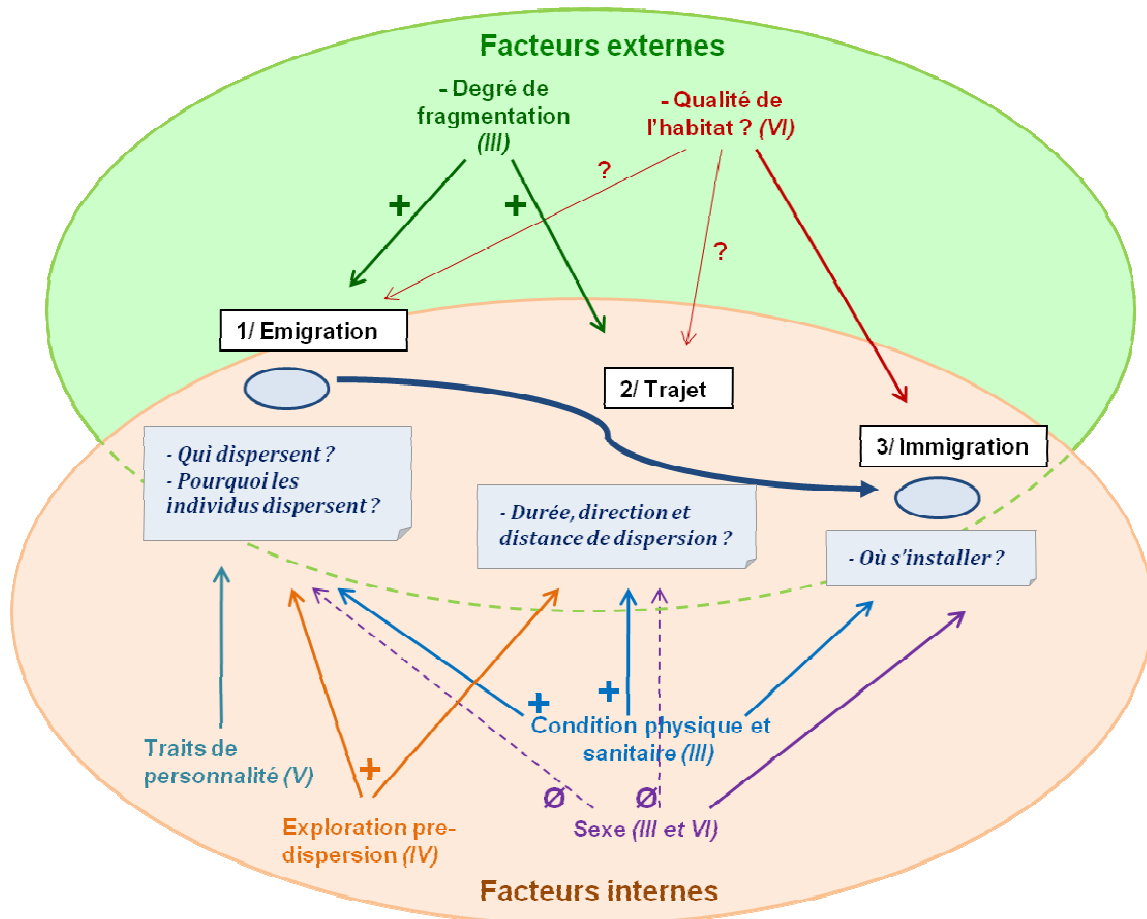


Figure 9. Schéma des trois phases de la dispersion, des questions qui lui sont associées, ainsi que ses relations avec les facteurs internes ou externes étudiés dans cette thèse (les chiffres entre parenthèses donnent les chapitres s'y référant).

D'après ces principaux résultats, on peut en déduire que la variabilité inter-individuelle du comportement de dispersion natale s'observe tout au long du processus de dispersion, de la phase préparatoire à l'installation dans un domaine post-dispersion, pouvant avoir des répercussions au niveau de la population (sur le taux et la distribution des distance de dispersion notamment). D'une manière générale des études théoriques ont pu mettre en évidence qu'en simulant une dispersion condition-dépendante ou hétérogène, et donc variable

en fonction des individus, la persistance de la métapopulation est améliorée (Bonte & de la Peña 2009; Hawkes 2009). Nous révélons ainsi l'importance de considérer cette variabilité inter-individuelle dans les études sur la dispersion et l'intérêt de l'intégrer dans les modèles théoriques considérant la dispersion.

VII.2 Discussion

D'après une synthèse des travaux publiés sur le thème du mouvement (Holyoak *et al.* 2008), un nombre croissant d'études s'intéressent à l'écologie du mouvement telle que définie par Nathan *et al.* (2008). Ces auteurs définissent le mouvement comme un changement de localisation spatiale de l'intégralité de l'animal dans le temps. Le cadre conceptuel élaboré divise les facteurs qui contribuent au mouvement réalisé en quatre compartiments principaux (Fig. 10a) : le statut interne de l'individu (état physiologique, motivation), les facteurs externes (paysage, condition climatique, distribution des ressources, compétition inter- et intra-spécifique, présence de prédateurs...), les capacités de déplacement (capacité à se déplacer par ses propres moyen de locomotion ou par le biais d'autres organismes ou éléments) et les capacités d'orientation de l'individu (capacité à choisir une direction mais également à se diriger en fonction de cette direction) (Nathan *et al.* 2008). Comme souligné, les facteurs externes peuvent influencer les trois autres types de facteurs. Ce cadre conceptuel s'applique à chaque phase de mouvement, ces phases peuvent être à des échelles spatio-temporelles différentes, comme un mouvement en phase d'alimentation ou un mouvement de dispersion (Holyoak *et al.* 2008; Nathan *et al.* 2008). La plus grande majorité des études pertinentes sur le thème du mouvement emploient trois termes principaux : dispersion (46,6% des études), migration (26,8% des études) et mouvement (22,5% des études), mettant de ce fait en avant l'intérêt porté à l'étude de la dispersion dans le champ thématique de l'écologie du mouvement (Holyoak *et al.* 2008). Un intérêt croissant pour des études à des échelles spatiales de plus en plus vastes et sur des sujets aussi variés que la dynamique des métapopulations ou le fonctionnement des méta-communautés, couplé au développement de nouveaux outils issus de la technologie GPS, de la biologie moléculaire ou de système d'information géographique, expliquerait la proportion grandissant des publications en lien avec le mouvement. Cependant, la plupart de ces études mesurent et décrivent le mouvement des organismes considérés sans faire références aux facteurs écologiques ou internes sous-

jacents à ces mouvements. Ainsi, dans les 1000 publications décortiquées par les auteurs de cette synthèse, seulement 9% des études s'intéressent aux effets de l'état interne des individus tel que leur physiologie ou leur motivation, sur le mouvement de ces organismes (Holyoak *et al.* 2008). Pourtant ces facteurs peuvent avoir un rôle clef sur les mouvements réalisés, comme le montrent par exemple les relations entre condition physique (masse de graisse...) ou physiologique (hormones...) et la capacité des individus à effectuer des mouvements de dispersion (Dufty *et al.* 2001; Ims *et al.* 2001). Aussi, les auteurs soulignent le manque d'études sur les capacités d'orientation et de déplacement des individus ainsi que sur le lien entre statut interne de l'individu et ses capacités de mouvement (Fig. 10b).

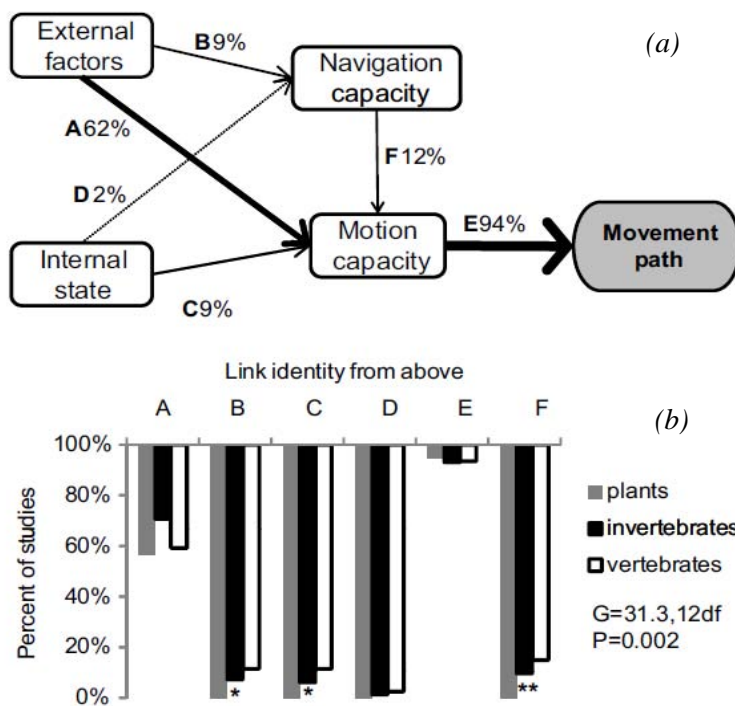


Figure 10. Fréquence d'étude des différents éléments constituant la trame de l'écologie du mouvement telle que décrite dans Nathan *et al.* (2008) (a), ainsi que leur répartition au sein des différents taxa (plantes, vertébrés et invertébrés) (b) d'après Holyoak *et al.* (2008).

Une partie des travaux présentés dans cette thèse s'est focalisée sur les conséquences de la condition physique de l'individu et de son comportement avant dispersion sur un futur mouvement de dispersion. Les résultats contribuent donc à une meilleure compréhension du lien entre le statut interne de l'individu et ses capacités de mouvement et met en évidence l'existence d'une importante variabilité inter-individuelle dans le comportement de dispersion.

Cette variabilité inter-individuelle observée peut être une conséquence directe des coûts associés à chacune des trois phases de la dispersion. En effet, pour chaque individu, en fonction de leurs caractéristiques internes propres mais aussi en fonction de la conjoncture des conditions externes, les coûts et les bénéfices associés à la dispersion sont différents. L'issue

pour un compromis optimal entre ces coûts et ces bénéfices est donc propre à chaque individu. Mieux comprendre cette variabilité inter-individuelle du comportement de dispersion nous renseigne donc indirectement sur les coûts probables de la dispersion mais également sur les causes proximales et ultimes potentielles impliquées dans le comportement de dispersion natale chez cette espèce de grand herbivore.

VII.2.1. Quels peuvent-être les coûts de la dispersion natale chez le Chevreuil ?

La dispersion est un processus coûteux (Bonte *et al.* 2012). Comme exposé en introduction, ces coûts peuvent être classés en quatre catégories : les coûts énergétiques, les coûts en temps, les coûts associés au risque et enfin ceux associés au choix de l'habitat post-dispersion aussi nommés coûts d'opportunité. L'équilibre entre les bénéfices obtenus lors de la dispersion et les coûts engendrés est déterminant dans la gestion des compromis entre les différents traits d'histoire de vie à l'échelle individuelle. Cet équilibre étant différent en fonction de chaque individu, une hétérogénéité du comportement de dispersion au sein d'une même population est générée. Afin d'optimiser cet équilibre entre les coûts et les bénéfices associés à la dispersion, les individus peuvent adopter différentes tactiques. Dans la population de chevreuils étudiée, plusieurs éléments semblent permettre aux individus de réduire les coûts associés au comportement de dispersion natale, et ce, au cours des trois phases de la dispersion.

Tout d'abord, en amont du départ en dispersion, la majeure partie des individus qui s'engageront par la suite dans un mouvement de dispersion réalisent des explorations en dehors de leur domaine natal. Les explorations avant la dispersion sont communes chez de nombreuses espèces de mammifères, comme chez les spermophiles mâles de Belding *Spermophilus beldingi* (Holekamp 1986) et l'Ecureuil de l'Hudson *Tamiasciurus hudsonicus* (Haughland *et al.* 2004), le Lynx boréal *Lynx lynx* (Samelius *et al.* 2011), ou encore chez le Glouton *Gulo gulo* (Vangen *et al.* 2001) ; mais également chez des espèces d'oiseaux, comme le Hibou grand duc *Bubo bubo* (Delgado, Penteriani & Nams 2009), ou le Grimpereau *Climacteris picumnus* et *Cormobates leucophaeus* (Doerr & Doerr 2005). Ces explorations pré-dispersion sont supposées jouer un rôle clef dans le futur comportement de dispersion et notamment pourraient permettre aux individus d'estimer les coûts qui lui sont associés. Par exemple, des informations concernant la qualité et la disponibilité des habitats environnants le

domaine natal pourraient permettre à l'individu d'évaluer certains risques tels que celui de quitter un domaine de très bonne qualité, ou encore d'évaluer les dépenses énergétiques requises lors de déplacements dans des habitats non familiers, et ainsi participer à la réduction des coûts lors de la recherche d'un domaine d'installation. Ainsi, chez le Pic à ventre roux *Melanerpes carolinus*, certains individus adoptent une stratégie d'exploration dite centrée autour du domaine natal, réalisant plusieurs explorations autour de leur domaine natal avant de s'installer définitivement en dehors (Cox & Kesler 2012). Les auteurs suggèrent que ces explorations permettent d'investir dans la collecte d'informations avant la dispersion (Cox *et al.* 2012), comme sur la qualité ou la disponibilité de l'habitat (Stamps *et al.* 1999), la présence de compétiteurs (Stamps 2001) ou encore permettrait la familiarisation progressive au futur site d'installation (Selonen *et al.* 2006). De plus les explorations pré-dispersion pourraient permettre de localiser des domaines d'installation potentiels comme c'est le cas chez le Blaireau (Roper *et al.* 2003). Toutefois, au vu des distances importantes parcourues pendant la dispersion par rapport à celles parcourues en exploration, cette hypothèse semble peu réaliste pour la plupart des individus dans la population étudiée. D'une manière plus ou moins prononcée ces explorations influencent les caractéristiques du futur comportement de dispersion comme la distance (Haughland *et al.* 2004) dans une population d'écureuils terrestres) ou l'orientation (Matthysen *et al.* 2010) dans une population de sitelles torchepots) des mouvements pendant la trajectoire.

Pendant la première phase de la dispersion, l'émigration, nos résultats montrent que les individus les plus lourds ont une plus forte probabilité de disperser. Aucun événement de dispersion chez des individus pesant en dessous d'un poids seuil de 14kg n'a été observé chez les 60 individus suivis. Uniquement les individus en bonne condition physique (poids élevé et taux de parasitisme plus faible) et donc capables de supporter les coûts de la dispersion semblent donc s'engager dans un comportement de dispersion. Une telle condition-dépendance de la dispersion a été mise en évidence chez plusieurs espèces (Ims *et al.* 2001), comme chez les spermophiles de Belding, où les individus les plus gros dispersent plus que les individus les plus légers lorsque les coûts énergétiques de la dispersion sont élevés (Holekamp *et al.* 1989). En permettant aux individus de répondre aux variations dans les coûts et bénéfices associés à la dispersion, et ce à court terme, une tactique de dispersion condition-dépendante est plus flexible et devrait donc être plus efficace qu'une tactique de dispersion fixe sans condition (Bowler *et al.* 2005). Dans une étude théorique, une série de simulations suggère qu'une tactique de dispersion dépendante de la condition physique peu

avoir des effets notables sur la dynamique des populations en induisant des mécanismes évolutifs de sauvetage de population structurées dans l'espace (Bonte *et al.* 2009b). En particulier, lorsque la dispersion est modélisée comme une tactique condition-dépendante (ici dépendante de la condition physique des individus), le taux d'extinction des populations locales constituant une métapopulation est proche de zéro. Dans les métapopulations simulées, une condition-dépendance positive de la dispersion est sélectionnée lorsque l'environnement n'est pas stable et que la mortalité pendant les mouvements de dispersion est faible, les individus en bonne condition physique qui dispersent auraient alors une plus forte probabilité d'être fondateurs d'une nouvelle population ou d'intégrer une population à faible densité locale. Au contraire, lorsque l'environnement est stable et le risque de mortalité élevé, la condition-dépendance de la dispersion devient négative, probablement en réponse à la compétition entre apparentés (Bonte *et al.* 2009b).

De plus, dans la population étudiée, la probabilité de dispersion est positivement corrélée à un degré d'activité générale plus élevé (activité, mobilité, température corporelle à la capture...) et/ou des comportements peu néophobes (exploration, réaction indiquant moins de stress lors de la capture). Les individus plus actifs et/ou peu néophobes, sont probablement plus aptes à supporter les coûts de la dispersion. On peut par exemple supposer que pour les individus montrant une activité générale plus élevée et se montrant plus mobiles, le surcoût associé à un déplacement sur une grande distance est plus faible que pour des individus moins actifs et moins mobiles. De la même manière, on peut supposer que le surcoût engendré par le déplacement dans des zones non familières est plus important chez des individus à la tendance néophobe plus marquée. Un lien entre type comportemental ou personnalité et capacité de dispersion se retrouve chez différentes espèces (Cote *et al.* 2010a). Les cinq grands traits de comportement repris par Réale *et al.* (2007) que sont la témérité, l'exploration, l'activité, l'agressivité et la sociabilité ont tous été mis en lien avec la dispersion dans diverses études. Par exemple, la témérité est positivement corrélée à la propension des individus à migrer chez le Gardon *Rutilus rutilus* (Chapman *et al.* 2011), ou à la distance de dispersion chez le Guppy de Trinidad *Rivulus hartii* (Fraser *et al.* 2001) ; chez la Mésange charbonnière *Parus major*, les individus futurs disperseurs sont les explorateurs les plus rapides (Dingemanse *et al.* 2003) ; un niveau d'activité général plus élevé est relevé dans une population de campagnols roussâtres *Clethrionomys glareolus* à la capacité de colonisation élevée (Ebenhard 1987); et enfin, la socialité est liée à la décision de disperser chez le Lézard vivipare *Lacerta vivipara* (Cote *et al.* 2007). L'étude du lien entre le comportement de dispersion et des traits de personnalité comme la témérité, l'exploration, l'activité, l'agressivité ou la sociabilité, peut

apporter des informations à propos des mécanismes (causalité immédiate) sous-jacents à la décision de quitter l'aire natale. Chez le Chevreuil, dans la population étudiée, les résultats présentés concernent principalement les traits associés à la témérité, l'exploration et l'activité. Des profils comportementaux des individus pourraient dépendre des compromis qu'ils réalisent entre l'exposition à des sources de risques (via l'utilisation de leur habitat de jour et de nuit) et l'acquisition des ressources (Bonnot *et al.* en préparation). Il ne serait donc pas surprenant que la personnalité influence également le compromis entre les coûts et les bénéfices associés au comportement de dispersion pour chaque individu. Sous cette hypothèse, certaines personnalités pourraient être associées à une probabilité plus faible de dispersion mais également au sein des individus disperseurs à une minimisation des coûts associés à la dispersion. Les coûts et les bénéfices associés à la dispersion sont variables entre les individus et peuvent également varier en fonction du contexte environnemental (Cote *et al.* 2010a). Ces variations seraient alors à l'origine de l'émergence et du maintien de tactiques alternatives au sein de la population. Par exemple, chez le Léopard vivipare en fonction de la densité en congénères la valeur adaptative des individus « sociaux » et « asociaux » diffère, les individus « asociaux » ayant une meilleure croissance dans les populations à faible densité, alors que les individus « sociaux » ont une meilleure reproduction dans les populations en forte densité (Cote, Dreiss & Clobert 2008). Ces différences dans la valeur adaptative des individus se répercutent sur leur probabilité de disperser, en effet, les individus qui dispersent sont plutôt les individus « sociaux » lorsque la densité de la population locale est faible et plutôt les individus « asociaux » lorsque la densité de la population locale est forte (Cote *et al.* 2007).

Pendant la deuxième phase de la dispersion, le trajet, plusieurs facteurs pourraient réduire les coûts de la dispersion. En premier lieu, tout comme avancé pour la première phase, la masse corporelle des individus semble leur permettre d'ajuster leurs dépenses en fonction de leur condition physique. En effet, les individus les plus légers s'engageant dans un mouvement de dispersion parcourent des distances plus réduites que les individus les plus lourds. Cette relation entre la distance de dispersion et la masse corporelle des individus suggère donc qu'uniquement les individus en bonne condition physique sont capables de compenser les coûts associés à un mouvement de dispersion sur une longue distance. Cependant tous les individus en bonne condition ne dispersent pas, suggérant l'existence d'un choix entre la dispersion et la philopatrie et que plusieurs facteurs seraient impliqués dans ce choix. Cette deuxième phase de la dispersion correspond à la recherche d'un domaine

d'installation. La stratégie de recherche employée peut avoir des conséquences directes sur la distance ou la durée du trajet de dispersion et donc sur ses coûts. En effet, dans la population étudiée, l'utilisation d'une stratégie de recherche basée sur les connaissances acquises dans l'habitat natal, avec un attrait ou au contraire un évitement d'habitat de composition similaire à celui de l'habitat natal, est associé à une diminution de la durée du trajet de dispersion. Le trajet de dispersion étant une phase où les risques de mortalité sont particulièrement accrus chez le Chevreuil (risque de collision par les voitures notamment, noyades...) comme chez d'autres espèces (Johnson *et al.* 2009), la diminution de sa durée diminue directement l'exposition à ce risque de mortalité et par la même occasion permet de réduire les coûts en temps et en énergie associés au trajet de dispersion. Cependant l'utilisation d'une stratégie de recherche basée sur les connaissances acquises dans l'habitat natal ne permet pas forcément l'installation dans un habitat de bonne qualité (Selonen, Hanski & Desrochers 2007) réduisant de ce fait les bénéfices potentiels d'un mouvement de dispersion. En fonction des individus, l'adoption d'une telle stratégie a donc des bénéfices variables, pouvant en partie expliquer la variabilité observée dans les stratégies de recherche du domaine post-dispersion employées dans la population étudiée ainsi que leur maintien.

Pendant la dernière phase de la dispersion, l'immigration, les coûts d'opportunité liés à l'installation dans un domaine post-dispersion de qualité médiocre peuvent être élevés. Ces coûts d'opportunités peuvent se traduire par la perte de familiarité avec son environnement pouvant induire une diminution de la survie ou de la reproduction, ou par la perte d'un statut social, ou encore par la perte d'une quelconque adaptation locale (Bonte *et al.* 2012). Une augmentation de l'intensité de la recherche du domaine post-dispersion réduirait ce risque tout en participant à l'augmentation des coûts en temps et en énergie dépensés pendant cette recherche. Rechercher un domaine comparable au domaine natal, via une induction de préférence pour l'habitat natal, pourrait constituer un moyen de sélectionner rapidement et efficacement un domaine post-dispersion de qualité correcte, ceci étant d'autant plus avantageux que la qualité du domaine natal était bonne. De plus, la perte de familiarité avec son habitat est souvent évoquée comme un coût indirect de la dispersion, car réduisant l'efficacité d'un individu dans un nouvel environnement (Benard *et al.* 2008). Dans ce contexte, sélectionner un domaine post-dispersion similaire à son habitat participerait directement à la réduction de ces coûts (Davis *et al.* 2004). En accord avec cette hypothèse, chez le Serpent tigre australien *Notecis scutatus*, les individus ont une locomotion plus efficace au sein leur habitat natal (Aubret & Shine 2008). Chez le Crabe des laminaires

Pugettia producta, les individus ont une meilleure survie dans leur habitat natal (Hultgren & Stachowicz 2010). Pour ces deux espèces une induction de préférence pour l'habitat natal participe donc directement à la sélection d'un domaine post-dispersion de bonne qualité. Dans la population étudiée, une partie des individus seulement manifeste une induction de préférence pour l'habitat natal dans leur sélection du domaine post-dispersion, leur permettant ainsi de réduire la perte de familiarité avec leur environnement natal et de sélectionner rapidement et efficacement un domaine de qualité. Les individus les plus lourds et donc fort probablement issus d'un habitat natal de bonne qualité, et plus particulièrement les femelles, ont le plus tendance à s'installer dans un domaine post-dispersion à la composition en habitat comparable à leur habitat natal, laissant penser que cette stratégie de sélection du domaine post-dispersion est réellement un avantage lorsque les individus sont issus d'habitats de bonne qualité. En milieu naturel, le rôle de l'empreinte de l'habitat natal dans le choix du domaine post-dispersion semble plus complexe que dans les études expérimentales menées en milieux contrôlés. Cependant, lorsqu'ils dispersent, les jeunes écureuils de l'Hudson ont une forte tendance à s'installer dans le même type d'habitat que leur habitat de naissance (Haughland *et al.* 2004), tout comme les jeunes souris sauvages qui dispersent, recherchent et s'installent plus volontiers à l'intérieur de leur habitat natal (Mabry & Stamps 2008). À l'inverse, plusieurs études ne soutiennent pas l'hypothèse du rôle de cette empreinte de l'habitat natal chez les individus disperseurs, comme rapportée pour la sélection de site de nidification d'une population urbaine d'Épervier de Cooper *Accipiter cooperii* (Mannan *et al.* 2007). Comme le souligne Stamps, Krishnan & Willits (2009), l'influence de l'empreinte de l'habitat natal dans le choix du domaine post-dispersion dépend de l'expérience propre à chaque individu. Ainsi, au sein d'une population et en fonction de ces différences entre les individus plusieurs stratégies d'installation peuvent coexister. Des individus ayant eu des expériences positives au sein de leur domaine natal seraient plus enclins à sélectionner un domaine post-dispersion présentant les mêmes stimuli, alors qu'à l'inverse des individus ayant eu des expériences négatives dans leur domaine natal pourraient répondre en évitant la présence de ces stimuli dans l'environnement.

VII.2.2. Quelles peuvent être les causes de la dispersion natale chez le Chevreuil ?

Comme avancé par Wahlstrom *et al.* (1995b), la dispersion des femelles semble être « volontaire » chez le Chevreuil. En effet, dans leur étude, les femelles se distribuent en fonction de la disponibilité en ressources dans le paysage, suggérant une dispersion volontaire de la part des individus (Wahlstrom *et al.* 1995b). Ces auteurs avancent que la distribution observée des femelles en fonction des ressources correspond à une distribution telle que prédite sous l'hypothèse de la distribution idéale libre de Fretwell *et al.* (1970). Cependant dans la population de chevreuils étudiée au cours de cette thèse, aucune différence particulière entre mâles et femelles n'a été notée, laissant à penser que la dispersion peut être une décision individuelle, « volontaire », pour les deux sexes. En effet, le rôle joué par les explorations et les traits de comportement avant la période de dispersion sur la capacité des individus à disperser suggère que leur décision de disperser ou non est prise en amont de la période de dispersion elle-même. Ainsi, cette décision individuelle serait fonction de la personnalité des individus, de leur masse corporelle ainsi que du milieu qu'ils côtoient, sans distinction entre les sexes. Dans un cas de dispersion non volontaire, où une partie des individus de la population serait expulsée au printemps, par exemple par les mères avant leur prochaine mise bas, le comportement des individus futurs disperseurs et des futurs philopatriques ne devrait pas être différent avant la période de dispersion. En effet, contrairement à ce qui est observé dans la population étudiée, on ne s'attend pas à ce que certains individus préparent la dispersion ou à ce que certains individus aient une probabilité plus forte de disperser en fonction de leur masse corporelle ou de leur trait de comportement, si la décision de disperser ou non dépend d'individus extérieurs. De plus, sous l'hypothèse d'une dispersion « forcée », par exemple, si les jeunes mâles se retrouvent chassés par les mâles adultes territoriaux de la zone, comme avancé par Wahlstrom (1994), des patrons de dispersion différents entre les sexes peuvent être attendus, ce qui n'est pas le cas de notre population d'étude.

Trois principaux types de facteurs ultimes du comportement de dispersion sont généralement décrits (cf. chapitre d'introduction p 23-26) : les interactions entre apparentés, l'évitement de la consanguinité et l'instabilité de l'habitat. Considérant l'équilibre entre les coûts et les bénéfices associés à la dispersion, ces facteurs peuvent modifier la manifestation du comportement de dispersion au niveau individuel. Par exemple, chez la Corneille noire, les liens de parenté via les bénéfices tirés par la formation d'association des jeunes mâles avec un

couple reproducteur, influence la probabilité de dispersion et la destination de la dispersion (Baglione *et al.* 2003). Mais qu'en est-il chez le Chevreuil et en particulier dans la population étudiée ?

Sous l'hypothèse que la dispersion soit sélectionnée comme un moyen d'éviter des accouplements consanguins, un biais de dispersion en faveur d'un des deux sexes est attendu (Greenwood 1980; Bowler *et al.* 2005). En effet, pour assurer un risque moindre d'accouplements consanguins, il suffit que l'un des deux sexes disperse. Dans le cas des oiseaux, Greenwood (1980) suppose que les mâles adoptent une stratégie de défense des ressources et que pour cette raison ils ont plus de bénéfices à être philopatrics (meilleure connaissance des ressources dans l'habitat natal) alors que les femelles disperseraient afin d'éviter des accouplements consanguins. Dans le cas des Mammifères la situation est différente, chez beaucoup d'espèces, les mâles adoptent plutôt une stratégie de défense des femelles, la distribution des femelles déterminerait alors celles des mâles, et ces derniers peuvent alors tirer profit d'un mouvement de dispersion (Greenwood 1980). Or, aucun biais de dispersion en fonction du sexe n'est observé chez le Chevreuil, tant au niveau du taux de dispersion que de la distance parcourue (Coulon *et al.* 2006a; Gaillard *et al.* 2008). Grâce à une étude sur la microstructure génétique d'une population de chevreuils, Bonnot *et al.* (2010) ont constaté une absence de différence entre mâles et femelles dans les relations d'apparentement en fonction de la distance chez les adultes, à une échelle spatiale particulièrement fine. Dans cette même population, le niveau d'apparentement entre individus du même sexe se révèle élevé à des distances inférieures à 480m, suggérant une distribution non aléatoire des individus (Bonnot *et al.* 2010). Chez cette espèce, dont les adultes ont des mœurs sédentaires et dont le système social est basé sur des petites unités familiales (Hewison *et al.* 1998), l'opportunité pour des accouplements consanguins est élevée. De plus, les faons issus d'accouplements entre individus apparentés ont une moins bonne survie que les faons issus d'accouplements entre individus non apparentés (Vanpé *et al.* 2009). Ainsi, l'évitement d'accouplements consanguins délétères serait une conséquence bénéfique de la dispersion natale. Cependant, les femelles adultes philopatrics pourraient « compenser » les effets négatifs de ne pas avoir dispersé en réalisant des excursions en dehors de leur domaine vital pendant la période du rut (Richard *et al.* 2008). L'occurrence de ces excursions ainsi que leurs caractéristiques au sein de différentes populations de chevreuils à travers l'Europe est également décrite dans l'annexe II de cette thèse. La présence d'excursions synchronisées pendant le cœur de la période du rut chez les femelles se retrouve dans les 6 populations

étudiées à travers l'Europe, dans des proportions allant de 25 à 71% des femelles manifestant des excursions (taux moyen \pm SE d'excursion = $42,4 \pm 16,2$, $N = 6$), et soulignant la généralité de ce patron. La taille du territoire des mâles adultes influence la distance de ces excursions, avec une distance parcourue plus importante dans les aires d'études où les territoires des mâles sont les plus grands. La distance parcourue permet donc aux femelles de rencontrer des mâles dont le territoire n'est pas recouvrant avec leur domaine vital estival, suggérant le rôle de ces excursions dans le choix du partenaire sexuel par les femelles et son impact potentiel sur la diminution du risque des accouplements consanguins. Des excursions d'une distance moyenne (\pm SE) de $1,89 \pm 1,35$ km ($N = 50$) ont été constatées dans la population française étudiée au cours de cette thèse. Elles pourraient ainsi indirectement permettre aux femelles de s'accoupler avec des mâles auxquels elles sont faiblement apparentées. Sous cette hypothèse, un taux d'excursion plus important est attendu chez les femelles philopatrices par rapport aux femelles qui ont préalablement effectué une dispersion natale et qui ont de ce fait une probabilité faible que les mâles présents sur leur domaine estival leur soient apparentés.

Sous l'hypothèse du rôle de la compétition pour les ressources entre apparentés ou de l'instabilité de l'habitat dans la décision des individus à disperser, aucune différence dans le comportement de dispersion n'est attendue entre les sexes (Bowler *et al.* 2005). Dans cette thèse, peu d'éléments ont été apportés pour étayer ces hypothèses. Néanmoins, dans la population étudiée, la dispersion semble être une décision individuelle et « volontaire » avec certains individus qui semblent plus prédisposés à disperser (masse corporelle suffisante, trait de comportement spécifique tel qu'une mobilité accrue ou une faible néophobie) et qui préparent leur future dispersion (phase exploratoire pré-dispersion), comme suggéré par Wahlstrom *et al.* (1995b) chez les femelles d'une population scandinave, et donc probablement liée à la maximisation des ressources (Wahlstrom *et al.* 1995b). Dans cette population scandinave, aucune différence n'est observée au niveau des paramètres de reproduction et dans la condition physique des individus, cette observation étant en accord avec une distribution en fonction des ressources (Pulliam & Caraco 1984). De plus, le taux de dispersion s'accroît dans les milieux au degré de fragmentation le plus prononcé. Les milieux les plus ouverts sont les plus soumis à la pression anthropique dans la zone d'étude et les plus instables en comparaison au milieu strictement forestier, plus stable. Les milieux les plus ouverts sont constitués de nombreuses parcelles agricoles soumises au rythme des semis et récoltes des céréales, mais aussi à la rotation des cultures et aux remaniements des parcelles

(coupes de haies...). Cependant, un taux de dispersion différent dans ces milieux pourrait également être dû à d'autres facteurs comme par exemple des différences de densité ou de qualité des habitats existantes entre ces divers milieux. En effet la densité locale est connue pour affecter les taux de dispersion, et ce d'une manière positive ou négative en fonction des espèces ou des études (Matthysen 2005). De même en réponse à une détérioration de la qualité de l'habitat et à une baisse de la disponibilité en ressources, le taux de dispersion de la population peut augmenter (Bowler *et al.* 2005).

VII.3. Conclusion et implications

L'objectif général de cette thèse était d'appréhender les facteurs qui peuvent générer une variabilité inter-individuelle dans le comportement de dispersion chez une espèce de grand herbivore, afin de mieux comprendre la dispersion natale chez le Chevreuil européen dans un paysage hétérogène. Nous avons ainsi montré que la condition physique des individus, leur comportement avant la période de dispersion, la stratégie de recherche du domaine post-dispersion employée ou encore le degré d'ouverture du paysage, sont des facteurs clefs modulant le comportement de dispersion tout au long de ces trois phases.

Le taux de dispersion et la distribution des distances de dispersion d'une population sont deux paramètres clefs pour définir leur capacité de colonisation d'une espèce ou d'une population (Parker & Reichard 1998). Toute variabilité de ces paramètres peut avoir d'importantes conséquences. Comme souligné par Hawkes (2009), la considération de la variabilité inter-individuelle du comportement de dispersion est fondamentale et permettrait notamment d'établir de meilleurs liens entre la dispersion et le fonctionnement des populations. En effet, la dynamique des populations locales ainsi que la dynamique d'une métapopulation sont directement influencées par l'hétérogénéité des caractéristiques de la dispersion au sein des populations (Hawkes 2009). Par exemple, en utilisant un modèle spatialement et temporellement explicite, des séries de simulations ont permis de mettre en évidence qu'une distance de dispersion de type leptokurtique et donc variable entre les individus facilite la persistance de la population (Etienne *et al.* 2002). Appréhender la variabilité inter-individuelle du comportement de dispersion pour les différentes phases peut avoir des applications directes en biologie de la conservation, notamment dans la gestion de

populations sensibles, en permettant par exemple de mieux estimer la viabilité des sous-populations, ou encore dans la gestion des espèces invasives ou envahissantes, en augmentant par exemple la qualité des prédictions de l'expansion de l'espèce ou dans la définition des zones les plus à risques. Toujours d'un point de vue de la biologie de la conservation, la capacité d'installation dans un nouveau domaine est une phase critique à prendre en compte dans les projets de réintroductions ou de renforcements de populations. Cette phase peut s'apparenter à la dernière phase de la dispersion mais avec une dispersion complètement artificielle et forcée. Par exemple, considérer le rôle de l'empreinte de l'habitat natal sur la sélection d'un nouveau domaine dans les programmes de réintroduction, en relâchant des individus dans des milieux comparables à leur milieu d'origine, pourrait en améliorer le succès (Stamps & Swaisgood 2007).

Chez le Chevreuil, une grande variabilité inter-individuelle est observée au cours des trois phases du processus de dispersion natale. De plus, plusieurs caractéristiques du comportement de dispersion participeraient à la réduction des coûts directs et indirects associés à la dispersion. Ces particularités, alliées à une importante plasticité chez cette espèce d'ongulé (Jepsen *et al.* 2004) et à la régression du nombre de prédateurs naturels, pourraient expliquer le succès de sa colonisation dans de nouveaux milieux de plus en plus anthropisés tels que les grandes plaines agricoles ou à proximité des zones urbaines. Dans ces nouveaux milieux, le Chevreuil a adapté son comportement social et spatial. D'une espèce solitaire ou en petits groupes familiaux en milieu forestier (Bideau, Vincent & Maire 1983) on le retrouve formant des groupes de plus d'une dizaine d'individus dans les milieux ouverts (Cibien *et al.* 1989; Gerard *et al.* 2002). Il a également modifié sa relation avec l'élément boisé (Hewison *et al.* 2001; Cargnelutti *et al.* 2002) et adapté la taille de son domaine vital avec des domaines vitaux plus grands dans les milieux les plus ouverts (Maublanc 1986). La proximité grandissante du Chevreuil et ses interactions avec l'Homme s'explique par la diversité croissante des habitats qu'il occupe et l'augmentation de ses effectifs. Le Chevreuil est notamment responsable d'un nombre non négligeable d'accidents par collision avec des véhicules. Les jeunes chevreuils sont surtout impliqués pendant la trajectoire de dispersion, phase de leur vie caractérisée par une grande mobilité. Mieux comprendre la dispersion permettrait ainsi de mieux appréhender les portions de route accidentogènes ou les périodes les plus à risques et d'entreprendre les mesures de prévention les plus appropriées.

L'importance d'étudier le comportement de dispersion dans son intégralité, c'est-à-dire d'étudier les trois phases de la dispersion (départ, trajectoire et installation) de façon complémentaire, a été mise en avant par de nombreux auteurs (Clobert *et al.* 2001, Bowler & Benton 2005, Ronce 2007). Dans cette thèse nous avons cherché à étudier l'ensemble de ces phases de la dispersion, même si des analyses plus poussées sur la seconde phase, la trajectoire de dispersion, restent encore à l'état de perspectives. Nous nous sommes également intéressés à ce qui se passe en amont de la phase de départ en dispersion à proprement parlé. Ainsi les facteurs influençant la première phase de la dispersion peuvent être séparés en deux catégories de facteurs. Tout d'abord, les causalités immédiates interviennent au moment du départ en dispersion, qui peuvent-elles mêmes être différenciés par des facteurs internes tels que la masse corporelle des individus ou leur statut hormonal et des facteurs externes tels que la qualité de l'habitat natal ou la densité de la population locale. Les facteurs ontogénétiques, constituent la deuxième catégorie de facteurs et interviennent en amont du départ de dispersion, tout au long du développement des individus. Ces facteurs ontogénétiques peuvent faire référence à des différences de personnalité entre les individus mais également au développement de tout comportement facilitant par la suite la dispersion (telle que les explorations avant la dispersion ou la dissociation progressive du lien entre le jeune et sa mère). Chez le Chevreuil, nous avons pu voir que le comportement des individus, plusieurs mois avant leur départ en dispersion, influence leur décision de disperser ou non mais aussi les caractéristiques de la trajectoire de dispersion. Ces résultats suggèrent donc l'importance de l'étude de l'ontogénèse de la dispersion, champ d'étude largement moins examiné.

Ainsi les différentes phases de la dispersion pourraient être séparées non plus en trois phases mais en quatre, séparant la première phase en deux, en accord avec les deux catégories de facteurs décrites ci-dessus : ontogénèse de la dispersion, départ en dispersion, trajectoire empruntée et installation dans un domaine post-dispersion. Toutes ces phases étant en interaction les unes avec les autres il est particulièrement intéressant d'étudier l'intégralité du comportement de dispersion au sein d'une même population afin de mieux appréhender les relations qui existent entre ces différentes phases. Par exemple, dans la population de chevreuils étudiée, les explorations avant la période de dispersion que l'on peut classer comme facteurs ontogénétiques de la dispersion, influence la direction de la trajectoire de dispersion empruntée par la suite.

VII.4. Perspectives

De nombreux autres facteurs peuvent être sources de variation entre individus dans leur comportement de dispersion et n'ont pu être abordés dans cette thèse, comme les liens entre la mère et son jeune en amont du départ ou les caractéristiques du paysage sur la trajectoire de dispersion.

L'étude des liens au sein des couples mère-jeune pourrait nous renseigner sur l'ontogénèse de la dispersion et plus particulièrement sur la phase d'émancipation des jeunes avant la dispersion. En équipant simultanément la mère et son jeune d'un collier GPS avant la période de dispersion, des données de positionnement simultanés pour les deux individus, permettraient l'étude de l'évolution de la distance les séparant. Les mois précédant la période de dispersion correspondent à une période critique dans le sens où les liens avec la mère changent (Linnell *et al.* 1998a). Il est notamment attendu à ce que la distance séparant la mère et le jeune augmente à l'approche de la période de dispersion. Il serait intéressant de comparer l'évolution de ces distances entre les individus qui s'engageront par la suite dans une dispersion et ceux qui au contraire restent au sein ou à proximité de leur domaine natal, dans le but de mieux appréhender l'ontogénèse du comportement de dispersion chez ces individus. Une différence entre le sexe des jeunes peut être attendue si par exemple des changements hormonaux chez le jeune, spécifiques à l'un des sexes, affectent les liens avec la mère, mais surtout une émancipation différente, plus précoce ou plus soudaine est attendue de la part des futurs disperseurs. Une étude ontogénétique serait alors complémentaire de celle présentée dans cette thèse sur le comportement exploratoire des jeunes avant la dispersion, et permettrait notamment de constater si les explorations détectées ont lieu en présence ou en l'absence de la mère. Chez la Mésange charbonnière, les parents s'engagent dans des mouvements exploratoires dit familiaux avec leur jeunes de l'année, et ces mouvements ont par la suite le potentiel d'influencer les décisions prises par les jeunes pendant leur trajectoire de dispersion (Matthysen *et al.* 2010). Pour le moment, trop peu de couples mère-jeunes ont été équipés de colliers GPS pour réaliser cette analyse. De plus, coupler les données de positionnement GPS avec des données d'observations directes permettrait de compléter les mesures de distance avec des données sur le comportement social des individus, tels que des interactions directes entre la mère et ses jeunes ou des interactions avec les mâles locaux.

De plus, l'influence des composantes paysagères sur la trajectoire de la dispersion, constituant la deuxième phase du processus de dispersion, n'a pu être étudiée au cours de cette thèse. L'étude de l'influence du paysage sur les mouvements de dispersion est intrinsèquement liée à celle de la connectivité, cette dernière étant définie comme le degré de facilitation (ou de limitation) des mouvements au sein de ce paysage (Taylor *et al.* 1993). Au cours de leur développement, les individus acquièrent une expérience qui leur est propre (en fonction des composantes de l'habitat natal, du comportement de leur mère, de leurs congénères...). Des différences entre les individus peuvent alors être attendues lors de cette phase de la dispersion, en fonction de ces expériences passées. Ainsi, il serait informatif de relier les règles de déplacement et de sélection de l'habitat établies pendant la trajectoire de dispersion avec les règles de déplacement et de sélection de l'habitat acquises par les individus au sein de leur domaine natal. Une « empreinte » de ces règles acquises dans l'habitat natal auprès de leur mère pourrait alors moduler l'influence des différents composants paysagers sur les déplacements des individus, et ainsi permettre d'établir la connectivité du paysage à l'échelle individuelle. En effet, sous l'hypothèse d'une influence de l'expérience acquise au sein de l'habitat natal sur les déplacements et la sélection de l'habitat, la connectivité du paysage ne serait pas perçue de la même manière par tous les individus et aurait alors une composante individuelle. L'induction de préférence pour l'habitat natal au niveau de la sélection du domaine post-dispersion, mise en évidence pour certains individus de la population étudiée, suggère le rôle que peut jouer une empreinte de l'habitat natal et donc la possibilité de son influence pendant la seconde phase de la dispersion. De par son importance au niveau de l'accès des individus aux ressources et aux habitats disponibles, la connectivité du paysage est une condition à prendre en compte pour la conservation des espèces (Taylor, Fahrig & With 2006). La mise en évidence d'une connectivité à l'échelle individuelle, en influençant la réponse des individus aux éléments constitutifs du paysage, peut donc avoir d'importantes implications en gestion des populations et en conservation des espèces.

Pour une meilleure compréhension de l'empreinte de l'habitat natal dans le choix du domaine d'installation, il serait intéressant d'estimer la qualité de l'habitat puis comparer la qualité de l'habitat du domaine natal et du domaine post-dispersion afin de vérifier si, d'une part, l'effort de recherche d'un domaine post-dispersion (via l'augmentation de la durée de la dispersion) est associée à l'installation dans un domaine de bonne qualité et si, d'autre part, la manifestation d'une induction de préférence pour l'habitat natal dépend de la qualité du

domaine natal, ou en d'autres termes si cette induction induit un coût en favorisant l'installation dans un domaine post-dispersion de qualité moins bonne que des domaines disponibles. Il a été mis en évidence que la qualité de l'habitat n'est pas homogène sur le secteur d'étude, avec les milieux les plus ouverts étant de meilleure qualité pour les chevreuils (Hewison *et al.* 2009). On pourrait donc s'attendre à ce que les individus évoluant au sein de la matrice agricole la plus ouverte et bénéficiant donc d'habitat de bonne qualité manifeste une induction de préférence pour l'habitat natal plus marquée.

Le terme « empreinte » utilisé tout au long de ce manuscrit est à discuter car ici il désigne l'induction de préférence, en l'occurrence pour l'habitat natal, comme défini par Dethier (1982). Cependant pour cette induction de préférence aucune période sensible où l'empreinte peut avoir lieu et ce de façon irréversible n'est indiquée (Davis *et al.* 2004). L'« empreinte » décrite dans ce manuscrit à propos de la préférence pour un certain type d'environnement lors de la sélection du domaine post-dispersion ou encore dans les règles de sélection de l'habitat à l'échelle du déplacement, découlerait donc plus d'un processus de familiarisation que d'empreinte à proprement parlé.

Comme exposé dans cette thèse, des facteurs internes et externes peuvent jouer un rôle important sur le comportement de dispersion des individus. Cependant, dans ce travail de thèse l'accent a été mis sur la composante individuelle, se concentrant sur les facteurs internes en relation avec les différentes étapes du comportement de dispersion réalisé. Les facteurs externes ont été succinctement abordés et le degré d'ouverture du paysage s'est révélé avoir une influence sur le taux de dispersion ainsi que sur la distance de dispersion parcourue. Il serait d'une part intéressant d'approfondir l'impact du paysage sur le taux et la distance de dispersion d'une manière plus fine, par exemple en utilisant les caractéristiques du paysage à l'échelle du domaine natal des individus. Le rôle de la qualité de l'habitat sur la dispersion pourrait alors être abordé. Les coûts associés à la dispersion peuvent être d'autant plus importants que la qualité de l'habitat natal est bonne, car le risque de s'installer dans un domaine de qualité inférieure augmente. Sous cette hypothèse on peut s'attendre à ce que les individus évoluant dans des habitats de bonne qualité dispersent moins ou n'adoptent pas la même stratégie que les individus évoluant dans des habitats de qualité médiocre. D'autre part, d'autres facteurs externes pourraient également avoir leur importance et n'ont pas été abordés dans cette thèse, comme la densité de la population locale. Ce paramètre est reconnu comme affectant le taux de dispersion dans de nombreuses populations, ces dernières manifestant une dispersion densité dépendante négative ou positive en réponse à la

disponibilité en ressources (Matthysen 2005) ou en partenaires sexuels (Loe *et al.* 2009). La population étudiée est soumise à des variations spatiales et temporelles de la densité. En effet depuis 1997, les effectifs de la population estimés par l'indice kilométrique d'abondance ont augmenté pour finalement atteindre un plateau et une certaine stabilité temporelle depuis 2005 (Fig. 4 présentée dans le chapitre II, matériels et méthodes, p 54). En ce qui concerne la variabilité spatiale de la densité, elle est en lien avec les différents secteurs étudiés, la densité de population étant plus élevée dans le secteur le plus fermé. Cependant le faible nombre d'individus ayant dispersé par année et secteurs ne permet pas d'établir un lien entre ces variations et le taux de dispersion observé.

Certains des aspects abordés dans cette thèse demandent à être confirmés. Le lien entre l'état parasitaire et l'état immunitaire des individus avec la dispersion a été abordé de façon exploratoire dans cette thèse et demanderait à être approfondi. Les individus les plus parasités avec une réponse immunitaire moins tournée vers l'adaptatif tendent à moins disperser. L'acquisition de données sur les paramètres parasitologiques et physiologiques des individus continuent, augmentant ainsi la taille des échantillons et permettant de pouvoir confirmer ou infirmer les tendances présentées ici. De la même façon, l'étude de l'influence de la personnalité sur le comportement de dispersion demande à être approfondie. Une nouvelle campagne de terrain devrait permettre l'acquisition de données répétées d'observations comportementales ainsi que de mesures de distances de fuite sur des juvéniles avant la période de dispersion. Grâce à l'acquisition de ces données comportementales répétées riches en informations, il pourra dans un premier temps être mis en évidence des différences dans les traits de personnalité (individus téméraires ou timides par exemple). Les individus qui dispersent sont souvent considérés comme un échantillon d'individus les plus téméraires (Cote *et al.* 2010a), cette prédiction pourra alors être testée dans la population de chevreuils étudiée. De plus, l'utilisation des données de localisations issues des colliers GPS peut fournir des informations précieuses à mettre en lien avec les comportements relevés sur le terrain, comme le comportement exploratoire ou encore les différents types d'habitats fréquentés par l'individu qui peuvent permettre d'en déduire son exposition au risque (Bonnot *et al.* en préparation). En cumulant les informations comportementales et physiologiques relevées pendant leur capture, aux données issues des observations comportementales et des distances de fuite relevées sur le terrain ainsi qu'aux données de localisation par GPS recueillies tout au long de l'année, 4 des 5 traits de comportement soulignés par Réale *et al.* (2007) que sont la témérité, l'exploration, l'activité, l'agressivité et la sociabilité, peuvent être abordés. Seule

l'agressivité est une dimension de la personnalité qui ne peut être examinée avec les données recueillies. Les données de localisation permettent de révéler le comportement exploratoire, le degré d'activité des individus ainsi que leur utilisation des zones à risques. Les données physiologiques et comportementales relevées à la capture peuvent permettre d'estimer le niveau de stress des individus et donc être une mesure de leur témérité lors d'un événement particulièrement stressant alors que les observations comportementales sur le terrain et les distances de fuite permettraient plus d'estimer la témérité dans les situations quotidiennes à l'animal. La sociabilité pourrait être estimée lors des observations sur le terrain en notant par exemple le nombre d'individus constituant les groupes ou si l'individu est fréquemment observé seul.

De façon complémentaire au suivi direct du comportement de dispersion via l'utilisation de données de positionnement par GPS, les analyses génétiques peuvent apporter d'autres sources d'informations. En effet, selon le principe que la dispersion efficace assure le transfert du matériel génétique de l'individu de son lieu de naissance vers son lieu de reproduction où naîtra sa progéniture, la dispersion est détectable de manière indirecte par l'étude des flux de gènes qui résultent de ces mouvements de dispersion (Coulon 2006). Un exemple de cette complémentarité est présenté dans l'annexe III. Dans cette analyse, la connectivité du paysage établie à partir du suivi direct des individus marqués est comparée à la distance génétique séparant les différents individus, permettant ainsi de valider les différents éléments du paysage qui affectent cette connectivité. Le modèle mathématique établi montre que pendant leur trajectoire de dispersion les chevreuils suivent les corridors forestiers, et tendent à éviter les constructions (routes et bâtiments). Cependant les modèles de connectivité basés sur ces éléments du paysage ne révèlent pas une meilleure corrélation avec les distances génétiques que la simple distance Euclidienne entre les individus. La recolonisation récente de la population dans la zone d'étude pourrait expliquer l'absence de signal génétique suffisamment fort pour être détecté dans cette population.

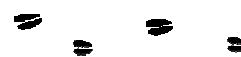
De plus, en perspective à ce travail réalisé sur une mesure directe des mouvements de dispersion, l'étude de la microstructure génétique de la population pourrait être envisagée. En effet, à l'image de ce qui a été réalisé sur une autre population de chevreuils (Bonnot *et al.* 2010), établir les liens de parenté en fonction de la distance peut permettre d'identifier des patrons spatiaux fins. Bonnot *et al.* (2010) montrent que le patron des liens de parenté en fonction de la distance est globalement similaire entre mâles et femelles, avec un

apparemment plus important que ne le voudrait le hasard pour des distances inférieures à 500m. Pour ces courtes distances cependant, une légère différence s'observe entre mâles et femelles, avec un pic du coefficient d'autocorrélation spatiale décalé vers les plus petites distances chez les mâles (autour de 300m de distance entre les individus), alors que chez les femelles les individus les plus apparentés sont distants de 500m (Bonnot *et al.* 2010). Ce résultat suggère un glissement du domaine vital des femelles restées sur le lieu de naissance, et il serait donc intéressant de vérifier l'existence d'un tel patron sur le site d'étude d'Aurignac et de faire le lien avec les données de positionnement des individus disponible. Comme dans le cas de la Corneille noire, où le niveau d'apparement influence directement le choix du domaine d'installation (Baglione *et al.* 2003), chez le Chevreuil, le niveau d'apparement pourrait influencer les décisions individuelles prise au niveau du comportement de dispersion (dispenser ou non, direction, distance, ou encore lieux d'installation). Chez cette espèce, des excursions pendant la période du rut sont observées pour une partie des femelles (annexe II). Sous l'hypothèse du rôle de ces excursions dans l'évitement des accouplements consanguins, le niveau d'apparement entre les individus pourrait également être un facteur déterminant de la destination de ces excursions.

L'ensemble de ces études proposées et présentées ci-dessus, en complément des résultats exposés dans cette thèse, permettrait d'avoir une vision plus complète du comportement de dispersion chez le Chevreuil : depuis la compréhension de l'ontogénèse de ce comportement, à la mise en évidence de ses causalités immédiates, en passant par l'étude de la trajectoire empruntée et du domaine d'installation choisi, et vers ses conséquences directes sur la génétique de la population.



Références bibliographiques



Lever de soleil sur la zone d'étude

- Adrados, C., Verheyden-Tixier, H., Cargnelutti, B., Pepin, 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.
- Ancrenaz, M., Blanvillain, C., Delhomme, A., Greth, A. & Sempere, A.J. (1998) Temporal variations of LH and testosterone in Arabian Oryx (*Oryx leucoryx*) from birth to adulthood. *General and Comparative Endocrinology*, **111**, 283-289.
- Andersen, R., Duncan, P. & Linnell, J.D.C. (1998) *The European roe deer: the biology of success* Scandinavian University Press, Oslo.
- Aragon, P., Meylan, S. & Clobert, J. (2006) Dispersal status-dependent response to the social environment in the Common Lizard, *Lacerta vivipara*. *Functional Ecology*, **20**, 900-907.
- Aubret, F. & Shine, R. (2008) Early experience influences both habitat choice and locomotor performance in tiger snakes. *American Naturalist*, **171**, 524-531.
- Avril, A., Leonard, Y., Letty, J., Peroux, R., Guitton, J.S. & Pontier, D. (2010) Natal dispersal of European hare in a high-density population. *Mammalian Biology*, **76**, 148-156.
- Baglione, V., Canestrari, D., Marcos, J.M. & Ekman, J. (2003) Kin selection in cooperative alliances of carrion crows. *Science*, **300**, 1947-1949.
- Barbraud, C., Johnson, A.R. & Bertault, G. (2003) Phenotypic correlates of post-fledging dispersal in a population of greater flamingos: the importance of body condition. *Journal of Animal Ecology*, **72**, 246-257.
- Belichon, S., Clobert, J. & Massot, M. (1996) Are there differences in fitness components between philopatric and dispersing individuals? *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*, **17**, 503-517.
- Bell, A.M. (2007) Future directions in behavioural syndromes research. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **274**, 755-761.
- Benard, M.F. & McCauley, S.J. (2008) Integrating across life-history stages: Consequences of natal habitat effects on dispersal. *American Naturalist*, **171**, 553-567.
- Bideau, E., Vincent, J.P. & Maire, F. (1983) Seasonal-changes in the patterns of social grouping of 3 forest populations of roe deer. *Revue D Ecologie-La Terre Et La Vie*, **37**, 161-169.

- Bideau, E., Vincent, J.P., Maublanc, M.L. & Gonzalez, R. (1987) Study of dispersal in young roe deer (*Capreolus-Capreolus L*) in forest. *Acta Oecologica-Oecologia Applicata*, **8**, 135-148.
- Bilde, T., Coates, K.S., Birkhofer, K., Bird, T., Maklakov, A.A., Lubin, Y. & Aviles, L. (2007) Survival benefits select for group living in a social spider despite reproductive costs. *Journal of Evolutionary Biology*, **20**, 2412-2426.
- Bohonak, A.J. (1999) Dispersal, gene flow, and population structure. *Quarterly Review of Biology*, **74**, 21-45.
- Bohonak, A.J., Smith, B.P. & Thornton, M. (2004) Distributional, morphological and genetic consequences of dispersal for temporary pond water mites. *Freshwater Biology*, **49**, 170-180.
- Bonnot, N., Gaillard, J.M., Coulon, A., Galan, M., Cosson, J.F., Delorme, D., Klein, F. & Hewison, A.J.M. (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., Blanchard, P., Cote, J., Debeffe, L., Cargnelutti, B., Lourtet, B., Klein, F. & Hewison, A.J.M. (en préparation) Inter-individual variability in habitat use in the landscape of fear: behavioral profile influences how individuals resolve the trade-off between resource acquisition and predation risk.
- Bonte, D. & de la Peña, E. (2009) Evolution of body condition-dependent dispersal in metapopulations. *Journal of Evolutionary Biology*, **22**, 1242-1251.
- Bonte, D., Van Dyck, H., Bullock, J.M., Coulon, A., Delgado, M., Gibbs, M., Lehouck, V., Matthysen, E., Mustin, K., Saastamoinen, M., Schtickzelle, N., Stevens, V.M., Vandewoestijne, S., Baguette, M., Barton, K., Benton, T.G., Chaput-Bardy, A., Clobert, J., Dytham, C., Hovestadt, T., Meier, C.M., Palmer, S.C.F., Turlure, C. & Travis, J.M.J. (2012) Costs of dispersal. *Biological Reviews*, **87**, 290-312.
- Borger, L., Franconi, N., De Michele, G., Gantz, A., Meschi, F., Manica, A., Lovari, S. & Coulson, T. (2006) Effects of sampling regime on the mean and variance of home range size estimates. *Journal of Animal Ecology*, **75**, 1393-1405.
- Bowler, D.E. & Benton, T.G. (2005) Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biological Reviews*, **80**, 205-225.

- Bowler, D.E. & Benton, T.G. (2009) Variation in dispersal mortality and dispersal propensity among individuals: the effects of age, sex and resource availability. *Journal of Animal Ecology*, **78**, 1234-1241.
- Bowman, J. (2003) Is dispersal distance of birds proportional to territory size? *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, **81**, 195-202.
- Bramley, P.S. (1970) Territoriality and reproductive behavior of roe deer. *Journal of reproduction and fertility. Supplement*, **11**, 43-70.
- Cagnacci, F., Focardi, S., Heurich, M., Stache, A., Hewison, A.J.M., Morellet, N., Kjellander, P., Linnell, J.D.C., Mysterud, A., Neteler, M., Delucchi, L., Ossi, F. & Urbano, F. (2011) Partial migration in roe deer: migratory and resident tactics are end points of a behavioural gradient determined by ecological factors. *Oikos*, **120**, 1790-1802.
- Cargnelutti, B., Coulon, A., Hewison, A.J.M., Goulard, M., Angibault, J.M. & Morellet, N. (2007) Testing Global Positioning System performance for wildlife monitoring using mobile collars and known reference points. *Journal of Wildlife Management*, **71**, 1380-1387.
- Cargnelutti, B., Reby, D., Desneux, L., Angibault, J.M., Joachim, J. & Hewison, A.J.M. (2002) Space use by roe deer in a fragmented landscape some preliminary results. *Revue D Ecologie-La Terre Et La Vie*, **57**, 29-37.
- Carnis, L. & Facchini, F. (2008) Une approche économique des dégâts de gibier : Indemnisation, prix et propriété. In Colloque SFER "Chasse, Territoires et Développement durable Outils d'analyse, enjeux et perspectives ", Clermond-Ferrand, France.
- Cederlund, G. (1983) Home range dynamics and habitat selection by roe deer in a boreal area in central Sweden. *Acta Theriologica*, **28**, 443-460.
- Chapman, B.B., Hulthen, K., Blomqvist, D.R., Hansson, L.A., Nilsson, J.A., Brodersen, J., Nilsson, P.A., Skov, C. & Bronmark, C. (2011) To boldly go: individual differences in boldness influence migratory tendency. *Ecology Letters*, **14**, 871-876.
- Cibien, C., Bideau, E., Boisaubert, B. & Maublanc, M.L. (1989) Influence of habitat characteristics on winter social-organization in field roe deer. *Acta Theriologica*, **34**, 219-226.
- Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A.A. & Nichols, J.D. (2001) *Dispersal* Oxford university press, New York.

- Clobert, J., Le Galliard, J.F., Cote, J., Meylan, S. & Massot, M. (2009) Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations. *Ecology Letters*, **12**, 197-209.
- Clutton-Brock, T. (2009) Structure and function in mammalian societies. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, **364**, 3229-3242.
- Clutton-Brock, T.H., Albon, S.D. & Guinness, F.E. (1988). Reproductive success in male and female red deer. In *Reproductive success* (ed T.H. Clutton-Brock), pp. 325–343. The University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Cockburn, A., Osmond, H.L., Mulder, R.A., Green, D.J. & Double, M.C. (2003) Divorce, dispersal and incest avoidance in the cooperatively breeding superb fairy-wren *Malurus cyaneus*. *Journal of Animal Ecology*, **72**, 189-202.
- Colas, B., Olivieri, I. & Riba, M. (1997) *Centaurea corymbosa*, a cliff-dwelling species tottering on the brink of extinction: A demographic and genetic study. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **94**, 3471-3476.
- Cote, J. & Clobert, J. (2007) Social personalities influence natal dispersal in a lizard. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **274**, 383-390.
- Cote, J., Clobert, J., Brodin, T., Fogarty, S. & Sih, A. (2010a) Personality-dependent dispersal: characterization, ontogeny and consequences for spatially structured populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, **365**, 4065-4076.
- Cote, J., Dreiss, A. & Clobert, J. (2008) Social personality trait and fitness. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **275**, 2851-2858.
- Cote, J., Fogarty, S., Weinersmith, K., Brodin, T. & Sih, A. (2010b) Personality traits and dispersal tendency in the invasive mosquitofish (*Gambusia affinis*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **278**, 1670 -1678.
- Coulon, A. (2006) *Etude de l'influence du paysage sur la dispersion du Chevreuil capreolus capreolus en milieu fragmenté*, Thèse de doctorat, Université Paul Sabatier, Toulouse III, Toulouse.
- Coulon, A., Cosson, J.F., Angibault, J.M., Cargnelutti, B., Galan, M., Morellet, N., Petit, E., Aulagnier, S. & Hewison, A.J.M. (2004) Landscape connectivity influences gene flow in a roe deer population inhabiting a fragmented landscape: an individual-based approach. *Molecular Ecology*, **13**, 2841-2850.

- Coulon, A., Cosson, J.F., Morellet, N., Angibault, J.M., Cargnelutti, B., Galan, M., Aulagnier, S. & Hewison, A.J.M. (2006a) Dispersal is not female biased in a resource-defence mating ungulate, the European roe deer. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **273**, 341-348.
- Coulon, A., Guillot, G., Cosson, J.F., Angibault, J.M.A., Aulagnier, S., Cargnelutti, B., Galan, M. & Hewison, A.J.M. (2006b) Genetic structure is influenced by landscape features: empirical evidence from a roe deer population. *Molecular Ecology*, **15**, 1669-1679.
- Cox, A.S. & Kesler, D.C. (2012) Prospecting behavior and the influence of forest cover on natal dispersal in a resident bird. *Behavioral Ecology*, **23**, 1068-1077.
- Danilkin, A. & Hewison, A.J.M. (1996) *Behavioural ecology of Siberian and European roe deer* Chapman & Hall, London.
- Davis, J.M. & Stamps, J.A. (2004) The effect of natal experience on habitat preferences. *Trends in Ecology & Evolution*, **19**, 411-416.
- Delgado, M.D., Penteriani, V. & Nams, V.O. (2009) How fledglings explore surroundings from fledging to dispersal. A case study with Eagle Owls *Bubo bubo*. *Ardea*, **97**, 7-15.
- Delgado, M.D., Penteriani, V., Revilla, E. & Nams, V.O. (2010) The effect of phenotypic traits and external cues on natal dispersal movements. *Journal of Animal Ecology*, **79**, 620-632.
- Dethier, V.G. (1982) Mechanism of Host-Plant Recognition. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, **31**, 49-56.
- Dieckmann, U., O'Hara, B. & Weisser, W. (1999) The evolutionary ecology of dispersal. *Trends in Ecology & Evolution*, **14**, 88-90.
- Dingemanse, N.J., Both, C., van Noordwijk, A.J., Rutten, A.L. & Drent, P.J. (2003) Natal dispersal and personalities in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **270**, 741-747.
- Doerr, E.D. & Doerr, V.A.J. (2005) Dispersal range analysis: quantifying individual variation in dispersal behaviour. *Oecologia*, **142**, 1-10.
- Doligez, B. & Part, T. (2008) Estimating fitness consequences of dispersal: a road to 'know-where'? Non-random dispersal and the underestimation of dispersers' fitness. *Journal of Animal Ecology*, **77**, 1199-1211.

- Duckworth, R.A. & Badyaev, A.V. (2007) Coupling of dispersal and aggression facilitates the rapid range expansion of a passerine bird. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104**, 15017-15022.
- Dufty, A.M. & Belthoff, J.R. (2001). Proximate mechanisms of natal dispersal: the role of body condition and hormones. In *Dispersal* (eds J. Clobert, E. Danchin, A.A. Dhondt & J.D. Nichols). Oxford university press, New York.
- Ebenhard, T. (1987) High-Activity in Bank Voles in Relation to Colonization Ability. *Oikos*, **49**, 297-302.
- Etienne, R., Wertheim, B., Hemerik, L., Schneider, P. & Powell, J. (2002) The interaction between dispersal, the Allee effect and scramble competition affects population dynamics. *Ecological Modelling*, **148**, 153-168.
- Fraser, D.F., Gilliam, J.F., Daley, M.J., Le, A.N. & Skalski, G.T. (2001) Explaining leptokurtic movement distributions: Intrapopulation variation in boldness and exploration. *American Naturalist*, **158**, 124-135.
- Fretwell, S.D. & Lucas, H.J. (1970) On territorial behavior and other factors influencing habitat distributions in birds. *Acta Biotheoretica*, **19**, 16–36.
- Friedenberg, N.A. (2003) Experimental evolution of dispersal in spatiotemporally variable microcosms. *Ecology Letters*, **6**, 953-959.
- Gaillard, J.M., Hewison, A.J.M., Kjellander, P., Pettorelli, N., Bonenfant, C., Van Moorter, B., Liberg, O., Andren, H., Van Laere, G., Klein, F., Angibault, J.M., Coulon, A. & Vanpé, C. (2008) Population density and sex do not influence fine-scale natal dispersal in roe deer. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **275**, 2025-2030.
- 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-Biological Sciences*, **276**, 3487-3494.
- Gerard, J.F., Bideau, E., Maublanc, M.L., Loisel, P. & Marchal, C. (2002) Herd size in large herbivores: Encoded in the individual or emergent? *Biological Bulletin*, **202**, 275-282.
- Gill, R.B. (1990). GEMS Information Series global environment monitoring system. United Nations Environment Programme, Nairobi, Kenya.

- Gosselink, T.E., Piccolo, K.A., van Deelen, T.R., Warner, R.E. & Mankin, P.C. (2010) Natal dispersal and philopatry of red foxes in urban and agricultural areas of Illinois. *Journal of Wildlife Management*, **74**, 1204-1217.
- Greenwood, P.J. (1980) Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour*, **28**, 1140-1162.
- Hamilton, W.D. & May, R.M. (1977) Dispersal in Stable Habitats. *Nature*, **269**, 578-581.
- Hartl, D.L. & Clark, A.G. (1997) *Principles of population genetics*, 3rd edn. Sinauer Associates, Sunderland, USA.
- Haughland, D.L. & Larsen, K.W. (2004) Exploration correlates with settlement: red squirrel dispersal in contrasting habitats. *Journal of Animal Ecology*, **73**, 1024-1034.
- Hawkes, C. (2009) Linking movement behaviour, dispersal and population processes: is individual variation a key? *Journal of Animal Ecology*, **78**, 894-906.
- Hewison, A.J.M., 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, A.J.M., Gaillard, J.M., Delorme, D., Van Laere, G., Amblard, T. & Klein, F. (2011) Reproductive constraints, not environmental conditions, shape the ontogeny of sex-specific mass-size allometry in roe deer. *Oikos*, **120**, 1217-1226.
- 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. & Cebe, N. (2009) Landscape fragmentation influences winter body mass of roe deer. *Ecography*, **32**, 1062-1070.
- Hewison, A.J.M., Vincent, J.P., 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-Revue Canadienne De Zoologie*, **79**, 679-689.
- Hewison, A.J.M., Vincent, J.P. & Reby, D. (1998a). Social organisation of European roe deer. In *The European roe deer: the biology of success* (eds R. Andersen, P. Duncan & J.D.C. Linnell), pp. 189-219. Scandinavian University Press, Oslo.
- Holekamp, K.E. (1986) Proximal causes of natal dispersal in belding's ground-squirrels (*Spermophilus beldingi*). *Ecological Monographs*, **56**, 365-391.

- Holekamp, K.E. & Sherman, P.W. (1989) Why male ground-squirrels disperse. *American Scientist*, **77**, 232-239.
- Holl, K.D. (2002) Effect of shrubs on tree seedling establishment in an abandoned tropical pasture. *Journal of Ecology*, **90**, 179-187.
- 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 of the United States of America*, **105**, 19060-19065.
- Howard, W.E. (1960) Innate and environmental dispersal of individual vertebrates. *American Midland Naturalist*, **63**, 152-161.
- Hultgren, K.M. & Stachowicz, J.J. (2010) Size-related habitat shifts facilitated by positive preference induction in a marine kelp crab. *Behav. Ecol.*, **21**, 329-336.
- Ims, R.A. & Hjermann, D.O. (2001). Condition-dependent dispersal. In *Dispersal* (eds J. Clobert, E. Danchin, A.A. Dhondt & J.D. Nichols), pp. 203-216. Oxford university press, New York.
- Jepsen, J.U. & Topping, C.J. (2004) Modelling roe deer (*Capreolus capreolus*) in a gradient of forest fragmentation: behavioural plasticity and choice of cover. *Canadian Journal of Zoology- Revue Canadienne De Zoologie*, **82**, 1528-1541.
- Johnson, C.A., Fryxell, J.M., Thompson, I.D. & Baker, J.A. (2009) Mortality risk increases with natal dispersal distance in American martens. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **276**, 3361-3367.
- Johnson, M.L. & Gaines, M.S. (1990) Evolution of dispersal - Theoretical-models and empirical tests using birds and mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **21**, 449-480.
- Johnson, S.A., Walker, H.D. & Hudson, C.M. (2010) Dispersal characteristics of juvenile bobcats in south-central Indiana. *Journal of Wildlife Management*, **74**, 379-385.
- Krebs, J.R. & Davies, N.B. (1993). Parental care and mating systems. In *An Introduction to Behavioural Ecology* (eds J.R. Krebs & N.B. Davies), pp. 208-243. Blackwell Scientific Publications.
- Le Galliard, J.F., Remy, A., Ims, R.A. & Lambin, X. (2011) Patterns and processes of dispersal behaviour in arvicoline rodents. *Molecular Ecology*, **21**, 505-523.

- Leidner, A.K. & Haddad, N.M. (2011) Combining measures of dispersal to identify conservation strategies in fragmented landscapes. *Conservation Biology*, **25**, 1022-1031.
- Lena, J.P., Clobert, J., de Fraipont, M., Lecomte, J. & Guyot, G. (1998) The relative influence of density and kinship on dispersal in the common lizard. *Behavioral Ecology*, **9**, 500-507.
- Lessels, C.M., Boag, P.T. (1987) Unrepeatable repeatabilities : A comon mistake. *Auk*, **14**, 116-121.
- Liberg, O., Johansson, A., Andersen, R. & Linnell, J.D.C. (1998). Mating system, mating tactics and the function of male territory in roe deer. In *The European roe deer: the biology of success* (eds R. Andersen, P. Duncan & J. Linnell), pp. 221-256. Scandinavian University Press, Oslo.
- Linnell, J., Wahlstrom, K. & Gaillard, J.M. (1998a). From birth to independence. In *The European roe deer: the biology of success* (eds R. Andersen, P. Duncan & J.D.C. Linnell), pp. 257-283. Scandinavian University Press, Oslo.
- Linnell, J.D.C. (1994) *Reproductive tactics and parental care in Norwegian roe deer*, thèse de doctorat, National University of Ireland.
- Linnell, J.D.C., Duncan, P. & Andersen, R. (1998b). The European roe deer: A portrait of a successful species. In *The European roe deer: the biology of success* (eds R. Andersen, P. Duncan & J.D.C. Linnell), pp. 11-22. Scandinavian University Press, Oslo.
- Loe, L.E., A. Myrsterud, V. Veiberg & Langvatn, R. (2010) No evidence of juvenile body mass affecting dispersal in male red deer. *Journal of Zoology*, **280**, 84-91.
- Loe, L.E., Myrsterud, A., Veiberg, V. & Langvatn, R. (2009) Negative density-dependent emigration of males in an increasing red deer population. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **276**, 2581-2587.
- Loison, A., Jullien, J.M. & Menaut, P. (1999) Subpopulation structure and dispersal in two populations of chamois. *Journal of Mammalogy*, **80**, 620-632.
- Long, E.S., Diefenbach, D.R., Rosenberry, C.S., Wallingford, B.D. & Grund, M.R.D. (2005) Forest cover influences dispersal distance of white-tailed deer. *Journal of Mammalogy*, **86**, 623-629.
- Lovari, S., Bartolommei, P., Meschi, F. & Pezzo, F. (2008) Going out to mate: Excursion behaviour of female roe deer. *Ethology*, **114**, 886-896.
- Lowe, W.H. (2010) Explaining long-distance dispersal: effects of dispersal distance on survival and growth in a stream salamander. *Ecology*, **91**, 3008–3015.

- Lukas, D. & Clutton-Brock, T.H. (2011) Group structure, kinship, inbreeding risk and habitual female dispersal in plural-breeding mammals. *Journal of Evolutionary Biology*, **24**, 2624-2630.
- Mabry, K.E. & Stamps, J.A. (2008) Dispersing brush mice prefer habitat like home. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **275**, 543-548.
- Mandel, J.T., Bildstein, K.L., Bohrer, G. & Winkler, D.W. (2008) Movement ecology of migration in turkey vultures. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**, 19102-19107.
- Mannan, R.W., Mannan, R.N., Schmidt, C.A., Estes-Zumpf, W.A. & Boal, C.W. (2007) Influence of natal experience on nest-site selection by urban-nesting Cooper's hawks. *Journal of Wildlife Management*, **71**, 64-68.
- Martin, C.A., Alonso, J.C., Alonso, J.A., Palacin, C., Magana, M. & Martin, B. (2008) Natal dispersal in great bustards: the effect of sex, local population size and spatial isolation. *Journal of Animal Ecology*, **77**, 326-334.
- Matthysen, E. (2005) Density-dependent dispersal in birds and mammals. *Ecography*, **28**, 403-416.
- Matthysen, E., Adriaensen, F. & Dhondt, A.A. (1995) Dispersal distances of nuthatches, *Sitta-Europaea*, in a highly fragmented forest habitat. *Oikos*, **72**, 375-381.
- Matthysen, E., Van Overveld, T., Van de Castele, T. & Adriaensen, F. (2010) Family movements before independence influence natal dispersal in a territorial songbird. *Oecologia*, **162**, 591-597.
- Maublanc, M.L. (1986) Utilisation de l'espace chez le Chevreuil (*Capreolus capreolus*) en milieu ouvert. *Gibier Faune Sauvage*, **3**, 297-311.
- 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. *Landscape Ecology*, **26**, 999-1010.
- Morton, N.E., Crow, J.F. & Muller, H.J. (1956) An estimate of the mutational damage in man from data on consanguineous marriages. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **42**, 855-863.
- Nathan, R. (2001) The challenges of studying dispersal. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 481-483.

- Nathan, R., Getz, W.M., Revilla, E., Holyoak, M., Kadmon, R., Saltz, D. & Smouse, P.E. (2008) A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**, 19052-19059.
- Nelson-Flower, M.J., Hockey, P.A.R., O'Ryan, C. & Ridley, A.R. (2012) Inbreeding avoidance mechanisms: dispersal dynamics in cooperatively breeding southern pied babblers. *Journal of Animal Ecology*, **81**, 876-883.
- Nicolaus, M., Michler, S.P.M., Jalvingh, K.M., Ubels, R., van der Velde, M., Komdeur, J., Both, C. & Tinbergen, J.M. (2012) Social environment affects juvenile dispersal in great tits (*Parus major*). *Journal of Animal Ecology*, **81**, 827-837.
- Olson, G.S. & Van Horne, B. (1998) Dispersal patterns of juvenile Townsend's ground squirrels in southwestern Idaho. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, **76**, 2084-2089.
- Parker, I. & Reichard, S. (1998). Critical issues in invasion biology for conservation science. In *Conservation Biology for the Coming Decade* (eds P. Fiedler & P. Kareiva), pp. 283–305. Chapman and Hall, New York.
- Part, T. (1995) The importance of local familiarity and search costs for age-biased and sex-biased philopatry in the collared flycatcher. *Animal Behaviour*, **49**, 1029-1038.
- Pavlacky, D.C., Possingham, H.P., Lowe, A.J., Prentis, P.J., Green, D.J. & Goldizen, A.W. (2012) Anthropogenic landscape change promotes asymmetric dispersal and limits regional patch occupancy in a spatially structured bird population. *Journal of Animal Ecology*, **81**, 940-952.
- Perez-Espona, S., Perez-Barberia, F.J., Jiggins, C.D., Gordon, I.J. & Pemberton, J.M. (2010) Variable extent of sex-biased dispersal in a strongly polygynous mammal. *Molecular Ecology*, **19**, 3101-3113.
- Pettorelli, N., Dray, S., Gaillard, J.M., Chessel, D., Duncan, P., Illius, A., Guillon, N., Klein, F. & Van Laere, G. (2003) Spatial variation in springtime food resources influences the winter body mass of roe deer fawns. *Oecologia*, **137**, 363-369.
- Phillips, B.L., Brown, G.P., Travis, J.M.J. & Shine, R. (2008) Reid's paradox revisited: The evolution of dispersal kernels during range expansion. *American Naturalist*, **172**, S34-S48.

- Pulliam, H.R. & Caraco, T. (1984). Living in groups : is there an optimal group size? In *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. (eds J.R. Krebs & N.B. Davis), pp. 122-147. Blackwell Scientific, Oxford.
- Putman, R.J. & Moore, N.P. (1998) Impact of deer in lowland Britain on agriculture, forestry and conservation habitats. *Mammal Review*, **28**, 141-163.
- 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/>.
- Ranta, E. & Kaitala, V. (2000) Resource matching and population dynamics in a two-patch system. *Oikos*, **91**, 507-511.
- Ratcliffe, P.R. & Mayle, B. (1992) Roe deer biology and management. *Forestry Commission Bulletin*, **105**, 1-28.
- Réale, D., Reader, S.M., Sol, D., McDougall, P.T. & Dingemans, N.J. (2007) Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews*, **82**, 291-318.
- Richard, E., Morellet, N., Cargnelutti, B., Angibault, J.M., Vanpé, C. & Hewison, A.J.M. (2008) Ranging behaviour and excursions of female roe deer during the rut. *Behavioural Processes*, **79**, 28-35.
- Ronce, O. (2007) How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, **38**, 231-253.
- Roper, T.J., Ostler, J.R. & Conradt, L. (2003) The process of dispersal in badgers *Meles meles*. *Mammal Review*, **33**, 314-318.
- Roshier, D.A. & Reid, J.R.W. (2003) On animal distributions in dynamic landscapes. *Ecography*, **26**, 539-544.
- Samelius, G., Andrén, H., Liberg, O., Linnell, J.D.C., Odden, J., Ahlqvist, P., Segerström, P. & Sköld, K. (2012) Spatial and temporal variation in natal dispersal by Eurasian lynx in Scandinavia. *Journal of Zoology*, **286**, 120-130.
- Secor, S.M., Jayne, B.C. & Bennett, A.F. (1992) Locomotor performance and energetic cost of sidewinding by the snake *Crotalus-cerastes*. *Journal of Experimental Biology*, **163**, 1-14.

- Selonen, V. & Hanski, I.K. (2006) Habitat exploration and use in dispersing juvenile flying squirrels. *Journal of Animal Ecology*, **75**, 1440-1449.
- Selonen, V., Hanski, I.K. & Desrochers, A. (2007) Natal habitat-biased dispersal in the Siberian flying squirrel. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **274**, 2063-2068.
- Sih, A., Bell, A. & Johnson, J.C. (2004) Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology & Evolution*, **19**, 372-378.
- Sloggett, J.J. & Weisser, W.W. (2002) Parasitoids induce production of the dispersal morph of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. *Oikos*, **98**, 323-333.
- Soulsbury, C.D., Baker, P.J., Iossa, G. & Harris, S. (2008) Fitness costs of dispersal in red foxes (*Vulpes vulpes*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **62**, 1289-1298.
- Stamps, J. (2001). Habitat selection by dispersers: integration proximate and ultimate approaches. In *Dispersal* (eds J. Clobert, E. Danchin, A.A. Dhondt & J.D. Nichols), pp. 230-242. Oxford University Press, New York.
- Stamps, J.A. (1987) The effect of familiarity with a neighborhood on territory acquisition. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **21**, 273-277.
- Stamps, J.A. & Krishnan, V.V. (1999) A learning-based model of territory establishment. *Quarterly Review of Biology*, **74**, 291-318.
- Stamps, J.A., Krishnan, V.V. & Reid, M.L. (2005) Search costs and habitat selection by dispersers. *Ecology*, **86**, 510-518.
- Stamps, J.A., Krishnan, V.V. & Willits, N.H. (2009) How different types of natal experience affect habitat preference. *American Naturalist*, **174**, 623-630.
- Stamps, J.A. & Swaisgood, R.R. (2007) Someplace like home: Experience, habitat selection and conservation biology. *Applied Animal Behaviour Science*, **102**, 392-409.
- Stearns, S.C. (1989) The Evolutionary significance of phenotypic plasticity - phenotypic sources of variation among organisms can be described by developmental switches and reaction norms. *Bioscience*, **39**, 436-445.
- Stenseth, N.C. & Lidicker, W.Z. (1992) *Animal Dispersal: Small Mammals as a Model* Chapman and Hall, London.

- Strandgaard, H. (1972) The roe deer (*Capreolus capreolus*) population at Kalø and the factors regulating its size. *Danish Review of Game Biology*, **7**, 1–205.
- Swenson, J.E., Sandegren, F. & Soderberg, A. (1998) Geographic expansion of an increasing brown bear population: evidence for presaturation dispersal. *Journal of Animal Ecology*, **67**, 819-826.
- Taylor, P.D., Fahrig, L., Henein, K. & Merriam, G. (1993) Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos*, **68**, 571-573.
- Taylor, P.D., Fahrig, L. & With, K.A. (2006). Landscape connectivity: back to the basics. In *Connectivity Conservation* (eds K. Crooks & M.A. Sanjayan). Cambridge University Press, Cambridge, UK. .
- Toïgo, C., Gaillard, J.M., Van Laere, G., Hewison, M. & Morellet, N. (2006) How does environmental variation influence body mass, body size, and body condition? Roe deer as a case study. *Ecography*, **29**, 301-308.
- Van Dyck, H. & Baguette, M. (2005) Dispersal behaviour in fragmented landscapes: Routine or special movements? *Basic and Applied Ecology*, **6**, 535-545.
- Van Moorter, B., Gaillard, J.M., Hewison, A.J.M., Said, S., Coulon, A., Delorme, D., Widmer, O., Cargnelutti, B. & Angibault, J.M. (2008) Evidence for exploration behaviour in young roe deer (*Capreolus capreolus*) prior to dispersal. *Ethology Ecology & Evolution*, **20**, 1-15.
- Vangen, K.M., Persson, J., Landa, A., Andersen, R. & Segerstrom, P. (2001) Characteristics of dispersal in wolverines. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, **79**, 1641-1649.
- Vanpé, C., Kjellander, P., Gaillard, J.M., Cosson, J.F., Galan, M. & Hewison, A.J.M. (2009) Multiple paternity occurs with low frequency in the territorial roe deer, *Capreolus capreolus*. *Biological Journal of the Linnean Society*, **97**, 128-139.
- Wahlstrom, K. (1995) *Natal dispersal in roe deer - an evolutionary perspective*, Stockholms Universitet, Stockholm.
- Wahlstrom, K. & Liberg, O. (1995a) Contrasting dispersal patterns in two Scandinavian roe deer *Capreolus capreolus* populations. *Wildlife Biology*, **1**, 159-164.
- Wahlstrom, L.K. & Kjellander, F. (1995b) Ideal free distribution and natal dispersal in female roe deer. *Oecologia*, **103**, 302-308.

- Wahlstrom, L.K. & Liberg, O. (1995c) Patterns of dispersal and seasonal migration in roe deer (*Capreolus-Capreolus*). *Journal of Zoology*, **235**, 455-467.
- Wiens, J.A. (2001). The landscape context of dispersal. In *Dispersal* (eds J. Clobert, E. Danchin, A.A. Dhondt & J.D. Nichols), pp. 96-109. Oxford university press, New York.
- Wiggett, D.R., Boag, D.A. & Wiggett, A.D.R. (1989) Movements of intercolony natal dispersers in the Columbian ground-squirrel. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, **67**, 1447-1452.
- Woodroffe, R., Macdonald, D.W. & Dasilva, J. (1995) Dispersal and philopatry in the European badger, *Meles-Meles*. *Journal of Zoology*, **237**, 227-239.
- Worton, B.J. (1989) Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology*, **70**, 164-168.



Annexes



Annexe I : Dispersion et personnalité ?

A.1.1. Stage de Léa Fontaine

Master 1 Biologie évolutive et écologie, Université Montpellier II, année 2011-2012

Sujet : « La mise en évidence de la personnalité pour expliquer la variabilité interindividuelle de la dispersion chez le Chevreuil (*Capreolus capreolus*) »

Encadrement : Marc Hewison, Lucie Debeffe et Nadège Bonnot

Sommaire

Introduction.....	267
Matériel et méthode	269
1) Site et individus étudiés	269
2) Données disponibles et récoltées	270
a) Des focales mesurant le temps passé à chaque comportement	271
b) La distance et le comportement de fuite,	272
3) Analyse des données	273
a) <i>Sélection des variables pertinentes et différences comportementales</i>	273
b) <i>Variabilité inter-individuelle et répétabilité</i>	274
c) <i>Répartition des individus sur le gradient « timide/téméraire »</i>	274
d) <i>Etude spécifique sur les jeunes et la dispersion</i>	275
Résultats	275
1) Sélection des variables et différences comportementales	275
2) Variabilité inter/intra-individuelle et répétabilité.....	277
3) Répartition des individus sur le gradient « timide/téméraire »	277
4) Dispersion	278
Discussion.....	280
Références.....	282
Annexes.....	285

Introduction

L'étude de la personnalité est une voie de recherche particulière de l'écologie comportementale qui suggère que dans un groupe d'individus de la même espèce, certains individus ont des réactions et des comportements différents face à une situation particulière. Sa définition courante établie que : "La personnalité désigne les différences comportementales entre individus qui demeurent constantes à travers le temps et les situations" (Gosling, 2001; Réale *et al.* 2007). Elle est définie par des traits de caractères qui peuvent être regroupés en cinq catégories (théorie du « Big Five », Gosling & John 1999 et Réale *et al.* 2007) : Activité, timidité/témérité, exploration/contournement, agressivité et sociabilité. Il existe différents termes dans la littérature pour parler des différences comportementales interindividuelles (personnalité, behavioral syndrome, tempérament). Le terme retenu au cours de cette étude sera « la personnalité ». Afin de mettre en évidence une personnalité il faut tout d'abord montrer qu'il existe une variation inter-individuelle du comportement et que celle-ci soit plus importante que la variation intra-individuelle, c'est-à-dire la variabilité de l'expression des comportements d'un seul individu.

Cependant, la personnalité est particulièrement difficile à étudier en milieu naturel (Réale *et al.* 2007), car il est impossible de contrôler tous les paramètres spatiaux (lieu de l'observation, configuration du terrain ...) et temporels (jour de l'observation, l'heure, la météo ...) qui peuvent influencer sur le comportement et qui varient considérablement. Ainsi, l'étude de la personnalité a longtemps été négligée. Néanmoins, de plus en plus d'études démontrent son importance écologique. En effet, l'augmentation du nombre de présentations sur le sujet dans les colloques internationaux (International Society for Behavioral Ecology) atteste que la personnalité est une thématique en plein essor. En effet, elle peut contribuer à expliquer les variations observées entre individus pour des traits tels que la dominance (Dingemanse & de Goede 2004), la dispersion natale (Dingemanse *et al.* 2003), les performances reproductrices (Both *et al.* 2005), le compromis entre risque et acquisition des ressources ou encore la réponse au stress (Carere *et al.* 2001). Ainsi de manière plus large, elle pourrait influencer la distribution des espèces (Clobert *et al.* 2009), expliquer leur tendance à être invasives (Cote *et al.* 2009), ainsi que leur capacité à s'adapter aux changements environnementaux (Sih *et al.* 2004).

Le but de ce stage est de mettre en évidence la personnalité chez le Chevreuil (*Capreolus capreolus*) dans un habitat de type agrosystème et plus particulièrement, de faire

ressortir un gradient de personnalité de type « timide/téméraire » ou gradient « shy/bold » en anglais (Wilson *et al.* 1994 dans Réale *et al.* 2000) qui sont des traits de personnalité classiquement étudiés chez les grands mammifères. La témérité est définie comme la propension à prendre des risques dans une situation qui représente un défi (Coleman *et al.*, 1996), à l'inverse, les individus timides sont les individus qui auront moins tendance à prendre des risques. Une fois ces variations démontrées, il est intéressant de les relier à des traits d'histoire de vie comme Réale *et al.* (2000) l'ont fait chez le mouflon (*Ovis canadensis*). En effet, ils ont montré que les femelles téméraires se reproduisent plus tôt et réussissent mieux le sevrage que les plus timides. Ainsi, la position d'un individu sur le gradient « timide/téméraire » pourrait influencer sa valeur adaptative.

Un volet important de ce stage sera consacré à la mise en évidence de la personnalité chez les chevreuils juvéniles et son lien avec leur comportement de dispersion natale. La dispersion natale désigne le déplacement entre le lieu de naissance et le lieu de première reproduction. C'est un trait d'histoire de vie fondamental qui affecte des processus divers comme la dynamique et l'évolution de populations structurées spatialement, les flux de gènes, la distribution des espèces ou encore l'habilité à chercher un environnement favorable (Clobert *et al.* 2001). La dispersion natale pourrait être expliquée par un type de personnalité particulier comme Coté *et al.* (2009) l'ont montré chez la gambusie (*Gambusia affinis*) où le trait de personnalité « sociabilité » est un indicateur de la distance de dispersion puisque les individus les moins sociables dispersent plus loin. Chez le Chevreuil, la dispersion est un processus très synchronisé, elle intervient chez les individus de moins d'un an au début du printemps. Elle n'est influencée ni par la densité, ni par le sexe car les femelles dispersent aussi bien que les mâles. (Coulon *et al.* 2006 ; Gaillard *et al.* 2008). Cependant, tous les individus ne dispersent pas et le fait de disperser ou non pourrait donc être expliqué en partie par la personnalité et le gradient « timide/téméraire ». En effet, Dzieweczynski et Crovo (2011) ont montré que le degré d'exploration était positivement corrélé à la témérité chez l'épinoche à trois épines (*Gasterosteus aculeatus*). On pourrait alors penser qu'un individu téméraire aurait tendance à plus explorer son environnement et pourrait ainsi disperser plus facilement.

Au cours de cette étude, deux hypothèses principales vont être testées. Premièrement, nous testerons l'existence de la personnalité chez le Chevreuil juvénile. Pour cela, il faudra mettre en évidence des différences comportementales entre les individus et tester leur

répétabilité. La deuxième hypothèse est que la personnalité influence la dispersion. On s'attend à ce que les individus les plus téméraires aient tendance à disperser plus facilement.

Matériel et méthode

1) Site et individus étudiés

Le site d'étude d'environ 10 000 ha est situé en région Midi-Pyrénées dans le département de la Haute-Garonne (31). C'est un habitat hétérogène : fragmenté et anthropisé au relief vallonné avec des cultures et des prairies pâturées, mais aussi des forêts et bosquets reliés par un réseau de haies (Figure 1).

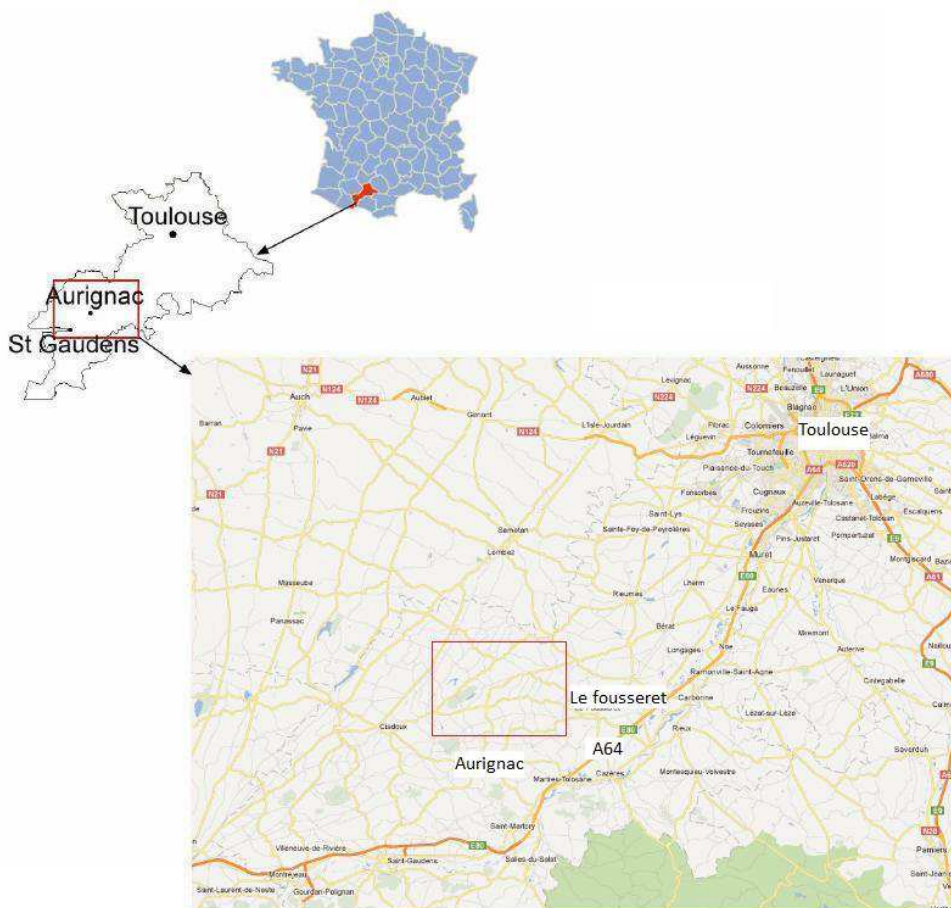


Figure 1 : Localisation du site d'étude



 Site où les chevreuils sont étudiés

La densité de la population suivie est de $9,3 \pm 1,3$ chevreuils/100 ha en milieu ouvert. L'observation des chevreuils se fait uniquement en milieu ouvert car ces derniers sont difficiles à voir en forêt. L'étude se base sur les données comportementales obtenues lors de 2 sessions de terrain au printemps 2010 et en 2012. Afin de suivre les mouvements des individus, une capture avec pose de colliers est effectuée en hiver. Sept individus (6 femelles et 1 mâle) ont été suivis en 2010 et 12 individus (7 femelles et 5 mâles) en 2012, ce fait un total de 19 individus suivis. Les individus sont tous âgés de moins d'un an et marqués d'un collier GPS en Janvier 2010 et 2012, ils sont observés durant les mois de Mars et Avril, avant leur dispersion natale. Le taux de dispersion natale pour la population étudiée est de 34% avec une distance moyenne parcourue de 12,6 km.

2) Données disponibles et récoltées

D'une part, lors des manipulations, pendant les captures en hiver, des données physiologiques (rythme cardiaque et température corporelle), ainsi que des données comportementales sont recueillies. L'observation comportementale à la capture consiste à voir si l'animal lutte et halète dans le filet de capture et sur la table lors des mesures physiologiques, mais également à voir s'il est agité ou s'il crie dans la boîte qui le contient en attendant d'être relâché ou encore de noter son comportement lors de la relâche. Toutes ces

observations sont regroupées dans une note comportementale, ci-dessous nommée « note capture ».

D'autre part, une prise de données comportementales sur le terrain d'une durée de deux mois a été réalisée. La localisation des animaux se fait par radiopistage à l'aide des récepteurs de type « sika » (Figure 2) captant les ondes VHF (Very High Frequency) émises par le collier des individus. L'individu doit être visible et en phase d'alimentation afin de standardiser au mieux les observations. Une fiche de terrain est remplie pour chaque observation, où l'on note le nom de l'observateur, la date, l'heure, le lieu, la taille et la composition du groupe d'individus observé, ainsi que différentes variables environnementales : habitat, météo et perturbations anthropiques éventuelles (Annexes 1 et 2).



Figure 2 : Photos d'un collier GPS, d'une antenne « sika » et d'un chevreuil équipé d'un collier

Deux campagnes de récoltes de données d'observations comportementales ont été réalisées : aux printemps 2010 et 2012. Au total 5 observateurs ont participé à la récolte des données. Après localisation d'un individu marqué, les mesures suivantes sont effectuées :

a) Des focales mesurant le temps passé à chaque comportement sont réalisées lors de séances observations de 6 à 8 min, répétées 4 fois par individus à l'aide de jumelles (grossissement 10x42). Les focales sont enregistrées sur un dictaphone et les pistes sont ensuite traitées à l'aide du logiciel Etholog 2.2 (Ottoni, 2000) afin d'obtenir la durée allouée par l'individu à chaque comportement, tous les comportements étant exclusif (Tableau 1). La durée totale de chaque focale d'observation est prise en compte afin de déterminer la proportion de temps relative de chaque comportement.

Tableau 1 : Tableau présentant les différents comportements et leurs définitions.

Comportement	Description
Alimentation	L'animal s'alimente au sol
Alimentation garrot	L'animal s'alimente en hauteur
Vigilance	L'animal est tête relevée, prête attention à ses congénères qui observe autour de lui
Marche	L'animal marche avec la tête relevée
Marche sol	L'animal marche avec la tête baissée
Marche tête moyenne	L'animal marche avec la tête au niveau du garrot
Tête dressée	L'animal a la tête plus haute que le garrot
Tête moyenne	L'animal a la tête au niveau du garrot
Toilette	L'animal se lèche ou se gratte
Trotte	L'animal trotte
Cours	L'animal cours
Bond	L'animal fait un bond
Interaction positive	L'animal interagit avec un congénère
Interaction négative	L'animal interagit avec un congénère
Flaire	L'animal flaire un élément au sol, sur un arbre, un rameau ou bien en l'air
Se couche	L'animal se couche

b) La distance et le comportement de fuite, lors d'une approche standardisée, également répétée 4 fois par individu. L'approche s'effectue en ligne droite vers l'animal qui se trouve de profil et tête baissée de préférence (en alimentation), l'allure doit être moyenne et constante, en évitant les obstacles du paysage qui pourraient masquer la personne. Il faut faire en sorte d'être visible dès le départ et démarrer au minimum à 100m de l'animal afin de standardiser l'approche et de ne pas être trop près de l'individu, ce qui pourrait biaiser son comportement. Durant l'approche, des piquets indiquant le départ, la vigilance, la fuite et le gîte de l'animal, sont plantés au sol par la personne qui approche en suivant les instructions de l'observateur données par talkie-walkie (Figure 3).

Les distances entre les piquets sont ensuite relevées à l'aide d'un topofil, d'un décamètre ou de jumelles télémétriques. Concernant le comportement, le type de fuite (marche, course, sauts, nombre d'arrêts) et l'initiateur de la fuite sont notés (cf Annexe 2).

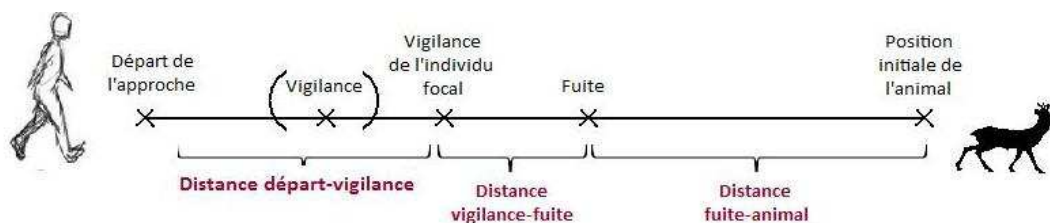


Figure 3 : Schéma de la distance de fuite

3) Analyse des données

Nous avons choisi de ne garder que les individus qui avaient au moins 2 répétitions de distance de fuite et de focales. Ainsi, 17 individus ont été utilisés pour les analyses de la personnalité (5 mâles, 12 femelles, Annexe 3). L'information sur le statut sédentaire/disperseur était indisponible pour 2 individus (mort avant ou pendant la période de dispersion), seulement 15 individus ont donc été utilisés pour la corrélation avec la dispersion (10 sédentaires et 5 disperseurs). Les données ont été analysées sur le logiciel R avec un seuil de significativité de 5%. Les analyses suivantes ont été faites :

a) Sélection des variables pertinentes et différences comportementales

Tout d'abord, des représentations graphiques ont été réalisées afin de voir les différences de comportement entre les individus. Les variables anecdotiques (se couche, flaire, interaction, bonds... cf Tableau 1) observées lors des focales ont été éliminées. Des analyses exploratoires ont été menées pour effectuer un premier tri dans le jeu de données et éliminer ou regrouper certaines variables pour ne garder que les plus pertinentes. Concernant le temps passé à chaque comportement obtenu à partir des focales, une analyse en composante principale (ACP, package ade4) a été réalisée afin de voir l'importance des différents comportements sélectionnés (alimentation, vigilance, marche, tête levée et toilettage), d'étudier les corrélations entre ces comportements et de synthétiser l'information contenue dans les données focales en une seule variable synthétique appelée « temps focale ». De même, les données relevées lors de la fuite des individus (hésitation à prendre la fuite, fuite calme ou bolide et arrêts durant la fuite) ont également été synthétisées grâce à une ACP, on appellera cette variable synthétique : « comportement de fuite ». Cette méthode n'a pas été retenue pour les distances de fuites car les 3 distances relevées ne sont pas indépendantes les unes des autres. La distance vigilance-fuite a été retenue, car elle reflète mieux que les deux autres un choix propre à l'individu, de plus cette distance est indépendante de la distance de départ (Départ-Animal) qui varie considérablement (110m à 693m). Pour le comportement à la capture, la présence de trop de données manquantes ne nous a pas permis de réaliser une ACP. Nous avons donc utilisé « la note capture » calculée précédemment.

b) Variabilité inter-individuelle et répétabilité

La répétabilité (proportion de variance qui se situe entre les individus par rapport à celle au sein des réplicats pour un même individu) a été calculée pour les variables où plusieurs répétitions par individu sont disponibles. Pour les variables synthétiques : « temps focale » et « comportement de fuite », des ACP inter – et intra-classes ont été réalisées afin d'étudier la répartition de l'inertie du jeu de données et de comparer la variabilité inter-individuelle à la variabilité intra-individuelle. Si la variabilité inter-individuelle calculée est supérieure à celle au sein des individus (intra-individuelle), cela permettra de montrer qu'il y a effectivement des différences comportementales entre les individus. Un test de permutation sur la variabilité inter-individuelle a ensuite été réalisé (bibliothèque ade4 fonction randtest) afin de tester s'il y a bien une structure dans le jeu de données basée sur les différences inter-individuelles.

Concernant la distance vigilance-fuite la répétabilité a été calculée par la méthode de Lessels et Boag (1986) qui repose sur une analyse de variance car on ne peut pas faire d'ACP (Figure 4).

$$r = \frac{s^2A}{(s^2+ s^2A)}$$

avec : $s^2A = (MS_A - MS_W) / n_0$
 $s^2 = MS_W = \text{Mean squares within groups}$
 $MS_A = \text{Mean squares among groups}$

$$n_0 = \left(\frac{1}{a-1} \right) \left[\sum_{i=1}^a n - \left(\frac{\sum_{i=1}^a n^2}{\sum_{i=1}^a n} \right) \right]$$

a= nombre de groupe
n= taille du groupe

Source de variation	Degré de liberté	Sommes des carrés des écarts	Sommes des carrés des écarts moyens	F ratio
Entre les groupes	Df ₁	SS _A	MS _A	F
Au sein d'un groupe	Df ₂	SS _W	MS _W	F

Figure 4 : Formules du calcul de la répétabilité selon Lessels et Boag (1986)

c) Répartition des individus sur le gradient « timide/téméraire »

Afin de pouvoir positionner les individus le long d'un gradient timide/téméraire, nous avons réalisé une ACP globale avec les moyennes par individu de toutes les variables sélectionnées. Ainsi, cette ACP regroupe les variables synthétiques issues de l'ACP sur les temps passés aux différents comportements « temps focale », et de l'ACP sur les comportements pendant la fuite « comportement de fuite », la distance vigilance-fuite ainsi

que le rythme cardiaque et la « note capture » (mesurées une seule fois lors de la capture). La température corporelle prélevée lors de la capture n'a pas été intégrée à cette ACP car il y avait trop de données manquantes. La répartition des individus sur les axes de cette ACP nous permettent de déterminer un score de personnalité et de faire un classement des individus.

d) Etude spécifique sur les jeunes et la dispersion

Afin d'étudier le comportement de dispersion en fonction de la personnalité des individus, nous avons relié le score de personnalité, précédemment obtenu avec l'ACP globale, avec le fait de disperser ou non. Nous avons comparé les scores de personnalités des disperseurs à ceux des sédentaires par un test non paramétrique de Wilcoxon. De la même façon, des comparaisons des différentes variables constituant le score de personnalité (comportement de fuite, temps focale, distance vigilance-fuite, rythmes cardiaque) ainsi que la température corporelle ont été effectuées entre les individus disperseurs et sédentaires.

Résultats

1) Sélection des variables et différences comportementales

Il semble y avoir des différences comportementales entre les individus pour les différents comportements relevés lors des focales (Figure 5), les distances mesurées lors des approches (Figure 6), le comportement de fuite et le comportement à la capture.

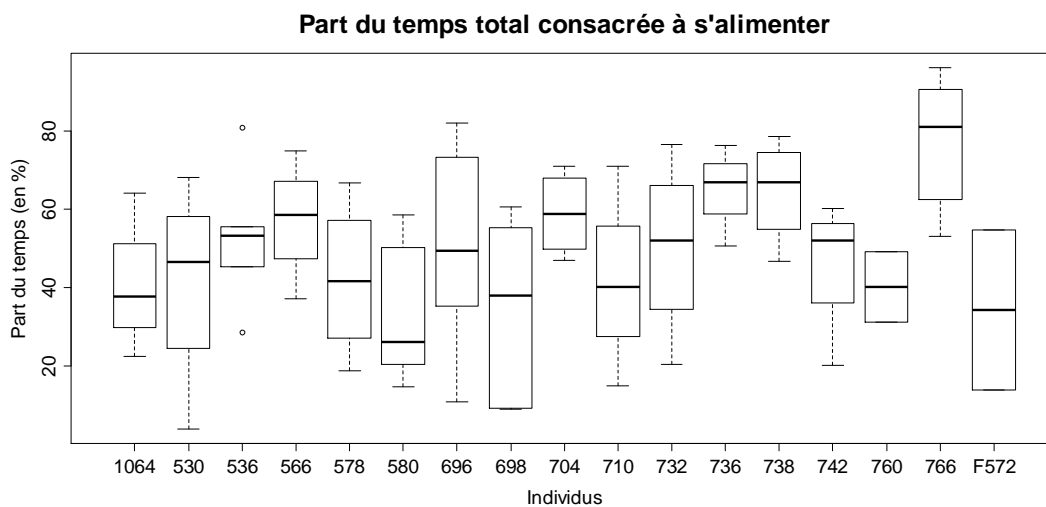


Figure 5 : Variation interindividuelle de la part de temps passé en alimentation

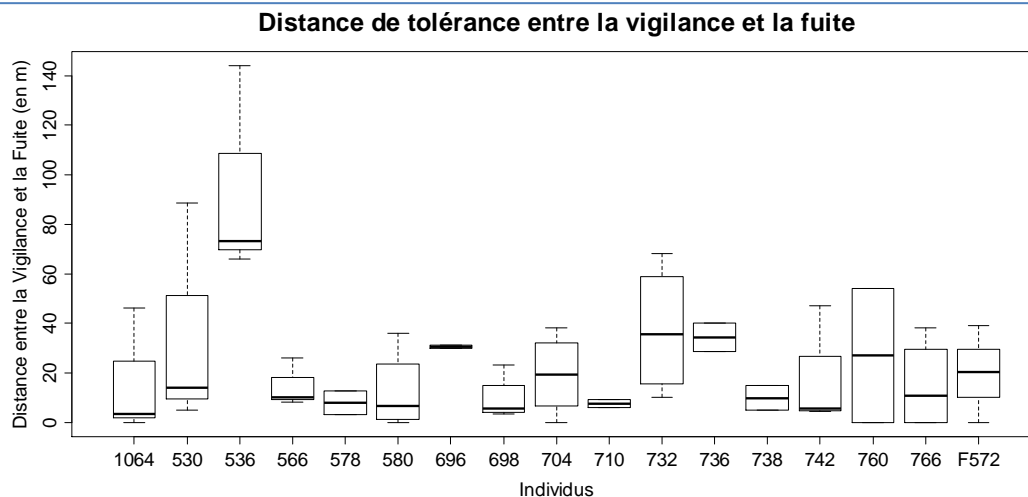


Figure 6 : Variation interindividuelle de la distance entre la vigilance et la fuite

La « note capture » varie de 0,14 pour des individus plutôt calme à 1 pour les individus qui luttent et crient le plus, la distance vigilance-fuite varie de 0 à 144m, et le rythme cardiaque de 78 à 146 battements/minute.

Concernant le temps passé à chaque comportement, l'ACP montre que l'alimentation et le temps de vigilance sont les comportements qui expliquent le mieux la variance. La première composante principale constitue la variable synthétique des temps de comportement (appelée « temps focale »), elle est majoritairement expliquée par l'alimentation (Figure 7) et explique 63,97% de la variance totale. Les individus avec un score négatif auront tendance à passer moins de temps en alimentation que ceux avec un score positif. Le deuxième axe explique 19,22% de la variance totale. L'alimentation est négativement corrélée à la vigilance, la marche et le toilettage.

Concernant les comportements de fuite, toutes les variables sont corrélées à l'axe 1 de l'ACP (Figure 8). Nous avons donc utilisé la position des individus le long de cet axe comme note de « comportement de fuite ». Les individus avec un score négatif auront tendance à moins hésiter, à partir précipitamment et à ne pas faire d'arrêts.

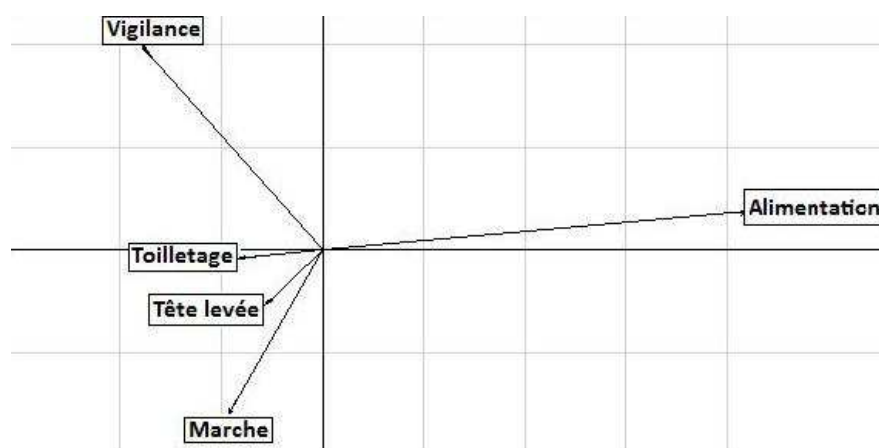


Figure 7 : Projection des variables de l'ACP sur les temps passés à chaque comportement

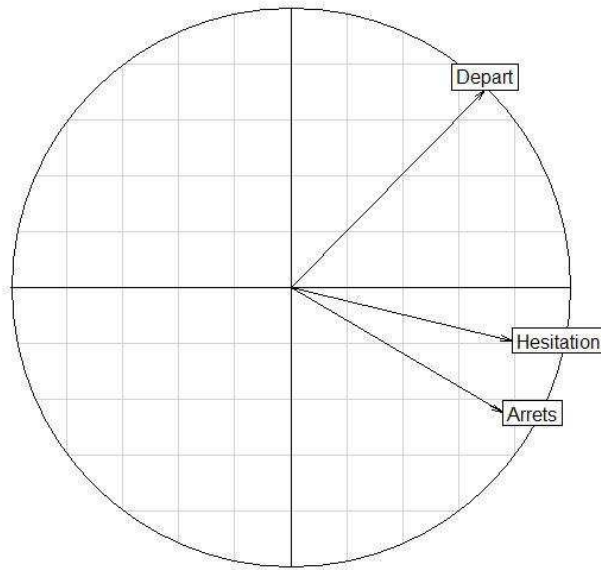


Figure 8 : cercle des corrélations de l'ACP sur le comportement de fuite avec :
Départ : le fait de partir vite ou calmement (0/1)
Hésitation : le fait d'hésiter ou pas avant la fuite (1/0)
Arrêt : le fait de s'arrêter pendant la fuite ou pas (1/0)

2) Variabilité inter/intra-individuelle et répétabilité

Le résultat de l'ACP inter/intra-classes indique que pour « le temps focale » 31% de l'inertie résulte de la variabilité interindividuelle et 69% de la variabilité intra-individuelle (le test de permutation est significatif, $p\text{-value}=0,032$, simulations = 1000). Il y a donc une structure dans les données, reflétant une certaine répétabilité, puisqu'on rejette l'hypothèse nulle stipulant que toutes les lignes sont équivalentes.

Pour le « comportement de fuite » 44% de l'inertie provient de la variation interindividuelle et 56% de la variabilité intra-individuelle (le test de permutation est non significatif ($p\text{-value}= 0,151$, simulations = 1000).

Pour la distance vigilance-fuite, la méthode de Lessels et Boag (1986) donne une répétabilité significative ($p\text{-value} = 0,01409$ et $r=0,33$). Cependant, la répétabilité n'est pas significative pour la distance fuite-animal ($p\text{-value}= 0,2793$ et $r = 0,08$).

3) Répartition des individus sur le gradient « timide/téméraire »

L'axe 1 de l'ACP globale explique 33% de la variance et il représente le rythme cardiaque et « le temps focale » d'une part, et le « comportement de fuite » d'autre part (Figure 9). Ainsi, les individus qui ont un rythme cardiaque plus élevé, passent beaucoup de temps en alimentation et hésitent peu avant de partir lors de l'approche, ne font pas d'arrêts et

fuient précipitamment. A l'inverse, les individus qui ont un rythme cardiaque plus bas, passent moins de temps en alimentation, hésitent avant de partir, font des arrêts et partent calmement. Les coordonnées des individus sur cet axe permettent de les classer sur un gradient que l'on peut considérer comme un gradient timide/téméraire (Figure 10). Les individus qui ont un score faible étant les plus téméraire et inversement. La note de comportement à la capture et la distance vigilance-fuite étant corrélées avec l'axe2 (20,5% de la variance), le classement des individus entre eux est peu influencé par ces comportements.

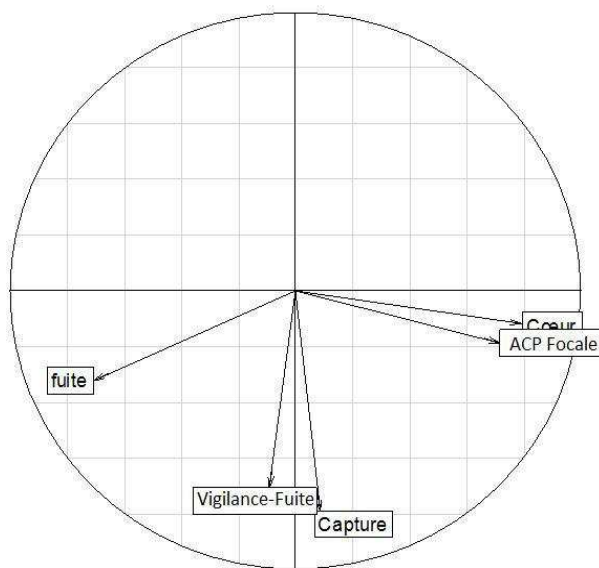


Figure 9 : Cercle de corrélation de l'ACP Globale avec :
 fuite = comportement de fuite
 capture = comportement à la capture
 ACP Focale = « temps focale », note issue des observations comportementales
 cœur = rythme cardiaque
 vigilance-fuite = distance entre la vigilance et la fuite

Classement des individus

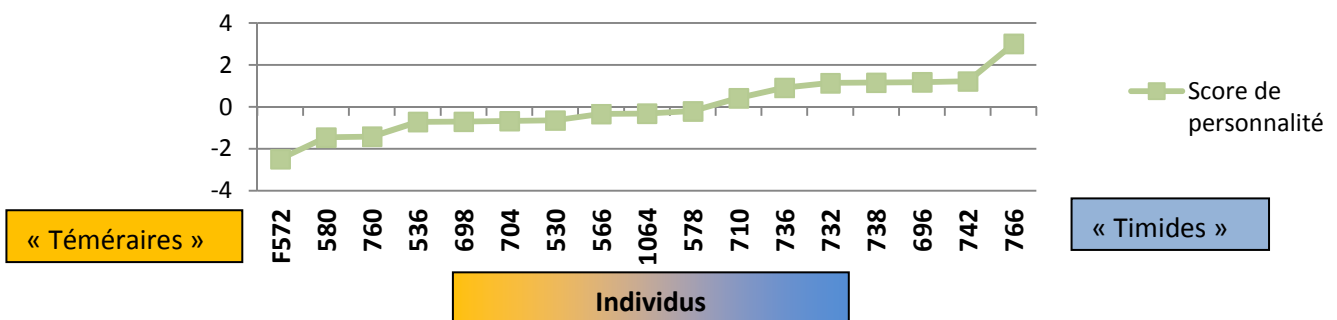


Figure 10 : Représentation du gradient de personnalité

4) Dispersion

Les tests de Wilcoxon ne sont pas significatifs, mais graphiquement les individus disperseurs semblent avoir une température corporelle ($W = 14.5$, $p\text{-value} = 0.2448$, Figure 11) et un rythme cardiaque ($W=16$, $p\text{-value} = 0,297$, Figure 12) plus faible que les

sédentaires. Il semblerait aussi que les disperseurs aient une distance vigilance-fuite plus importante ($W = 30$, $p\text{-value} = 0.5941$, Figure 13) que les sédentaires. Cependant, même graphiquement, aucune tendance n'est observée pour le score de personnalité ($W = 21$, $p\text{-value} = 0$, Figure 14), le comportement à la capture ($W = 21.5$, $p\text{-value} = 0,7093$), « le temps de focale » ($W = 27$, $p\text{-value} = 0,8591$) et le comportement de fuite ($W = 20$, $p\text{-value} = 0,5941$).

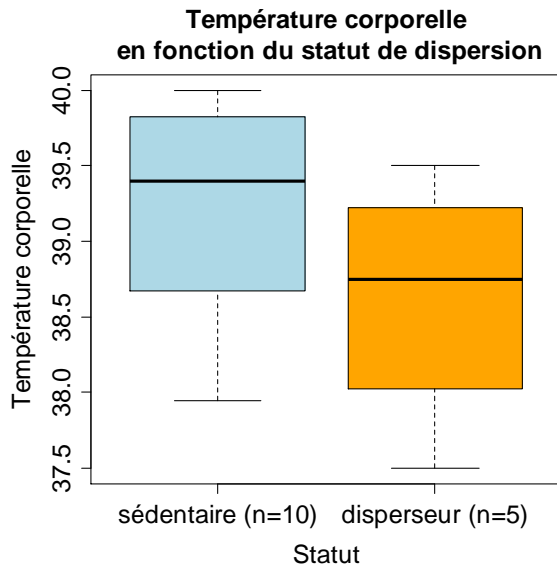


Figure 11 : Comparaison de la température en fonction du statut de dispersion

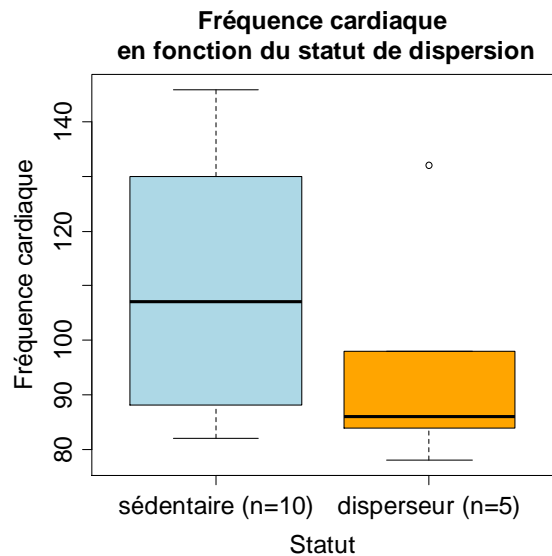


Figure 12 : Comparaison du rythme cardiaque en fonction du statut de dispersion

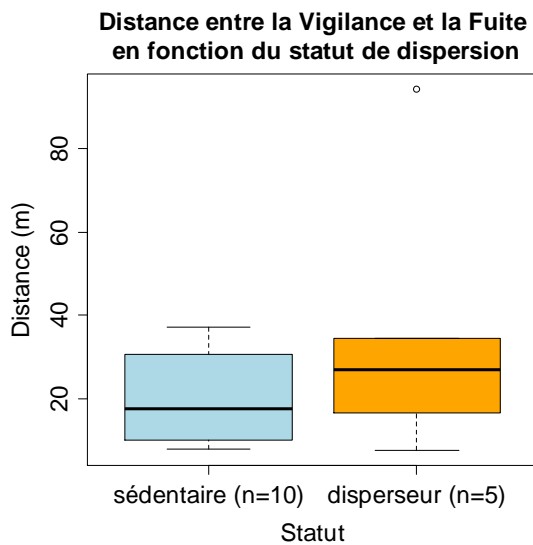


Figure 13 : Comparaison de la distance vigilance-fuite en fonction du statut de dispersion

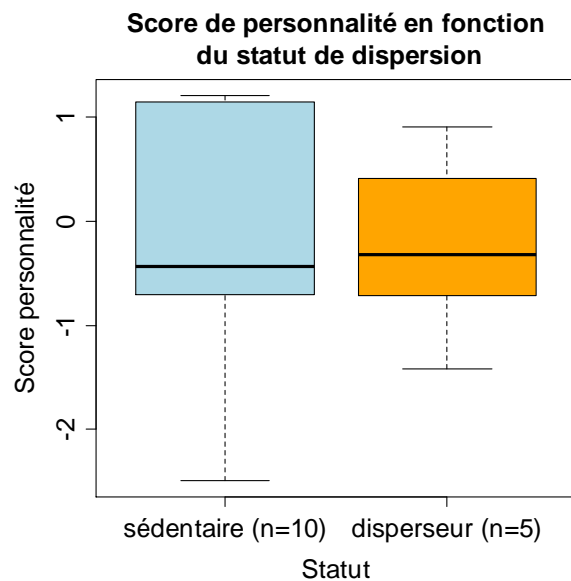


Figure 14 : Comparaison du score de personnalité en fonction du statut de dispersion

Discussion

L'objectif principal de cette étude était de montrer qu'il y a des différences comportementales entre les individus, constantes à travers le temps et les situations. On observe effectivement, des différences comportementales entre les individus. « Le temps focale » et la distance vigilance-fuite ont une répétabilité significative, ce qui montre qu'il existe des différences comportementales constantes à travers le temps, comme Martin & Réale (2007) l'ont montré chez le tamia rayé (*Tamias striatus*) en répétant plusieurs fois des tests d'explorations.

Le classement réalisé grâce à l'ACP globale semble refléter un gradient timide/téméraire dans le sens où les individus téméraires auront tendance à avoir un rythme cardiaque plus bas, à être moins impressionnée par l'approche de l'homme et donc à plus hésiter avant de partir, à s'arrêter pendant la fuite et à partir calmement et inversement pour les individus timides. De plus, le fait que les individus timides passent plus de temps en alimentation pourrait s'expliquer par le fait qu'ils sortent moins souvent en milieu ouvert et que lorsqu'ils le font ils passent beaucoup de temps en alimentation pour compenser la faible fréquence des sorties. En effet, Bergvall *et al.* (2010) ont montré que les stratégies alimentaires étaient corrélées à la personnalité.

Des gradients similaires ont été observés sur le lézard (*Lacerta monticol*), opposant des individus téméraires, qui passent moins de temps dans le refuge après le passage d'un prédateur, aux timides qui restent plus longtemps caché (López *et al.* 2005).

En ce qui concerne la corrélation entre la dispersion et la personnalité, les individus disperseurs ne se situent pas dans les extrêmes timides et téméraires mais semblent avoir des scores de personnalité intermédiaires. Si l'on considère indépendamment certains comportements, il semble y avoir un effet biologique intéressant dans le sens où les animaux les moins stressés à la capture (fort rythme cardiaque et température) dispersent plus. La légère différence pour la distance vigilance-fuite impliquerait que les individus disperseurs toléreraient plus longtemps l'approche de l'homme. Les disperseurs auraient donc un profil plus téméraire que les sédentaires. Dingemanse *et al.* 2003 ont montré que la dispersion natale est positivement corrélée à la témérité et à l'exploration chez la mésange charbonnière. En effet, la témérité est souvent associée à l'exploration, en général, les individus qui explorent le plus leur territoire sont les plus téméraires et ce sont aussi ceux qui dispersent le plus.

Ces résultats semblent donc indiquer que le fait de disperser pourrait être influencé par la personnalité. Ainsi, la dispersion ne dépendrait pas uniquement d'une spécialisation physiologique et morphologique qui réduirait le coût de la dispersion et faciliterait l'installation (Clobert *et al.* 2009) mais pourrait aussi dépendre de traits de personnalité comme la témérité (Fraser *et al.* 2001), la sociabilité (Coté *et al.* 2009) ou l'agressivité (Duckworth & Badayev 2007).

Cependant, il faut nuancer ces résultats car le score de personnalité ne se base pas uniquement sur des variables répétables. Il est donc difficile, ici, de parler de personnalité en tant que telle. Le fait que certaines variables ne montrent pas de répétabilité significative peut être expliqué par le faible échantillon d'individus, le manque de répétitions, la forte plasticité phénotypique ou simplement l'absence de répétabilité. La plasticité phénotypique désigne le fait que chaque individu en fonction des conditions pourrait adapter son comportement afin de maximiser sa valeur adaptative. Les chevreuils étant plutôt plastiques (Andersen & Linnell 1998) il serait plus difficile de mettre en évidence leur personnalité puisqu'ils auraient un réservoir de comportement qu'ils pourraient exprimer de façon différente selon les situations.

De plus, d'autres biais comme la variation de l'environnement à chaque observation (distance au bois, visibilité...) et la variation de la distance totale pour les distances de fuite sont à prendre en considération. Le biais induit par la distance totale (départ-animal) a déjà été réduit par le fait de ne prendre que des distances de fuite supérieure à 100m mais il serait intéressant d'étudier l'impact de l'environnement proche sur les différentes observations.

En outre, le choix de l'axe 1 pour la variable synthétique «temps focale» des différents temps moyens passés à chaque comportement est discutable car elle ne tient pas compte des variables corrélées à l'axe 2 (le temps passé en vigilance et le temps de marche), ce qui auraient pu, au final, modifier le score de personnalité. Ce problème ne se pose pas avec l'ACP effectuée pour synthétiser le comportement de fuite puisque toutes les variables étaient corrélées à l'axe. Cependant, cette note n'est composée que de 3 variables car de nombreuses variables ont du être éliminé à cause du manque de cohérence entre les données récoltées en 2010 et celles récoltées en 2012.

Cependant, malgré le fait que le Chevreuil soit très plastique et les nombreux biais, les résultats obtenus vont plutôt dans le sens de l'existence d'une personnalité chez le Chevreuil et d'une plus forte tendance à disperser pour les individus téméraires que pour les timides.

Comme nous, beaucoup d'études ont cherché les différences de comportement influençant la dispersion avant que cette dernière ne se produise. Il serait intéressant d'étudier et de comparer le comportement des individus après la dispersion afin de voir si des différences sont toujours observées. Dingemanse *et al.* (2003) ont montré que la personnalité semble persister après la dispersion chez la mésange charbonnière (*Parus major*). Cependant, les traits de comportements qui seraient corrélés à la dispersion ne sont pas nécessairement durables tout au long de la vie des individus. Hoset *et al.* (2010) ont montré, par exemple, que les campagnols qui dispersent, explorent plus leur territoire, sont plus actifs et plus sociables que les sédentaires, mais que ces traits de comportements ne sont pas persistant après la dispersion. Ainsi, étendre l'étude de la personnalité après la dispersion permettrait de voir si les différences comportementales entre les disperseurs et les sédentaires sont persistantes tout au long des stades de vie du chevreuil.

Remerciements

HEWISON Mark, DEBEFFE Lucie, BONNOT Nadège, MORELLET Nicolas, CARGNELUTTI Bruno et LOURTET Bruno.

Références

- Andersen R., Duncan P., Linnell J. (Eds) « The European roe deer: the biology of success », 1998, Scandinavian University Press, Oslo, Norway, 1-376.
- Bergvall, U.A., Schäpers, A., Kjellander, P., Weiss, A., « Personality and foraging decisions in fallow deer, *Dama dama* », 2011, *Animal Behaviour*, Vol.81, N°1, 101-112.
- Both, C., Dingemanse, N. J., Drent, P. J. & Tinbergen, J. M., « Pairs of extreme personalities have highest reproductive success », 2005, *Journal of Animal Ecology*, Vol. 74, N°4, 667-674.
- Carere, C., Welink, D., Drent, P. J., Koolhaas, J. M. & Groothuis, T. G. G., « Effect of social defeat in a territorial bird (*Parus major*) selected for different coping styles », 2001, *Physiology and Behavior*, Vol. 73, N°3, 427-433.

- Clobert, J., Gaillard, J.F., Cote, J., Meylan, S., Massot, M., « *Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations* », 2009, Ecology Letters, Vol. 12, N°3, 197-209.
- Coleman, K., Wilson, D., S., « *Shyness and boldness in pumpkinseed sunfish: individual differences are context-specific* », 1996, Animal Behaviour, Vol.56, 927-936.
- Cote, J., Fogarty, S., Weinersmith, K., Brodin, T., Sih, A., « *Personality traits and dispersal tendency in the invasive mosquitofish (Gambusia affinis)* », 2009, Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences, Vol.277, N° 1687, 1571-1579.
- Dingemans, N.J., Both, C., Noordwijk, A.J., Rutten, A.L., Drent, P.J., « *Natal dispersal and personalities in great tits (Parus major)* », 2003, Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences, Vol.270, N°1516, 741-747.
- Dingemans, N.J., Goede, P., « *The relation between dominance and exploratory behavior is context-dependent in wild great tits* », 2004, Behavioral Ecology, Vol.15, N°6, 1023-1030.
- Duckworth, R.A., Badyaev, A.V., « *Coupling of dispersal and aggression facilitates the rapid range expansion of a passerine bird* », Proceedings of the National Academy of Sciences of The United States of America, 2007, Vol.104 N°38, 15017-15022.
- Dziewieczynski, T.L., Crovo, J.A., « *Shyness and boldness differences across contexts in juvenile three-spined stickleback Gasterosteus aculeatus from an anadromous population* », 2011, Journal of Fish Biology, Vol.79, N°3 776-788
- Fraser, D.F., Gilliam, J.F., Daley, M.J., Le, A.N., Skalski, G.T., « *Explaining leptokurtic movement distributions: Intrapopulation variation in boldness and exploration* », 2001, American Naturalist, Vol.158, N°2, 124-135.
- Gaillard, J.M., Hewison, A.J.M., Kjellander, P., Pettorelli, N., Bonenfant, C., Van Moorter, B., Liberg, O., Andren, H., Van Laere, G., Klein, F., Angibault, J.M., Coulon, A., Vanpé, C., « *Population density and sex do not influence fine-scale natal dispersal in roe deer* », 2008, Proceedings of The Royal Society, Vol. 275, 2025-2030.
- Gosling, S.D., « *From mice to men: what can we learn about personality from animal research ?* », 2001, Psychological bulletin, Vol. 127, N°1, 45-86.
- Gosling, S.D., John, O.P., « *Personality dimensions in non human animal: a cross-species review* », 1999, Psychological Science, Vol. 8, N°3, 69-75.

- Hoset, K.S., Ferchaud, A.L., Dufour, F., Mersch, D., Cote, J., Le Galliard, J.F., « Natal dispersal correlates with behavioral traits that are not consistent across early stages », 2010, *Behavioral Ecology*, Vol. 22, 176-177.
- Lessels, C.M., Boag, P.T., « Unrepeatable repeatabilities : A comon mistake », 1987, *Auk*, Vol. 14, 116-121.
- López, P., Hawlena, D., Polo, V., Amo, L., Martín, J., « Source of individual shy-bold variations in antipredator behaviour of male Iberian rock lizards », 2005, *Animal Behaviour*, Vol.69, N°1, 1-9.
- Martin, J.G.A., Réale, D., « Temperament, risk assessment and habituation to novelty in eastern chipmunks, *Tamias striatus* », 2008, *Animal Behaviour*, Vol.75, N°1, 309-318.
- Otoni, E. B., « *EthoLog 2.2: A tool for the transcription and timing of behavior observation sessions* », 2000, *Behavior Research Methods Instruments & Computers*, Vol. 32, N°3, 446-449.
- Réale, D., Gallant, B.Y., Leblanc, M., Fest-Bianchet, M., « *Consistency of temperament in bighorn ewes and correlates with behaviour and life history* », 2000, *Animal Behaviour*, Vol.60, 589-597.
- Réale, D., Reader, S., Sol, D., Mcdougall, P.T., Dingemanse, N.J., « *Integrating animal temperament within ecology and evolution* », 2007, *Biological Review*, Vol. 82 N°2, 291-318.
- Sih, A., Bell, A., Chadwick, J., « *Behavioral syndromes : an ecological and evolutionay overview* », 2004, *TRENDS in Ecology and Evolution*, Vol. 19, N°7, 372-378.
- Wilson, D.S., Clark, A.B., Coleman, K., Dearstyne, T., « *Shyness and boldness in humans and other animals* », *Trends in ecology and evolution*, 1994, Vol. 9, N°11, 442-446.

Annexes

Annexe 1 : Fiche focale

FICHE N° <input style="width: 80%;" type="text"/>	AUDIO : Dictaphone N° <input style="width: 80%;" type="text"/>	Piste N° <input style="width: 80%;" type="text"/>
COMPORTEMENT	Vigilance <input type="checkbox"/>	FID (N° Fiche) <input style="width: 80%;" type="text"/>
DATE <input style="width: 80%;" type="text"/>	MATIN <input type="checkbox"/>	SOIR <input type="checkbox"/>
OBSERVATEUR <input style="width: 80%;" type="text"/>	GPS OBSERVATEUR	GPS N° <input style="width: 80%;" type="text"/>
LIEU <input style="width: 80%;" type="text"/>	LAT <input style="width: 80%;" type="text"/>	Point N° _____
	LONG <input style="width: 80%;" type="text"/>	
ANIMAL N° <input style="width: 80%;" type="text"/>	Ex JEUNE <input type="checkbox"/>	ADULTE <input type="checkbox"/>
TAILLE DU GROUPE <input style="width: 80%;" type="text"/>	MALE <input type="checkbox"/>	FEMELLE <input type="checkbox"/>
COMPOSITION	ADULTE : MALE <input type="checkbox"/>	FEMELLE <input type="checkbox"/>
	Ex JEUNE : MALE <input type="checkbox"/>	FEMELLE <input type="checkbox"/>
	FAON : MALE <input type="checkbox"/>	FEMELLE <input type="checkbox"/>
	IND <input type="checkbox"/>	IND <input type="checkbox"/>
	IND <input type="checkbox"/>	IND <input type="checkbox"/>
	RQ :	
LUMINOSITE <input style="width: 80%;" type="text"/>	COUVERT NUAGEUX <input style="width: 80%;" type="text"/>	METEO <input style="width: 80%;" type="text"/>
VENT <input style="width: 80%;" type="text"/>	ORIENTATION <input style="width: 80%;" type="text"/>	T°C <input style="width: 80%;" type="text"/>
TYPE HABITAT Prairie <input type="checkbox"/> Friche <input type="checkbox"/> Haie <input type="checkbox"/> Forêt <input type="checkbox"/> Champ <input type="checkbox"/> _____		
VISIBILITE Observateur / Animal <input style="width: 80%;" type="text"/>	POSITION animal (dessus/dessous/=) <input style="width: 80%;" type="text"/>	
DISTANCE Observateur / Animal <input style="width: 80%;" type="text"/>	SOLEIL <input style="width: 80%;" type="text"/>	
DISTANCES AU COUVERT <input style="width: 80%;" type="text"/>	GPS ANIMAL	Point N° _____
DISTANCE A LA ROUTE <input style="width: 80%;" type="text"/>	LAT <input style="width: 80%;" type="text"/>	
DISTANCE A UNE HAIE <input style="width: 80%;" type="text"/>	LONG <input style="width: 80%;" type="text"/>	
DISTANCE AU DEPENDANCE <input style="width: 80%;" type="text"/>		
PERTURBATION pdt obs CHIEN <input type="checkbox"/> HOMME <input type="checkbox"/> CHASSE <input type="checkbox"/> TRAFIC <input type="checkbox"/> RIEN <input type="checkbox"/>		
Autre _____		

Faire un schéma au dos

Annexe 2 : Fiche distance de fuite

DISTANCE DE FUITE

Fiche 1 = 1er ind en vigilance
 Fiche 2 = ind marqué en vigilance
 Fiche 3 = début de la fuite
 Fiche 4 = lieu de l'ind marqué

ANIMAL N° FICHE N°
 DATE HEURE
 Dictaphone N° Piste N°

I. APPROCHE

COMPORTEMENT

Avant l'approche

OBSERVATEUR / APPROCHE /

Alimentation Repos Couché Debout

Vigilance 1 = tête en dessous du corps
 2 = tête relevée
 3 = tête relevée et regarde l'observateur

GPS OBSERVATEUR

LAT

VISIBILITE Approche

LONG

POSITION animal
 (dessus/ dessous/=) /
 Et Profil/ Face/ Dos à l'approche

GPS N° Point N° _____

FICHE 1 Point N° _____

LAT

LONG

FICHE 2 Point N° _____

LAT

LONG

FICHE 3 Point N° _____

LAT

LONG

FICHE 4 Point N° _____

LAT

LONG

FICHE 5 Point N° _____

LAT

LONG

FICHE 6 Point N° _____

LAT

LONG

Fiche 1 = _____

Fiche 2 = _____

Fiche 3 = _____

Fiche 4 = _____

Fiche 5 = _____

Fiche 6 = _____

DISTANCE

Fiche 1 / Fiche 2
 Fiche 2 / Fiche 3
 Fiche 3 / Fiche 4
 Fiche 4 / Fiche 5
 Fiche 5 / Fiche 6

DISTANCE DE FUITE

II. FUITE

DIRECTION Configuration terrain (perte de vue)

TYPE HABITAT FUITE Prairie Friche Haie Forêt Champ _____

HAUTEUR VEGETATION < 50cm 50cm<-<1m 1m<-<2m > 2m

REFUGE

TYPE HABITAT Prairie Friche Haie Forêt Champ _____

HAUTEUR VEGETATION < 50cm 50cm<-<1m 1m<-<2m > 2m

TYPE FUITE Marche Course Arrêts Panique

Hésitation Se retourne vers obs Bonds

DEPART

Bolide Réfléchi Nb arrêts Miroir dressé

RQ _____

INITIATIVE FUITE _____ **ARRETS** Fin de fuite Début de fuite

Annexe 4 : Détails du nombre de répliques par individus :

Individu	Nombre de focales	Nombre de distance de fuite
530_8	4	3
536_9	5	3
F572_14	2	3
580_15	7	4
578_17	4	2
566_22	5	3
736_11	3	2
698_12	5	4
696_13	6	2
704_16	4	4
710_29	4	2
760_30	2	2
1064_37	4	3
766_39	5	4
742_45	4	4
738_46	4	2
732_63	4	4
Total	72	51

La mise en évidence de la personnalité pour expliquer la variabilité interindividuelle de la dispersion chez le chevreuil

Mots clés : Chevreuil, personnalité, dispersion natale, gradient timide/téméraire

La personnalité désigne les différences de comportement entre les individus, qui sont constantes dans le temps et les situations. Cependant très peu d'études ce sont focalisées sur la mise en évidence de personnalité sur des espèces sauvages en milieu naturel. Le but de cette étude est de montrer l'existence de différentes personnalités chez le Chevreuil (notamment la présence d'un gradient timide/téméraire) et d'étudier le lien entre la dispersion natale et la personnalité. En effet, on s'attend à ce que les individus les plus téméraires dispersent plus que les timides. Pour cela, 19 jeunes chevreuils ont été capturés, marqués d'un collier GPS et relâchés dans leur milieu naturel. Lors des captures la température, le rythme cardiaque et le comportement pendant les manipulations ont été relevés. Ensuite, plusieurs répétitions d'observations comportementales permettant d'obtenir le temps passé à chaque comportement et des approches standardisées permettant de mesurer la distance entre la vigilance et la fuite, ont été réalisées. Les résultats indiquent que ces deux variables sont significativement répétables, ainsi, il existe bien des différences comportementales constantes à travers le temps. Puis, à l'aide d'une analyse en composante principales, les individus sont classés sur un gradient timide/téméraire dans lequel les individus téméraires ont tendance à avoir un rythme cardiaque plus bas et à être moins impressionnés par l'approche d'un homme que les individus timides. La dispersion n'est pas corrélée avec ce gradient timide/téméraire mais les disperseurs semblent, cependant, avoir un rythme cardiaque et une température plus faibles que les sédentaires. De plus, ils laissent plus longtemps l'homme approcher une fois qu'ils l'ont détecté. Ces résultats indiqueraient que les disperseurs seraient plus téméraires que les sédentaires.

The identification of personalities to explain the interindividual variability of dispersal in Roe deer

Key words : Roe deer, personality, natal dispersal , shy/bold gradient

Personalities describe behavioural differences between individuals that are consistent across time and contexts. However very few studies have focused on the identification of personality on wildlife in the field. The aim of this study is to demonstrate that Roe deer personalities exist (particularly a shy/bold gradient) and to investigate whether personalities are correlated with natal dispersal. Indeed, bold Roe deer are expected to disperse more than shy ones. To do so, 19 young Roe deer were captured, marked with a GPS collar and released into their natural environment. During catches, temperature, heart rate and behavior during handling were recorded. Then, several repetitions of behavioral observations, to obtain the time spent in each behavior and standardized approaches, to measure the distance between vigilance and flight, were performed. Results indicate that both variables are significantly repeatable, indicating that there are consistent inter-individual behavioral differences. Then, using a principal component analysis, individuals were ranked on a shy / bold gradient in which bold Roe deer tend to have a lower heart rate and to be less affected by the human approach than shy ones. Dispersion is not correlated with this shy / bold gradient but dispersers seem, however, to have a lower heartbeat and a lower temperature than sedentary ones. Moreover, dispersers tolerate the human approach longer after they have detected it. These results seem to indicate that dispersers might be bolder than sedentary individuals.

Annexe II : Vers une dispersion de reproduction chez le Chevreuil ?

A.2.1. Manuscrit 5 « EURODEER »

Do female roe deer use rut excursions as a breeding dispersal tactic for inbreeding avoidance?

Lucie Debeffe ^a, Stefano Focardi ^c, Christophe Bonenfant ^d, A.J.Mark Hewison ^a, Nicolas Morellet ^a, Cécile Vanpé ^d, Marco Heurich ^f, Peter Kjellander ^h, John D.C. Linnell ^e, Atle Mysterud ⁱ, Pavel Sustr ^g, Maryline Pellerin ^k, Ferdinando Urbano ^j and Francesca Cagnacci ^b

^a CEFS-INRA, B.P. 52627, 31326 Castanet-Tolosan, France.

^b Research and Innovation Centre, Edmund Mach Foundation, via Mach 1, 38010 San Michele all'Adige (Tn)-Italy.

^c Istituto dei Sistemi Compessi, Sezione di Firenze, via Madonna del Piano 10, 50019 Sesto Fiorentino (FI).

^d LBBE UMR5558, Univ. Claude Bernard Lyon 1, 43 boulevard du 11 novembre 1918, 69622 Villeurbanne Cedex, France.

^e Norwegian Institute for Nature Research, Tungasletta 2, NO-7047 Trondheim Norway.

^f Departement of Research and Documentation, Bavarian Forest National Park, Freyunger Str 2, 94481 Grafenau, Germany

^g Ex, Sumava National Park, Czech republic

^h Grimsö Wildlife Research Station, Dept. of Ecology, Swedish University of Agricultural Science, SE-73091, Sweden

ⁱ Centre for Ecological and Evolutionary Synthesis, Dept. Biology, University of Oslo, P.O. Box 1066 Blindern, NO-0316, Norway

^j via F.lli Pozzi 7, IT-20127 Milano, Italy

^k Centre d'Etudes Biologiques de Chizé. CNRS - B.P. 14. 79360 Beauvoir-sur-Niort, France.

*Manuscrit soumis à Behavioral Ecology,
dans le cadre d'un projet collaboratif pour l'analyse de données « EURODEER »*

Summary

Breeding dispersal is defined as the net movement between two successive breeding sites. From an evolutionary point of view, breeding dispersal remains a poorly understood and seldom reported phenomenon in mammals, despite its potential importance for population dynamics and genetics. In large herbivores, females may be more mobile during the breeding season, undertaking short-term trips (or rut excursions) outside their normal home range. If fertilisation occurs, this behaviour could be considered as a form of breeding dispersal from a genetic point of view, potentially motivated by inbreeding avoidance, the search for good genes and/or multiple paternity. Here, we investigated the ranging behaviour of 235 adult roe deer (141 females and 94 males) using GPS collars in six populations across Europe from the EURODEER database. We show that excursions are common from June to August, particularly for females, with 41.8% (vs. 18.1% of males) making at least one excursion. Individuals performed only one excursion per season and departure dates for females were concentrated in time, centred on the rutting period, indicating a link with reproduction. The distance females travelled during excursions was significantly greater than the diameter of an average male home range, and travel speed decreased as they progressed beyond this diameter, suggesting searching behaviour or interaction with other male(s) outside the resident male's territory. Because adults are normally highly sedentary, the potential for mating with relatives is substantial, hence, we conclude that rut excursions could be an alternative tactic enabling females to avoid mating with a closely related male.

Key-words: Breeding dispersal, inbreeding avoidance, GPS, mate choice, roe deer, rutting excursion, ungulate

Introduction

Breeding dispersal is the movement of individuals, which have reproduced at least once, between successive breeding sites (Greenwood 1980; Clobert *et al.* 2001). Breeding dispersal is believed to be an adaptive behavioural tactic that enhances lifetime reproductive success (Calabuig *et al.* 2008), as it can potentially affect most components of fitness (Danchin & Cam 2002). A variety of evolutionary causes for breeding dispersal have been suggested, including 1) increased survival of offspring through securing food resources and safety (e.g., nest choice by females in birds with a resource-defence tactic: (Greenwood & Harvey 1982); or territory bequeathing to juveniles: (Berteaux & Boutin 2000); 2) decreased intra-sexual competition for mates; 3) facilitation of mate choice (Daniels & Walters 2000), targeting good genes (Hamilton 1990), compatible genes (Zeh & Zeh 1996), or inbreeding avoidance (Greenwood 1980; Pusey & Wolf 1996).

Breeding dispersal has mostly been described in birds and, more specifically, colonial birds, while studies on mammals remain scarce (Greenwood & Harvey 1982; Paradis *et al.* 1998; Berteaux & Boutin 2000). In North American red squirrels (*Tamiasciurus hudsonicus*), breeding dispersal is common, with 15% of females bequeathing their territory to their litter, and has been interpreted as a form of parental investment (Berteaux & Boutin 2000). In large herbivores, some reports have suggested that females may be more mobile during the breeding season (Byers, Moodie & Hall 1994) in pronghorns *Antilocapra americana*; (Labisky & Fritzen 1998) in white-tailed deer *Odocoileus virginianus*; (Fisher & Lara 1999) in wallaby *Onychogalea fraenata*; (Lovari *et al.* 2008; Richard *et al.* 2008) in roe deer *Capreolus capreolus*; (Stopher *et al.* 2011) in red deer *Cervus elaphus*), undertaking unusual movements which have been referred to as “rut excursions”. A rut excursion is defined as a short-term trip outside the normal home range during the reproductive period to potentially encounter males other than those normally present in the female’s vicinity (Liberg *et al.* 1998). If fertilisation occurs during these excursions, this behaviour could be considered as a form of breeding dispersal. Indeed, in several studies, excursion behaviour has been considered to be motivated by active female mate choice (Kolodzinski *et al.* 2010) in white-tailed deer; (Bocci, Aiello & Lovari 2013); (Richard *et al.* 2008) and (Lovari *et al.* 2008) in roe deer), but the underlying evolutionary cause (e.g. inbreeding avoidance, search for good genes and/or multiple paternity) was not clear. More generally, the selection pressures that

generate breeding dispersal in mammals, and rut excursions as a form of breeding dispersal in large herbivores in particular, remain largely unidentified.

In European roe deer (*Capreolus capreolus*), anecdotal visual observations (Lovari et al. 2008; Richard et al. 2008) and genetic evidence (Vanpé et al. unpubl.) of copulation of a given female with an ‘unfamiliar male’, i.e. a male whose territory does not overlap the female's normal home range, suggest a potential role for rut excursions in mate choice. Roe deer express a resource defence-based mating tactic (Liberg *et al.* 1998); but see (Vanpé *et al.* 2009c), with a low degree of polygyny (Vanpé *et al.* 2008) and strong male territoriality (Bramley 1970) that limits mate access for a female, both in terms of number and choice. Females are monoestrous (Hoffmann, Barth & Karg 1978), with a highly synchronized and short (ca. 36 hrs) oestrous during the summer rut (mid-July to mid-August) (Sempéré, Mauget & Mauget 1998) and adults are very strongly sedentary (Hewison, Vincent & Reby 1998). This unusual combination of low mobility during adulthood for both sexes, limited mate access for females and the short annual time window for reproduction makes roe deer particularly prone to the risk of inbreeding (Kurt, Hartl & Volk 1993). Therefore, from an evolutionary point of view, breeding dispersal should be advantageous, particularly for females that pay most of the costs of reproduction and inbreeding depression (Greenwood 1980), by facilitating inbreeding avoidance and mate choice, without paying the costs linked to outbreeding and true dispersal (unfamiliarity with the environment, e.g., resource distribution, exposure to predators, failure to find mates: (Pusey & Wolf 1996; Danchin & Cam 2002). By performing rut excursions, females may gain the fitness benefits associated with increased mate choice or multiple mating, *via* good or compatible genes, or a greater genetic diversity of offspring (Vanpé *et al.* 2009b), without losing the benefits associated with breeding site familiarity. As a result, the roe deer provides an interesting case study to assess the potential advantages of rut excursions as a mating tactic so as to explore the evolutionary causes of breeding dispersal more generally.

In the absence of genetic data, the analysis of movement patterns provides an indirect way to study breeding dispersal and so infer evolutionary causation (Berteaux & Boutin 2000; Long *et al.* 2008) in mammals, (Calabuig *et al.* 2008; Gutierrez, Lahaye & Zimmerman 2011) in birds). Based on an exceptionally large GPS dataset of 235 individual roe deer inhabiting six different populations situated across Europe (EURODEER collaborative project: www.eurodeer.org), we first aimed to characterise the spatial behaviour of male and female roe deer during summer and, more particularly, to identify rutting excursions. Since

females invest more in their offspring than males, females should pay higher costs than males when reproduction involves inbreeding or genetically incompatible mating (Greenwood 1980). We, thus, predicted that excursions should be more common among females than males and, for females, should be highly synchronised around the peak of the rutting period, which may vary across study sites, being somewhat later at the more northern latitudes (Liberg *et al.* 1998; Sempéré *et al.* 1998). In contrast, we did not expect this kind of synchronicity in excursion behaviour among males if there is no link with reproduction. Further, we did not expect any variation in excursion probability among age classes (yearlings, sub-adults and adults) for females, as roe deer females are sexually mature as yearlings, although the proportion of pregnant individuals is generally slightly lower among yearlings than adults (Gaillard *et al.* 1992). However, we expected substantial variation in excursion probability among age classes for males, as yearling males are unable to defend a territory and so are often forced out of their range temporarily due to harassment by territorial adults (Wahlstrom 1994; Vanpé *et al.* 2009a). Second, we attempted to evaluate the relative role of the main evolutionary causes of breeding dispersal reported in mammals that could have led to the evolution of rutting excursion behaviour in roe deer: (i) the good genes and genetic compatibility hypotheses, pooled together as the “search for good genes” hypothesis, (ii) the inbreeding avoidance hypothesis and (iii) the multiple paternity hypothesis. To do so, we derived predictions for the space use and movement behaviour of males and females during the breeding season related to each of these potential evolutionary causes of breeding dispersal (Ponchon *et al.* 2013).

1. Rutting excursion probability: If rutting excursions are a tactic for inbreeding avoidance or multiple paternity, we should expect them to be common in females, because the probability that an unrelated male (for inbreeding avoidance) or that several males (for multiple paternity) is/are simultaneously present within the female’s summer home range is low. In contrast, under the search for good genes hypothesis, because the probability that a compatible mate may be present within the female’s summer home range is higher, rutting excursions are expected to be less common. Differences in excursion rate among populations are expected under the inbreeding avoidance hypothesis in response to potential among-population variation in local genetic structure. Because population genetic structure is not expected to impact the availability of compatible mates, we predicted no difference in excursion probability among populations under the search for good genes or the multiple paternity hypotheses.

2. *Features of female rutting excursions*: Since the duration of oestrus is constant among individual roe deer females (Sempéré *et al.* 1998), we expected no difference in excursion duration among age classes, and because all females are potentially reproductive, we expected no differences in excursion distance among age classes. Under the hypothesis that inbreeding avoidance drives rutting excursion behaviour, we expected that females of all age classes should engage in mating excursions that were sufficiently far so as to go beyond the territory boundaries of the resident male with whom their normal home range overlaps, that is, that excursion distance is positively related to male territory size. Because there is no clear prediction concerning the spatial distribution of compatible partners or a male with “good genes”, no such relationship was expected under the “search for good genes hypothesis”. Moreover, because genetic and geographic distances between individuals are correlated at the population scale in roe deer (Coulon *et al.* 2004), the probability of breeding with a related male should decrease with increasing distance from a female’s home range, hence, excursion distance should be longer under the inbreeding avoidance hypothesis than under the “search for good genes” hypothesis.

3. *Movement behaviour during female rutting excursions*: we predicted that movement behaviour should be more stereotyped under the inbreeding avoidance hypothesis. That is, if the aim of an excursion is to increase the geographic distance between the two partners, females should move along a linear trajectory when moving away from their home range, but should decrease their speed and adopt a more sinuous trajectory further from their home range, particularly when beyond the territory limits of the resident male and interacting with unfamiliar males. Under the “search for good genes hypothesis” we expected females to search for an appropriate mate during the whole of the excursion, adopting a sinuous and non-linear trajectory until successful mating, at the end of the excursion.

Methods

Study areas, datasets and sample selection

This study was conducted in the context of the EURODEER collaborative project, i.e. a data-sharing project for roe deer across their distribution range, involving 25 research groups from twelve European countries (Fig. 1). Study area characteristics and GPS collar models are summarised in Table S1. The location of the six study sites involved in this study (Germany-

Bavarian Forest, site 1: “Germany”; France-Coteaux de Gascogne, site 2: “France-South”; Italy-Trentino province, site 3: “Italy”; Southern Scandinavia, two sites, site 4: “Sweden” and site 5: ‘Norway’; France-Brioux-sur-Boutonne, site 6: “France-West”) is presented in Figure 1. GPS data collection spanned the period from 2002 to 2010 and concerned 235 individuals, 141 females and 94 males (Table 1). Animals were equipped during captures that usually occurred in winter. Prior to release, animals were sexed and assigned to broad age-classes using patterns of tooth development and wear (Ratcliffe & Mayle 1992). We differentiated three age-classes for the subsequent summer period based on estimated age at capture: yearlings (1 year old, $N = 63$), i.e. animals captured as fawns, sub-adults (2 years old, $N = 21$), i.e. animals captured as yearlings, and adults (3 years old or more, $N = 151$), i.e. all animals above two years old at capture.

For our purposes, we retained all GPS locations taken between the 15th of June and 15th of September of each year to encompass the start and end of all rutting activity, as described in the literature (Liberg *et al.* 1998). Individuals were retained for analysis only if sampling started on 30th of June at the latest and ended on 1st of September at the earliest. In a few cases (13.1%), animals were monitored in more than one year, so to avoid pseudoreplication, we randomly selected one of these years. Daily frequency of fix location was six (i.e., one fix every 4 hrs) for 56.73% of the locations, four (i.e., one fix every 6 hrs) for 26.85%, or three (i.e., one fix every 8 hrs) for 7.07%; all other fixes (9.36%) were recorded with wider inter-fix

Table 1. Characteristics of female and male roe deer excursions during summer in each study area

Study areas	Female sample size; proportion of females undertaking excursions	Male sample size; proportion of males undertaking excursions	Mean \pm SD Euclidean distance (m) of female excursion trajectories	Mean \pm SD duration length (hours) of female excursion trajectories	Mean \pm SD adult male territory diameter (m)
Germany	N = 19; 47.4%	N = 19; 10.5%	3982.8 \pm 2058.3	85.8 \pm 51.4	1649.1 \pm 1526.9
France-South	N = 78; 39.7%	N = 55; 21.8%	1517.6 \pm 1045.6	65.8 \pm 53.1	534.7 \pm 383.0* 1089.7 \pm 1060.5**
Italy	N = 14; 71.4%	N = 7; 0%	1540.3 \pm 835.5	75.1 \pm 54.3	677.5 \pm 332.7
Norway	N = 12; 25%	N = 6; 0%	2686.9 \pm 2051.9	40.7 \pm 8.1	1569.7 \pm 977.4
Sweden	N = 5; 40%	N = 7; 42.8%	1041.7 \pm 893.5	56.0 \pm 42.3	1149.2 \pm 773.8
France-West	N = 13; 30.8%	N = 0; NA	2203.0 \pm 650.6	105.0 \pm 52.2	947.1 \pm 557.6 [§]

* France-South_closed habitat

** France-South_open habitat

§ estimated

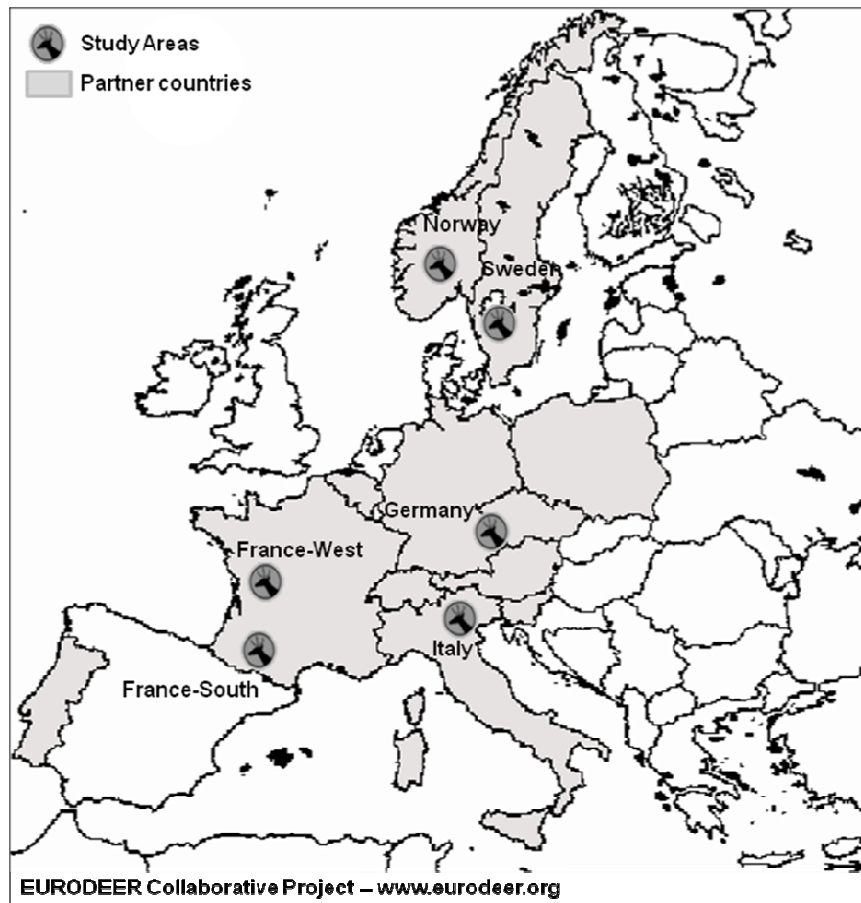


Fig.1. Distribution of the roe deer populations across Europe belonging to the EURODEER collaborative project as of 31st December 2012 and used in the present study of breeding dispersal. Partners are represented in grey and symbols indicate the six study sites included in the analyses.

intervals (from 12 to 72 hrs), mainly due to GPS failure. Individuals which had one or more inter-fix intervals greater than 96 hrs were excluded from the analysis. Similarly, individuals that undertook migratory or natal dispersal movements during the study period ($N = 10$) were removed. In a preliminary analysis, we verified that the varying sampling regimes among study sites did not affect excursion detection probability (Table S2); hence, 235 individuals were retained for subsequent analysis.

Data analysis

Excursion characterisation

Identification of excursions is a non-trivial task. To establish that a certain set of fixes is spatially separated from the normal home range is a necessary, but not sufficient, condition. We also required that all spatially-separated fixes were consecutive in time. As a

consequence, to explore spatial separation and temporal consistency, and thus reliably identify excursions, we used two successive methods.

First, we used the PROC CLUSTER application of the SAS program (SAS 9.2, SAS Institute Inc., 100 SAS Campus Drive, Cary, NC 27513-2414, USA) to identify fixes that were spatially separate from the home range. We used (x,y) coordinates and a two-stage clustering method with ten nearest neighbours to identify a maximum of four (an empirically defined value) clusters of fixes. For the j-th animal, we computed the mean distance of the i-th fix, $d_{j,i}$, with respect to its ten nearest neighbours. Then, for each individual, we computed the mean distance of all fixes to their ten nearest neighbours, \bar{d}_j , and its standard deviation sd_j . Each fix was then categorised: if $d_{j,i} > \bar{d}_j + 3sd_j$ the fix was considered as spatially separate from the home range and tagged as 0, indicating 'isolated fixes'. Then, we computed the centre of gravity of the home range in the period considered using the coordinates of fixes that were not classified as isolated fixes (Fig. 2a).

Second, to establish whether the isolated fixes (tagged 0) represented excursions, we computed the Net Squared Displacement (NSD) (Bunnefeld *et al.* 2011) with respect to the centre of gravity of the previously defined home range (Fig 2b). In particular, we defined an excursion as at least two consecutive isolated fixes which were further from the centre of the home range than a given threshold distance. This threshold distance was defined as the furthest distance between non-isolated fixes and the centre of the home range plus one standard deviation of the distribution of distances between non-isolated fixes and the centre of gravity. We required that an excursion be made up of at least two consecutive fixes above this threshold value so as to avoid mistakenly defining excursions based on a single fix which could be due to GPS location error. In this way, we accounted for variation in individual home range size, i.e. excursion occurrence was determined relative to the individual's home range size. In addition, only those movements outside the range which lasted longer than 24 hours were considered as true excursions for the following analysis. This procedure ensured that detection probability for an excursion was similar across study sites with varying GPS sampling regimes.

Finally, the two (non-isolated) fixes immediately preceding and following the first and last isolated fixes, respectively, were included in the excursion trajectory, corresponding to the start and end points of that excursion event. These start and end points allowed us to define three excursion parameters: (1) excursion duration, i.e. the interval between the time stamp of those fixes; (2) excursion distance, i.e. the Euclidean distance between the first and

the farthest fixes of the excursion event; (3) excursion velocity, i.e. the ratio between the duration and distance as derived above. We chose to analyse and present results based on excursion velocity because excursion duration is not independent of excursion distance, while velocity is a synthetic variable including both these parameters.

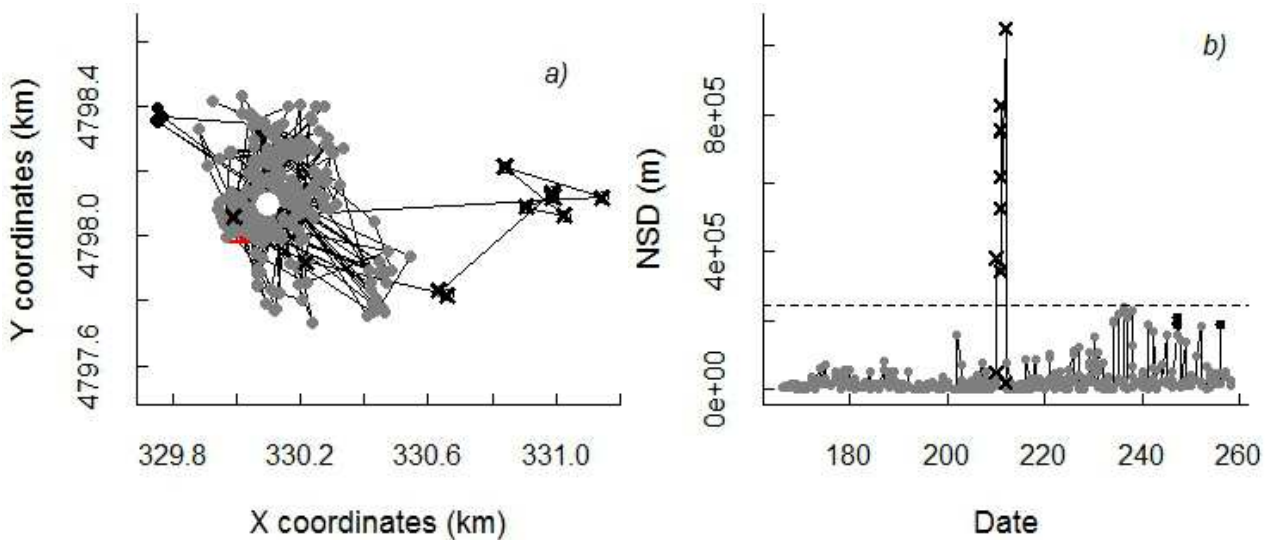


Fig. 2. Typical space use of a female roe deer (a) and its corresponding Net Square Displacement from the centre of gravity of the principal cluster over time (b). Principal cluster locations are in light grey, locations outside the normal home range are in black, with locations that were considered as part of the excursion trajectory identified by black crosses. The large white dots indicate the centre of gravity of the principal cluster. The dashed line represents the threshold distance value used to discriminate excursion locations

Testing whether excursions are a breeding dispersal behaviour

The effect of sex, age class and study area on excursion departure date was investigated using a log rank test. For males, the three age classes (yearling, sub-adult and adult) were considered, since sub-adult males are usually not territorial. However, for females, only yearling females were distinguished from other females (sub-adults and adults pooled) since, almost without exception, roe females rut for the first time at one year old. Animals from Norway and Sweden were pooled to form a Scandinavian area (“Scandinavia”) because of low sample size and comparable environment/latitude. Log rank tests are usually used for survival analysis from censored data, but can be used for any transition probability between non-reversible states. In this case, possible states were “no excursion” vs. “at least one excursion”. Survival curves for the status “no excursion” were generated using the Kaplan-Meier estimate and we tested for differences between the survival curves using the G-rho family of tests implemented in the “survival” package (Harrington & Fleming 1982;

Therneau & Lumley 2010) in R. According to our biological hypothesis, we expected excursions of females to be more synchronised in time than those of males; further, because of latitude-related variation in the timing of the peak of the rut (Liberg *et al.* 1998), we expected to observe differences in mean excursion date among study areas.

Estimation of male territory size and its relationship with female excursions

The home range size of each animal between 15th of June and 15th of September was calculated using a 90% fixed kernel method from the central cluster of fixes (Worton 1989; Börger *et al.* 2006) with the “adehabitat” R package (Calenge 2006). Male territory size was assumed to be equivalent to that of the summer home range for adult males. Males with an abnormally large summer home range (> 1000 ha, $N = 2$) were excluded for this analysis because it is unlikely that they could successfully defend a territory of this size (mean territory size \pm SD = 121.1 ± 129.3 ha, min = 11.1 ha, max = 685.7 ha, $N = 56$). Individuals from the predominantly forested part of the France-South study area (“France-South_Closed”) were considered separately from those in the more open part of the landscape (“France-South_Open”) because average home range size and landscape structure both differ considerably (Morellet *et al.* 2011). We also computed the mean male home range diameter for each study area with the exception of France-West, because here GPS data were only available for females. For this reason, for France-West, we estimated average summer male home range size based on the predicted value from the correlation between female and male summer home range size across all study sites (Linear regression: $N = 6$, $F = 8.34$, $r^2 = 0.68$, $df = 4$, $P = 0.045$).

Excursion probability (prediction 1)

Excursion occurrence is a binary response variable (a female can make an excursion, or not), thus we used logistic regression to determine whether excursion probability varied in relation to sex, age class (yearlings, sub-adults and adults, see above) and study area ($N = 235$). In relation to our biological hypothesis, assuming that females makes more excursions than males and that excursion probability is lower for adult males only, we expected statistical support for the model including the interaction between sex and age class. Thus, the most complex model built included the sex*age class interaction with an additive effect of study area. A set of eight models were built (the full model, all the derived models, and a constant model) and ranked according to their Akaike information criterion corrected for small sample

size (AICc). We retained the model with the lowest AICc value, reflecting the best compromise between precision and complexity of the model (Burnham & Anderson 1998).

Female rutting excursion features (prediction 2)

Since excursion duration and distance are correlated, these effects were analysed using the compound variable ‘velocity’. During the rut only and across the six roe deer populations, we analysed the effects of age class, date of departure and mean adult male territory size for a given study area on female excursion velocity. We expected, according to the inbreeding avoidance hypothesis, excursion distance to increase with population specific male territory size (and therefore male territory size to have a positive effect on velocity). Mean adult male territory size was log transformed in order to achieve normality. As the peak of the rut occurs during the middle of the selected study period, we expected non-linear relationships between date of departure and excursion features, thus this parameter was modelled with a spline effect. In particular, we fitted a generalized linear mixed model (GLMM) and a generalized additive mixed model (GAMM) with a Gaussian error distribution for a full model that included all factors listed above in an additive fashion (lme4 and mgcv R packages : (Bates, Maechler & Bolker 2011; Wood 2011). Study area was included as a random factor to control for the potential non-independence of environmental factors for each study site. We calculated AICc values for all possible additive models derived from the a priori full model and ranked the eight candidate models according to their AICc values.

To infer whether females performed excursions outside their summer home range (as defined above) to increase encounter rates with unfamiliar males, we calculated the number of male territories that a given female potentially crossed during each excursion, dividing the Euclidean excursion distance by the mean male territory diameter in a given study area or sub-area.

Movement behaviour during female rutting excursions (prediction 3)

To analyse movement behaviour during a female’s rutting excursion, we split each excursion into two stages: (i) the portion of the excursion that occurred outside her home range, but within a distance shorter than the mean male territory diameter for that study area, defined as the “near” stage, and (ii) the portion of the excursion that occurred at a distance greater than the mean male territory diameter, defined as the “far” stage. We then analysed whether steps within the near stage of the rutting excursion and the far stage differed in terms of their speed. We predicted that once outside their normal home range, females would

decrease their speed so as to interact with unfamiliar males. More specifically, for each i -th fix of the excursion, we computed displacement and duration with respect to the $(i+1)$ -th fix and derived the speed of each step. Speed of each step was modelled using mixed linear models (PROC MIXED: SAS 9.2, SAS Institute Inc., 100 SAS Campus Drive, Cary, NC 27513-2414, USA) with study site and excursion type (near or far) as fixed effects and animal identity as a random effect. The distribution of step speed was not normal, so this variable was log-transformed. Model selection was based on an AIC approach as described above.

All analyses were run in R version 2.12.1 (R Development Core Team. 2010) except where specified.

Results

Link between rut excursions and reproductive behaviour

Excursion probability

We identified 86 excursions of more than 24 hours in the 235 animals analysed (Table 1). Fifty-four of them were performed by females and occurred during the core of the rutting period (i.e., from the 15th of July to the 28th of August). Excursion behaviour occurred in all study areas, but with a consistently higher probability among females (Table 2). The overall excursion rate of females was 41.8% ($N = 141$) compared to 18.1% for males ($N = 94$). In general, animals performed only a single excursion during a given rut (86.4% of females ($N = 57$) and 94.1% of males ($N = 17$)), but in some cases they performed two (eight females and no males) or three (no females and one male). For females that performed two excursions, there was a mean of 25.9 days between the two events.

In the analysis of excursion probability, the most parsimonious model contained the two-way interaction between age class and sex, indicating that there was no effect of study area on excursion probability ($pseudo-r^2 = 0.11$ for the best model vs. 0.02 for the model with only study area as a factor) (Table 2). The estimated excursion probabilities from the best model (Fig. 3; Table S3) showed that females were more likely to perform an excursion than males and that this sex difference increased with age (difference between female and male excursion probabilities: 0.04, 0.17 and 0.34 for yearlings, sub-adults and adults, respectively). As expected under the hypothesis that rut excursions play a role in reproduction, female

excursion probability was not affected by age class, but male excursion probability was (excursion probability mean \pm SE: 0.40 ± 0.08 and 0.36 ± 0.09 for yearling females and males, respectively; 0.50 ± 0.14 and 0.33 ± 0.16 for sub-adult females and males, respectively; 0.41 ± 0.05 and 0.07 ± 0.03 for adult females and males, respectively) (Fig. 3).

Table 2. Performance of the eight candidate logistic regression models estimating the probability of excursion occurrence in relation to the individual's sex, age class and study site of origin in roe deer.

Excursion probability	K	AICc	Δ AICc	AICcWt	
age : sex	6	280.6	0	0.74	
age + sex	4	284.61	4	0.1	
Sex	2	284.61	4	0.1	Age: age classes (yearlings, sub-adults, adults)
age : sex + site	11	286.17	5.56	0.05	K: number of parameters
age + sex + site	9	289.19	8.58	0.01	AICc: Akaike's Information Criterion corrected for small sample size
Constant	1	297.84	17.23	0	AICcWt: Akaike weights.
Age	3	298.93	18.32	0	The selected model is in bold.
Site	6	303.13	22.52	0	

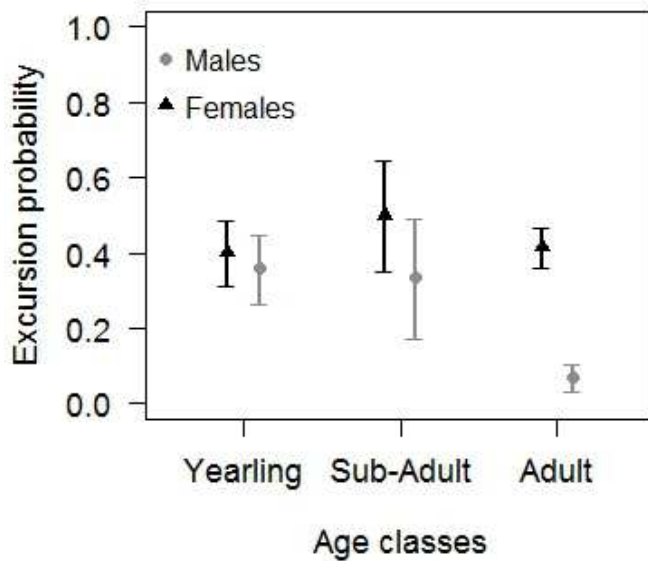


Fig. 3. Estimated excursion probabilities for the three age classes (yearling, sub-adult and adult) and for both sexes of roe deer. Males are in grey and females in black ($N = 141$ and 94 , respectively). Error bars refer to the associated standard error.

Timing of excursions and definition of the core of the rutting period

Female excursions were synchronised in time around the beginning of August, while male excursions were not (Fig. 4a). Indeed, the timing of excursions differed significantly between males and females (log rank test: $N = 235$, $Chisq = 12.9$, $df = 1$, $P < 0.001$). There were also differences in excursion timing among age classes for males (three age classes: yearlings, sub-adults and adults; log rank test: $Chisq = 13.6$, $df = 2$, $P = 0.001$), but this was not the case for females (two age classes: yearlings vs. adults; log rank test: $Chisq = 0$, $df = 1$,

$P = 0.95$). There was no significant among-area difference in the timing of excursion departure among females (log rank test: $Chisq = 7.3$, $df = 4$, $P = 0.122$), but sample sizes were low for some areas. There was a marked increase in the number of excursions just after the beginning of August (after Julian day 224, *i.e.* the 1st of August) (Fig 4b). The temporal pattern was quite similar across the different study areas, except for Scandinavia where excursions were somewhat later (Scandinavia *vs.* other areas pooled, Kolmogorov-Smirnov test: $N = 144$, $D = 0.6$, $P < 0.0001$). For females, the mean date of departure was correlated with latitude, with later excursions in the more northern latitudes (linear regression: $R^2 = 0.74$, $F = 11.31$, $df = 4$, $P = 0.028$). This pattern strongly suggests a role in reproduction for rut excursions.

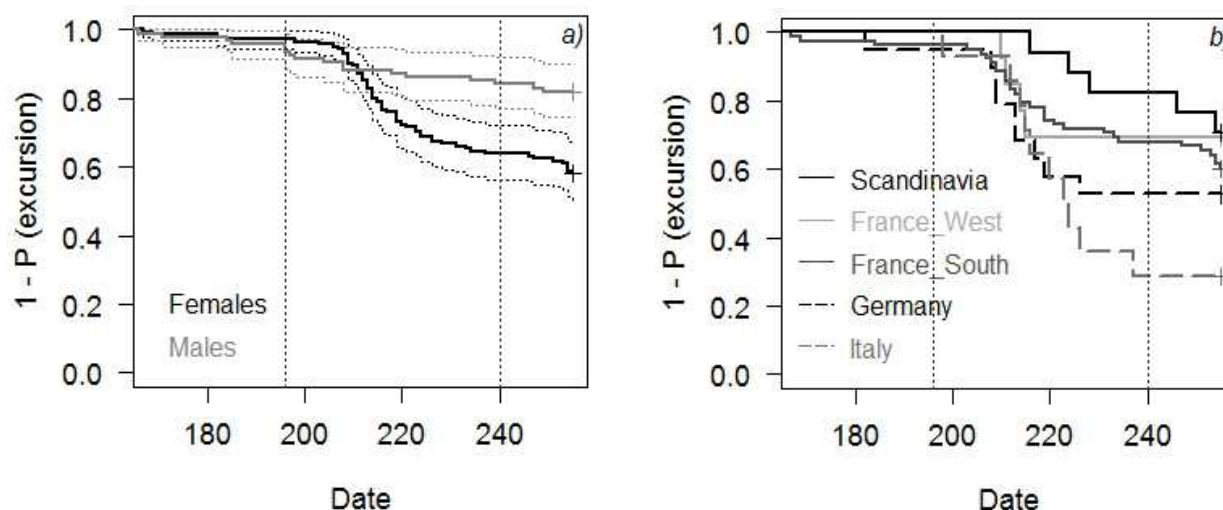


Fig. 4. Estimated survival curves of (a) roe deer excursions for males and females using the Kaplan-Meier estimator and (b) female roe deer excursions using the Kaplan-Meier estimator for the six study areas. (a) Males are represented in grey ($N = 94$) and females in black ($N = 141$). Dashed lines represent associated confidential intervals. (b) The different lines represent the six study areas: Italy in dashed grey, $N = 14$; Germany in dashed black, $N = 19$; France-West in light grey, $N = 13$; France-South in grey, $N = 78$ and Scandinavia (Norway and Sweden) in black, $N = 17$. The dotted vertical lines correspond to the 15th of July for the first one and the 28th of August for the second one, chosen to define the core of the rutting period in all areas with the exception of Scandinavia (end = 15th of September).

Rut excursions and their potential evolutionary causes

Excursion probability (prediction 1)

Rut excursion behaviour was much more common among females than males (41.8% *vs.* 18.1%, respectively), in agreement with our first prediction concerning the inbreeding avoidance hypothesis. Furthermore, despite no statistically clear effect of study area on

excursion probability (see above), female excursion rate did appear variable across the six study areas, with a coefficient of variation of 0.63 (Table 1), providing some support for the inbreeding avoidance hypothesis.

Female rutting excursions features (prediction 2)

For the analysis of excursion features, we focused on those excursions that occurred during the defined core of the rutting period (from 15th of July to 28th of August, Fig. 4b), thus, 54 of the 86 detected excursions were retained.

Of the eight candidate models, the most parsimonious included the effect of age class and male territory size on velocity during the female’s excursion, with study area as a random effect (*pseudo-r²* best model: 0.17) (Table 3). As expected from the inbreeding avoidance hypothesis, excursion velocity increased with male territory size, both for adult and yearling females (slope mean ± SE = 0.64 ± 0.12); in addition, yearling females had a lower excursion velocity than adults (for a given male territory size, estimated excursion velocity was 0.59 m/min lower for yearling females compared to adults) (Fig. S1; Table S3).

The distance travelled during an excursion was usually greater than the mean diameter of a male territory in the given study area (Fig. 5), as predicted under the inbreeding avoidance hypothesis. The mean ± SD distance travelled during an excursion was 2.15 ± 1.54 km, representing a mean (± SD) of 1.99 (± 0.29) male territories crossed, which was thus significantly greater than one (Student test: *N* = 54, *t* = 6.77, *df* = 53, *P* < 0.001). Significant variability in excursion distance among study sites was observed (ANOVA: *F* = 3.24, *df* = 4, *P* = 0.019): in the Germany and France-West study areas, excursion distance was always greater than the distance required to cross an adjacent male territory (Fig. 5).

Table 3. Performance of the candidate models for explaining variation in excursion velocity of females during the rut in relation to the individual’s age class, the date, the size of the average male territory and the study site of origin in roe deer.

type	Excursion velocity	K	AICc	ΔAICc	AICcWt
GLMM	age + log_mHR	5	106.73	0.00	0.72
GAMM	age + s(date) + log_mHR	13	109.31	2.58	0.20
GLMM	log_mHR	4	111.33	4.60	0.07
GAMM	s(date) + log_mHR	12	114.71	7.98	0.01
GLMM	age	4	120.12	13.39	0.00
GAMM	age + s(date)	12	122.74	16.01	0.00
GLMM	Constant	3	126.38	19.65	0.00
GAMM	s(date)	11	129.82	23.09	0.00

§ ‘study area’ is included as a random effect in all models

Age: age classes (yearlings, sub-adults, adults)

log_mHR: mean size of adult male territory of the area or sub area

s(date): date of departure with a spline effect

K: number of parameters

AICc: Akaike’s Information Criterion corrected for small sample size

AICcWt: Akaike weights.

The selected model is in bold.

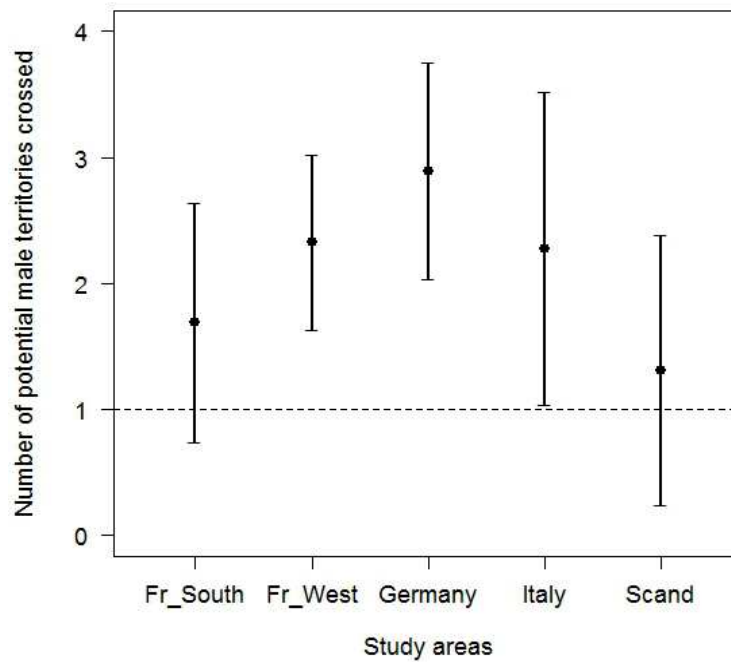


Fig. 5. Number of potential male territories crossed by females during rutting excursions in roe deer across study areas. The number of potential male territories crossed by females during rutting excursions is defined as the female excursion distance divided by the diameter of the mean male territory size for that study area.

Study areas are: France-South (noted Fr_South), France-West (noted Fr_West), Germany, Italy and Scandinavia (pooling Norway and Sweden, noted Scand).

The dashed line represents the distance required to cross the territory of one adjacent male. The mean \pm SD number of potential male territories crossed is 1.99 ± 0.29 . Error bars refer to the associated standard deviation.

Movement behaviour during female rutting excursions (prediction 3)

The most parsimonious model for describing variation in velocity during female rutting excursions included the interaction between study site and excursion stage (i.e., near and far stages, as defined above; Table S3), with animal identity as a random effect.

Mean (\pm SD) excursion speed was $1.13 (\pm 2.1 \text{ m/min}, N = 365)$ and $1.69 (\pm 2.51 \text{ m/min}, N = 211)$ for the far and near stages, respectively, representing a 50.9% difference (Fig. S2). We also observed some variability in step speed among study sites: the Scandinavian and German study sites were characterised by a higher mean speed compared to the other sites (mean \pm SD speed for Scandinavia and Germany: $0.89 \pm 0.63 \text{ m/min}$ vs. $0.47 \pm 0.36 \text{ m/min}$ in the other sites). In addition, for France-South study site, excursion speed was lower in the closed than in the open sectors of the landscape (mean \pm SD: $0.21 \pm 0.23 \text{ m/min}$ and $0.57 \pm 0.40 \text{ m/min}$ in closed and open habitats, respectively). This higher speed during the far stage of the excursion suggests that females began searching for a mate once they had travelled a certain threshold distance, supporting the inbreeding avoidance hypothesis.

Discussion

Our findings clearly show that a large proportion of roe deer females undergo mating excursions during oestrus, ranging beyond the territory of the resident male, suggesting that these movements represent a reproductive tactic. Moreover, our detailed study of excursion characteristics from fine-scaled analysis of GPS locations allowed us to indirectly infer the evolutionary causes involved in this behaviour, suggesting that inbreeding avoidance was the most likely underlying cause of rutting excursions.

Rut Excursions as Breeding Dispersal Behaviour

Rutting excursions were recently reported in white-tailed deer, with 40% of females undergoing a single long distance movement outside of their normal home range during the rut, when conception might potentially have occurred (Kolodzinski *et al.* 2010). Rut excursions have also been documented in red deer, with 43% of females changing harems (Stopher *et al.* 2011). In roe deer, we found that a remarkably similar proportion of the female population (42 %) performed at least one excursion during the summer, while only 18 % of males did so.

During excursions, females travelled an average distance of 2.15 km (SD = 1.53), which is greater than the mean distance moved by red deer during oestrus (around 0.7 km) (Stopher *et al.* 2011), but somewhat lower than that recorded in female white tailed deer (3.23 ± 1.11 km) (Kolodzinski *et al.* 2010). Excursion movements were prevalent among females in all study areas considered here, occurring with a frequency similar to that observed in previous studies of roe deer in two Scandinavian (44 and 48%) and two Italian populations (55 and 33%) using VHF telemetry (Liberg *et al.* 1998; Lovari *et al.* 2008), highlighting the generality of this behaviour in roe deer across Europe. The facts that excursion probability was much higher in females compared to males, that it occurred during the core of the rutting period, and that the vast majority (86%) of females made only one excursion in a given year are in agreement with the hypothesis that excursions play an important role for reproduction in roe deer. Indeed, female excursions were synchronised in time around the beginning of August, with the same pattern across all study sites (albeit, with a slight delay in the more northern latitudes), whereas this was not the case for males. Furthermore, the peak in female

excursions corresponded to the dates of the rutting period reported in the literature (Liberg *et al.* 1998), with a somewhat later rut in the more northern latitudes (Liberg *et al.* 1998).

Rut Excursions and Mate Choice

Previous studies have outlined three potential explanations for breeding dispersal in large herbivores: male harassment, movement induced by hunting, and female mate choice. Kolodzinski *et al.* (2010) considered that excursions in white-tailed deer involved active mate searching, as females moved several kilometres away from their home range in a relatively straight-line. During these excursions, females may choose among males on the basis of its genetic quality (e.g., individual heterozygosity), its phenotypic quality (e.g., body mass and/or antler size, since these traits are honest signals of male phenotypic quality in roe deer: (Vanpé *et al.* 2007, 2010) and/or the quality of its territory (since male territory size is correlated to male phenotypic quality in roe deer: (Vanpé *et al.* 2008). Ultimately, this should result in the production of offspring of higher phenotypic and/or genetic quality, hence, with higher fitness.

Our results provide little support for mate choice based on partner and/or territory quality in roe deer. Indeed, the high rate of female excursions observed and its variability across study sites, the long distances travelled during these excursions and the positive relationship between male territory size and excursion speed when in the proximity of the female's home range, taken together, suggest that mate choice for male quality is not the motivating factor driving female rut excursion behaviour in roe deer. For instance, under the 'search for good genes' hypothesis, we would expect females to search for an appropriate male during the entire length of the excursion movement so that the trajectory would be more homogeneously sinuous in nature. While mate choice has been observed in some mammals (Charlton 2013), for example, in alpine marmots where extra pair paternity is common (Cohas *et al.* 2007), it appears to be much less common in large herbivores. Given the features of rut excursions that we observed, we suggest that inbreeding avoidance is the most probable evolutionary cause underlying rut excursion behaviour in roe deer.

Making Rut Excursions to Avoid the Risk of Inbreeding

As expected from the inbreeding avoidance hypothesis, excursion probability differed between the sexes, as well as among age classes, but only for males. That is, excursions were

much more prevalent in females than males, and this was especially true among adults. In summer, adult males are territorial (Vanpé *et al.* 2009a), where male territoriality is defined as the delimitation of an area in which a male is dominant and so can court and mate without interference from other males (Vanpé *et al.* 2009c). Therefore, territorial males are unlikely to perform excursions so as to limit the risk of losing mating opportunities while absent from their territory. Since female mammals invest more in their offspring than males (Clutton-Brock 1991), the costs of inbreeding are likely greater for females than males (Greenwood 1980). Hence, if inbreeding avoidance drives the rutting excursion behaviour of roe deer, it should be more frequent in females than males across populations. Furthermore, although we did not identify significant differences in excursion rate among study areas, probably due to low statistical power, female excursion rate across study areas had a high coefficient of variation ($CV = 0.63$; see Table 1). This supports the inbreeding avoidance hypothesis, because this variability among study areas could be due to differences in population genetic structure which therefore affects the occurrence of female excursion.

Excursion distance was affected by the mean size of a male territory in the given study area. Indeed, females travelled longer distances in sites where male territories were bigger, as expected under prediction 2, supporting the hypothesis that rut excursions are motivated by inbreeding avoidance. Since genetic and geographic distances between individuals are correlated (Coulon *et al.* 2004), the probability of mating with an unrelated male should increase with distance travelled away from a female's home range. Hence, as mean excursion distance corresponded to about twice the diameter of an average male territory, the distance covered during a typical excursion potentially allows females to go beyond the territory of the local male in the vast majority of cases, providing access to unrelated mates (Bonnot *et al.* 2010). The absence of any difference in excursion probability between age classes in females indicates that both primiparous females and more experienced females have similar reproductive interests. However, excursions lasted longer among primiparous females, even though oestrus has a similar duration for all females, possibly due to their inexperience and unfamiliarity with the area outside of their normal home range.

Excursions followed a typical trajectory, with the female moving faster when she was close to her normal summer range, suggesting that she was initially seeking to move quickly away during the first stage of her excursion. Subsequently, her speed slowed when the female was further than a certain threshold distance from her home range (Fig. S2), suggesting that she had begun to search for or interact with (e.g. courtship behaviour) an unfamiliar male. This pattern provides further support for the role of inbreeding avoidance in motivating

rutting excursions. A link between rut excursion behaviour and inbreeding avoidance has been previously inferred in a red deer population (Stopher *et al.* 2011) and was explicitly demonstrated in Antarctic fur seals *Arctocephalus gazelle* (Hoffman *et al.* 2007).

Competing hypotheses for rut excursions

Rut excursions have other potential functions for oestrous females. First, they could be a way to escape from male harassment during the rut (see Stopher *et al.* 2011 for further examples in ungulates), or to avoid aggressive interactions with other females (Börger 2006). However, this hypothesis was ruled out in wallabies (Fisher and Lara 1999) and in situations where males defend a territory, thus, it seems unlikely that harassment during the rut provokes excursions in female roe deer (Richard *et al.* 2008). Secondly, because roe deer females are monoestrus and can be fertilized only during a short 36 hour window (Sempéré *et al.* 1998), excursions may also be a mechanism for females to guarantee fertilisation when the resident male is unavailable due to female interference or infertile (Linnell 1994). Finally, excursions may also be a strategy for females to obtain multiple mating. In this context, it would be interesting to test whether the number of previous mating obtained by a female during a given oestrus influences her probability of excursion subsequently and whether multiple paternity (Vanpé *et al.* 2009b) is higher in females that undertake excursions compared to other females. However, multiple paternity is unlikely to be a major motivating factor for rut excursions in female roe deer for 2 reasons. First, multiple paternity occurs at a low frequency (13.5%) in this species (Vanpé *et al.* 2009b) and, second, visual inspection of excursion trajectories revealed only one site of intense searching per excursion, whereas we would expect to observe several if multiple paternity was involved. Nonetheless, multiple paternity and inbreeding avoidance are not independent, since polyandry has been proposed as a mechanism to promote inbreeding avoidance (Cornell & Tregenza 2007), hence, these two potential underlying causes for rut excursions may thus be linked.

Conclusions

Female rutting excursions may have evolved as an inbreeding avoidance strategy in roe deer. Breeding with a related male can have major fitness consequences (Morton, Crow & Muller 1956). Indeed, mating with a related individual increases the level of homozygosity and leads to the expression of deleterious recessive alleles, promoting inbreeding depression

which, in turn, may lower reproductive success (Cohas *et al.* 2009; Da Silva *et al.* 2009). In roe deer, (Vanpé *et al.* 2009b) found that parents who were strongly related produced offspring with lower individual heterozygosity that survived less well during their first summer compared to fawns whose parents were unrelated. Movements such as the rut excursions of female roe deer that we report here, equivalent to breeding dispersal from a genetic point of view, may thus provide the opportunity to minimize the probability of mating with a related male (Greenwood 1980). It would be interesting in the future to test 1) whether the male that a given female visits during her excursion is less related to her than the male with whom her normal home range overlaps; and 2) if the local level of genetic relatedness affects the probability that a female undertakes an excursion. A recent study on several group living ungulates highlighted that, at the inter-specific level, the occurrence of natal dispersal is linked to the risk of inbreeding. That is, in plural breeders, the probability for female philopatry depends on the risk that a female's father is reproductively active in her group when she starts to breed (Lukas & Clutton-Brock 2011). The authors suggest that sex-biased female dispersal has evolved to minimize the risk of inbreeding. At the intra-specific level, mate choice could help minimize this risk. For example, in Antarctic fur seals, females move further to maximize the probability of mating with high multiloci heterozygote males and with individuals of low relatedness (Hoffman *et al.* 2007). The ubiquity of rutting excursions among roe deer populations and, more generally, in other large mammals strongly suggests that female mobility is a form of alternative mating tactic driven by inbreeding avoidance.

Acknowledgments

This paper has been conceived and written within the EURODEER collaborative project (paper 3 of the EURODEER series; www.eurodeer.org). Co-authors are grateful to all members for their support for the initiative. The EURODEER spatial database is hosted by the Edmund Mach Foundation. GPS data collection of the Edmund Mach Foundation was supported by the Autonomous Province of Trento under Grant N. 3479 to F. Cagnacci (BECOCERWI – Behavioural Ecology of Cervids in Relation to Wildlife Infections). F. Cagnacci thanks the Wildlife and Forest Service of the Autonomous Province of Trento and the Hunting Association of Trento Province (A.C.T.) for support and help during captures. Financial support for GPS data collection in the Bavarian Forest was provided by the EU-

programme INTERREG IV (EFRE Ziel 3) and the Bavarian Forest National Park Administration. The Swedish study was supported by grants from the private foundation of “Marie Claire Cronstedts Minne”, The Swedish Environmental Protection Agency and The Swedish Association for Hunting and Wildlife Management. M. Hewison and N. Morellet would like to thank the local hunting associations, the Fédération Départementale des Chasseurs de la Haute Garonne, as well as numerous co-workers and volunteers for their assistance and, in particular, B. Cargnelutti, J.M. Angibault, B. Lourtet, D. Picot and J. Merlet. C. Vanpé and L. Debeffe were supported by an ANR RPDOG grant (PATCH project). The Norwegian study was financed by the Research Council of Norway, the Directorate for Nature Management, and the county governor's office in Buskerud county.

References

- Bates, D., Maechler, M. & Bolker, B. (2011) *Lme4: Linear Mixed-effects Models Using S4 classesR Package, Version 0.999375-39*.
- Berteaux, D. & Boutin, S. (2000) Breeding dispersal in female North American red squirrels. *Ecology*, **81**, 1311–1326.
- Bocci, A., Aiello, V. & Lovari, S. (2013) Excursion behaviour of female roe deer may depend on density. *Behavioural processes*, **97**, 18–20.
- Bonnot, N., Gaillard, J.M., Coulon, A., Galan, M., Cosson, J.F., Delorme, D., Klein, F. & Hewison, A.J.M. (2010) No difference between the sexes in fine-scale spatial genetic structure of roe deer. *Plos One*, **5**, e14436.
- Börger, L. (2006) *Roe Deer Mating Tactics*. PhD thesis, University of Cambridge, Cambridge (UK).
- Börger, L., Franconi, N., De Michele, G., Gantz, A., Meschi, F., Manica, A., Lovari, S. & Coulson, T. (2006) Effects of sampling regime on the mean and variance of home range size estimates. *Journal of Animal Ecology*, **75**, 1393–1405.
- Bramley, P.S. (1970) Territoriality and reproductive behavior of roe deer. *Journal of reproduction and fertility. Supplement*, **11**, 43–70.

- Bunnefeld, N., Borger, L., van Moorter, B., Rolandsen, C.M., Dettki, H., Solberg, E.J. & Ericsson, G. (2011) A model-driven approach to quantify migration patterns: individual, regional and yearly differences. *Journal of Animal Ecology*, **80**, 466–476.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (1998) *Model Selection and Inference*. Springer-Verlag, New York.
- Byers, J.A., Moodie, J.D. & Hall, N. (1994) Pronghorn females choose vigorous mates. *Animal Behaviour*, **47**, 33–43.
- Calabuig, G., Ortego, J., Cordero, P.J. & Aparicio, J.M. (2008) Causes, consequences and mechanisms of breeding dispersal in the colonial lesser kestrel, *Falco naumanni*. *Animal Behaviour*, **76**, 1989–1996.
- 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.
- Charlton, B.D. (2013) Experimental tests of mate choice in nonhuman mammals: the need for an integrative approach. *Journal of Experimental Biology*, **216**, 1127–1130.
- Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A.A. & Nichols, J.D. (2001) *Dispersal*. Oxford university press, New York.
- Clutton-Brock, T.H. (1991) *The Evolution of Parental Care*. Princeton University Press.
- Cohas, A., Bonenfant, C., Gaillard, J.M. & Allaine, D. (2007) Are extra-pair young better than within-pair young? A comparison of survival and dominance in alpine marmot. *Journal of Animal Ecology*, **76**, 771–781.
- Cohas, A., Bonenfant, C., Kempenaers, B. & Allaine, D. (2009) Age-specific effect of heterozygosity on survival in alpine marmots, *Marmota marmota*. *Molecular Ecology*, **18**, 1491–1503.
- Cornell, S.J. & Tregenza, T. (2007) A new theory for the evolution of polyandry as a means of inbreeding avoidance. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **274**, 2873–2879.

- Coulon, A., Cosson, J.F., Angibault, J.M., Cargnelutti, B., Galan, M., Morellet, N., Petit, E., Aulagnier, S. & Hewison, A.J.M. (2004) Landscape connectivity influences gene flow in a roe deer population inhabiting a fragmented landscape: an individual-based approach. *Molecular Ecology*, **13**, 2841–2850.
- Danchin, E. & Cam, E. (2002) Can non-breeding be a cost of breeding dispersal? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **51**, 153–163.
- Daniels, S.J. & Walters, J.R. (2000) Between-year breeding dispersal in Red-cockaded Woodpeckers: Multiple causes and estimated cost. *Ecology*, **81**, 2473–2484.
- Fisher, D.O. & Lara, M.C. (1999) Effects of body size and home range on access to mates and paternity in male bridled naitail wallabies. *Animal Behaviour*, **58**, 121–130.
- Gaillard, J.M., Sempere, A.J., Boutin, J.M., Vanlaere, G. & Boisaubert, B. (1992) Effects of age and body-weight on the proportion of females breeding in a population of roe deer (*Capreolus-capreolus*). *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, **70**, 1541–1545.
- Greenwood, P.J. (1980) Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour*, **28**, 1140–1162.
- Greenwood, P.J. & Harvey, P.H. (1982) The natal and breeding dispersal of birds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **13**, 1–21.
- Gutierrez, R.J., Lahaye, W.S. & Zimmerman, G.S. (2011) Breeding dispersal in an isolated population of Spotted Owls *Strix occidentalis*: evidence for improved reproductive output. *Ibis*, **153**, 592–600.
- Hamilton, W.D. (1990) Mate Choice Near or Far. *American Zoologist*, **30**, 341–352.
- Harrington, D.P. & Fleming, T.R. (1982) A Class of Rank Test Procedures for Censored Survival-Data. *Biometrika*, **69**, 553–566.
- Hewison, A.J.M., Vincent, J.P. & Reby, D. (1998) Social organisation of European roe deer. *The european roe deer: the biology of success* (eds R. Andersen, P. Duncan & J. Linnell), Scandinavian University Press, Oslo.

- Hoffman, J.I., Forcada, J., Trathan, P.N. & Amos, W. (2007) Female fur seals show active choice for males that are heterozygous and unrelated. *Nature*, **445**, 912–914.
- Hoffmann, B., Barth, D. & Karg, H. (1978) Progesterone and estrogen-levels in peripheral plasma of the pregnant and non-pregnant roe deer (*Capreolus-capreolus*). *Biology of Reproduction*, **19**, 931–935.
- Kolodzinski, J.J., Tannenbaum, L.V., Muller, L.I., Osborn, D.A., Adams, K.A., Conner, M.C., Ford, W.M. & Miller, K.V. (2010) Excursive behaviors by female white-tailed deer during estrus at two mid-atlantic sites. *American Midland Naturalist*, **163**, 366–373.
- Kurt, F., Hartl, G. & Volk, F. (1993) Breeding strategies and genetic-variation in European roe deer *Capreolus capreolus* populations. *Acta Theriologica*, **38**, 187–194.
- Labisky, R.F. & Fritzen, D.E. (1998) Spatial mobility of breeding female white-tailed deer in a low-density population. *Journal of Wildlife Management*, **62**, 1329–1334.
- Liberg, O., Johansson, A., Andersen, R. & Linnell, J.D.C. (1998) Mating system, mating tactics and the function of male territory in roe deer. *The european roe deer: the biology of success* (eds R. Andersen, P. Duncan & J. Linnell), pp. 221–256. Scandinavian University Press, Oslo.
- Linnell, J.D.C. (1994) *Reproductive Tactics and Parental Care in Norwegian Roe Deer*. National University of Ireland,.
- Long, E.S., Diefenbach, D.R., Rosenberry, C.S. & Wallingford, B.D. (2008) Multiple proximate and ultimate causes of natal dispersal in white-tailed deer. *Behavioral Ecology*, **19**, 1235–1242.
- Lovari, S., Bartolommei, P., Meschi, F. & Pezzo, F. (2008) Going out to mate: Excursion behaviour of female roe deer. *Ethology*, **114**, 886–896.
- Lukas, D. & Clutton-Brock, T.H. (2011) Group structure, kinship, inbreeding risk and habitual female dispersal in plural-breeding mammals. *Journal of Evolutionary Biology*, **24**, 2624–2630.

- 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. *Landscape Ecology*, **26**, 999–1010.
- Morton, N.E., Crow, J.F. & Muller, H.J. (1956) An estimate of the mutational damage in Man from data on consanguineous marriages. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **42**, 855–863.
- Paradis, E., Baillie, S.R., Sutherland, W.J. & Gregory, R.D. (1998) Patterns of natal and breeding dispersal in birds. *Journal of Animal Ecology*, **67**, 518–536.
- Ponchon, A., Gremillet, D., Doligez, B., Chambert, T., Tveraa, T., Gonzalez-Solis, J. & Boulinier, T. (2013) Tracking prospecting movements involved in breeding habitat selection: insights, pitfalls and perspectives. *Methods in Ecology and Evolution*, **4**, 143–150.
- Pusey, A. & Wolf, M. (1996) Inbreeding avoidance in animals. *Trends in Ecology & Evolution*, **11**, 201–206.
- 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/>.
- Ratcliffe, P.R. & Mayle, B. (1992) Roe deer biology and management. *Forestry Commission Bulletin*, **105**, 1–28.
- Richard, E., Morellet, N., Cargnelutti, B., Angibault, J.M., Vanpe, C. & Hewison, A.J.M. (2008) Ranging behaviour and excursions of female roe deer during the rut. *Behavioural Processes*, **79**, 28–35.
- Sempéré, A.J., Mauget, R. & Mauget, C. (1998) Reproductive physiology of roe deer. *The european roe deer: the biology of success* (eds R. Andersen, P. Duncan & J. Linnell), pp. 161–188. Scandinavian University Press, Oslo.
- Da Silva, A., Gaillard, J.M., Yoccoz, N.G., Hewison, A.J.M., Galan, M., Coulson, T., Allaine, D., Vial, L., Delorme, D., Van Laere, G., Klein, F. & Luikart, G. (2009)

- Heterozygosity-fitness correlations revealed by neutral and candidate gene markers in roe deer from a long-term study. *Evolution*, **63**, 403–417.
- Stopher, K.V., Nussey, D.H., Clutton-Brock, T.H., Guinness, F., Morris, A. & Pemberton, J.M. (2011) The red deer rut revisited: female excursions but no evidence females move to mate with preferred males. *Behavioral Ecology*, **22**, 808–818.
- Therneau, T. & Lumley, T. (2010) *Survival: Survival Analysis, Including Penalised likelihoodR Package, Version 2.36-2*.
- Vanpé, C., Gaillard, J.M., Kjellander, P., Liberg, O., Delorme, D. & Hewison, A.J.M. (2010) Assessing the intensity of sexual selection on male body mass and antler length in roe deer *Capreolus capreolus*: is bigger better in a weakly dimorphic species? *Oikos*, **119**, 1484–1492.
- Vanpé, C., Gaillard, J.M., Kjellander, P., Mysterud, A., Magnien, P., Delorme, D., Van Laere, G., Klein, F., Liberg, O. & Hewison, A.J.M. (2007) Antler size provides an honest signal of male phenotypic quality in roe deer. *American Naturalist*, **169**, 481–493.
- Vanpé, C., Gaillard, J.M., Morellet, N., Kjellander, P., Liberg, O., Delorme, D. & Hewison, A.J.M. (2009a) Age-specific variation in male breeding success of a territorial ungulate species, the European roe deer. *Journal of Mammalogy*, **90**, 661–665.
- Vanpé, C., Kjellander, P., Gaillard, J.M., Cosson, J.F., Galan, M. & Hewison, A.J.M. (2009b) Multiple paternity occurs with low frequency in the territorial roe deer, *Capreolus capreolus*. *Biological Journal of the Linnean Society*, **97**, 128–139.
- Vanpé, C., Kjellander, P., Galan, M., Cosson, J.F., Aulagnier, S., Liberg, O. & Hewison, A.J.M. (2008) Mating system, sexual dimorphism, and the opportunity for sexual selection in a territorial ungulate. *Behavioral Ecology*, **19**, 309–316.
- Vanpé, C., Morellet, N., Kjellander, P., Goulard, M., Liberg, O. & Hewison, A.J.M. (2009c) Access to mates in a territorial ungulate is determined by the size of a male's territory, but not by its habitat quality. *Journal of Animal Ecology*, **78**, 42–51.
- Wahlstrom, L.K. (1994) The Significance of Male Male-Aggression for Yearling Dispersal in Roe Deer (*Capreolus-Capreolus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **35**, 409–412.

- Wood, S.N. (2011) Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models. *Journal of the Royal Statistical Society Series B-Statistical Methodology*, **73**, 3–36.
- Worton, B.J. (1989) Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology*, **70**, 164–168.
- Zeh, J.A. & Zeh, D.W. (1996) The Evolution of Polyandry I: Intragenomic Conflict and Genetic Incompatibility. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **263**, 1711–1717.

Supplementary material

Table S1. Characteristics of the six roe deer study areas.

Study areas	Partner institute	GPS collar brand and model	Average coordinates	Altitude (m a.s.l)	Landscape characteristics
Germany	Bavarian Forest National Park and Sumava National Park	Vectronic Aersospace Gmbh, GPS Plus 1	49.0057N 13.3999E	650-1450	Central European sub-mountainous forest
France-South	French National Institute for Agriculture Research (INRA)	Lotek 3300, revisions ½	43.3221N 0.8247E	< 400	Hilly agricultural landscape with fragmented oak woodland
Italy	Edmund Mach Foundation	Vectronic Aersospace Gmbh, GPS Plus 1	46.0327N 11.0211E	400-1600	Alpine mountain area
Norway	Norwegian Institute for Nature Research (NINA), and University of Oslo (UoO)	Vectronic Aersospace Gmbh, GPS Pro-light	60.7315N 8.6009E	200-1000	Hilly area dominated by boreal forest in valleys and tundra at higher elevations
Sweden	Swedish University of Agricultural Sciences (SLU)	Vectronic Aersospace Gmbh, GPS Plus 1	58.1096N 12.4078E	70-200	Flat boreal forest (70%) with some arable land and pastures (20%)
France-West	French Wildlife and Hunting Agency (ONCFS) and University of Lyon - CNRS	Lotek 3300	46.0716N 0.2505E	40-100	Forested fenced area of 2,614 ha

Table S2. Comparison of models describing roe deer excursion probability with respect to mean interval of time between fixes, final date and number of gaps longer than 24 hours as fixed factors, with the constant model.

Sampling regime	K	AICc	ΔAICc	AICcWt
Constant	1	300.93	0	0.39
dtmean	2	302.9	1.97	0.14
Nb_dt24h	2	302.91	1.97	0.14
End	2	302.9	1.97	0.14
dtmean + Nb_dt24h	3	304.85	3.92	0.05
dtmean + End	3	304.87	3.94	0.05
End + Nb_dt24h	3	304.88	3.95	0.05
dtmean + End + Nb_dt24h	4	306.8	5.87	0.02

dtmean: mean interval of time between fixes

End: end date before the 1st of September

Nb_dt24h: number of gaps longer than 24 hours

K: number of parameters

AICc: Akaike's Information Criterion corrected for small sample size

AICcWt: Akaike weights.

Table S3 Coefficients of the selected models for roe deer excursion probability and rutting excursion velocity.

<i>Excursion probability ~ age : sex, family= binomial</i>				
	Estimate	Sd.	z-value	Pr(> z)
(Intercept)	-0.34	0.21	-1.64	0.1
age (Sub-adult)	0.34	0.61	0.56	0.58
age (Yearling)	-0.062	0.4	-0.15	0.88
sex (m)	-2.24	0.56	-4.01	6.17E-05 ***
age (Sub-adult) : sex (m)	1.55	1.07	1.44	0.148
age (Yearling) : sex (m)	2.058	0.77	2.68	0.0072 **

<i>Rutting excursion velocity ~ age+log_mHR+1 study_sites, family= Gaussian</i>				
	Estimate	Sd.	t-value	
(Intercept)	-6.26	0.53	-1.64	
log_mHR	0.64	0.12	5.35	
age (Yearling)	-0.53	0.19	-2.74	

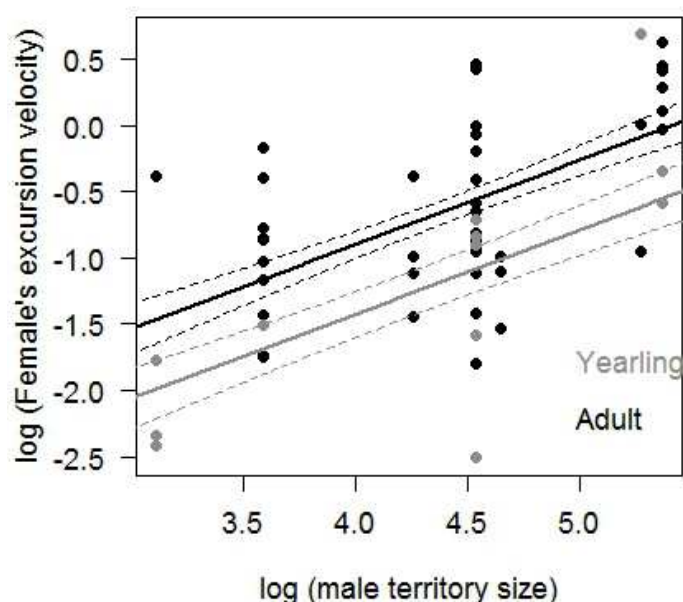
Age: age class (yearlings, sub-adults, adults)

log_mHR: mean size of adult male territory of the area or sub area

study_site: study area

K: number of parameters

Fig. S1. Estimated excursion velocity of female roe deer for the two age classes as a function of the observed logarithm of adult male territory size.



Excursion velocity is in m/min and male territory size is in ha.

Yearlings (N = 12) are represented in grey and adults (N = 42) in black.

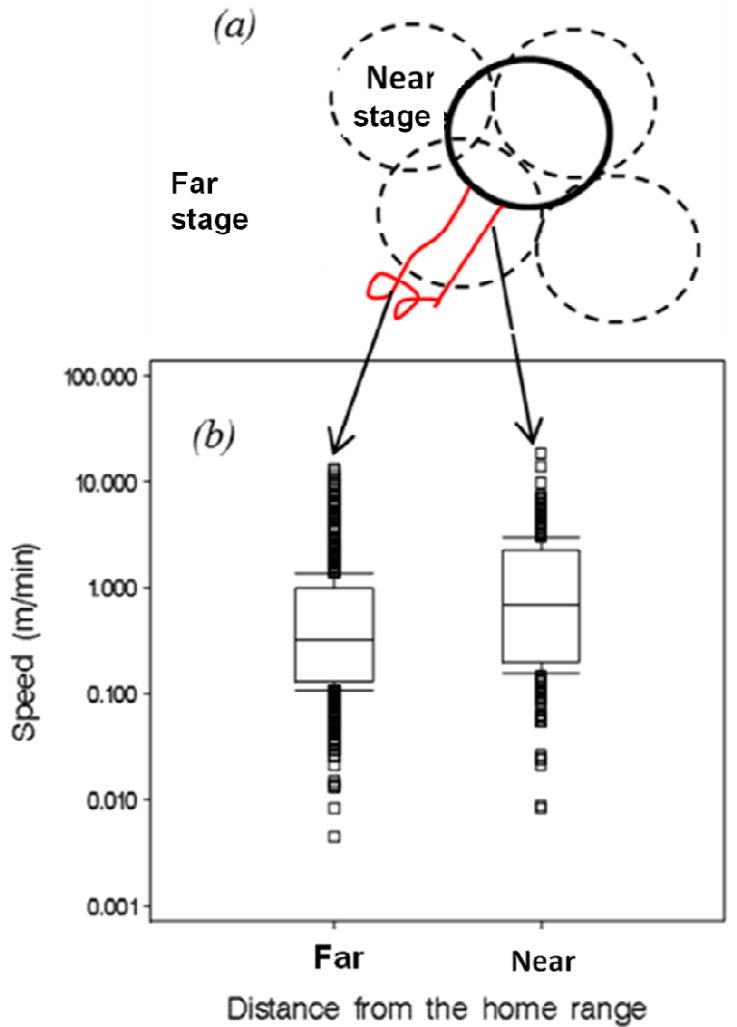
The selected model included the effect of age class and male territory size, with study area included as a random factor.

Table S3. Performance of the candidate models for explaining speed of female roe deer steps during rutting excursions.

Model	AIC	Effect	Stage	Study site	Estimate	SE	DF	t	P
Exc_stage* Study-site	2281.4	Intercept			2.10	0.56	42	3.8	0.0005
		Exc_stage (site)	far	Germany	-0.52	0.71	477	-0.7	0.4589
		Exc_stage (site)	near	Germany	4.21	1.05	477	4	<.0001
		Exc_stage (site)	far	France-South_Closed	-1.28	0.88	477	-1.5	0.1469
		Exc_stage (site)	near	France-South_Closed	-1.01	1.02	477	-1	0.3238
		Exc_stage (site)	far	France-South_Open	-1.13	0.62	477	-1.8	0.0696
		Exc_stage (site)	near	France-South_Open	0.26	0.65	477	0.4	0.688
		Exc_stage (site)	far	Italy	-1.11	0.71	477	-1.6	0.1193
		Exc_stage (site)	near	Italy	-1.01	0.74	477	-1.4	0.1756
		Exc_stage (site)	far	Scandinavia	0.02	1.12	477	0	0.9852
		Exc_stage (site)	near	Scandinavia	0				
Exc_stage+ Study_site	2309.6	Intercept			2.34	0.59	42	4	0.0003
		Exc_stage	far		-1.35	0.27	481	-5	<.0001
		Exc_stage	near		0				
		Site		Germany	0.94	0.78	481	1.2	0.2289
		Site		France-South_Closed	-0.48	0.94	481	-0.5	0.6103
		Site		France-South_Open	-0.02	0.66	481	0	0.9798
		Site		Italy	-0.56	0.72	481	-0.8	0.4428
		Site		Scandinavia	0				
Exc_stage	2318.9	Intercept			2.27	0.25	46	9.2	<.0001
		Exc_stage	far		-1.25	0.26	481	-4.8	<.0001
		Exc_stage	near		0				
Study_site	2328.4	Intercept			2.051	0.464	42	4.4	<.0001
		Site		Germany	-0.053	0.598	482	-0.1	0.9299
		Site		France-South_Closed	-1.208	0.715	482	-1.7	0.092
		Site		France-South_Open	-0.585	0.512	482	-1.1	0.2538
		Site		Italy	-1.021	0.566	482	-1.8	0.072
		Site		Scandinavia	0				
Constant	2336.3	Intercept			1.473	0.15	46	9.8	<.0001

Stage and Exc_stage: stage of female excursion within or beyond average male home range diameter in the study area.

Fig. S2. Schematic representation explaining the concepts of the near stage and far stage for a female roe deer rut excursion (a) and semi-logarithmic box-plot of female speed in the two stages surrounding female home ranges (b).



The female roe deer home range is represented by a full line and the home ranges of familiar males by dashed lines (delimiting the near stage and the far stage). The red line shows a typical female roe deer excursion which is straighter and faster in the near stage and slower in the far stage.

EURODEER, a few words about a collaborative project

European ROe DEER Information System (EURODEER): It is an open project to support a collaborative process of data sharing to produce better science. It is based on a spatial database that store shared movement data on roe deer to investigate variation in roe deer behavioural ecology along environmental gradients or population responses to specific conditions, such as habitat changes, impact of human activities, different hunting regimes. EURODEER group is trying to fully explore the opportunities given by the new monitoring technologies for conservation and management at both local and global scale. The spatial database, built upon open source software (PostgreSQL + PostGIS) and hosted at Fondazione Edmund Mach, can be connected to a large set of client applications (GIS, web interfaces, statistics) to help storing, managing, accessing and analysing GPS data from several research groups throughout Europe. At present 25 research groups from 10 European countries join EURODEER.

<https://sites.google.com/site/eurodeerproject/>



Annexe III : Mouvement de dispersion, paysage et flux de gènes

A.3.1. Manuscrit 6

Gene flow and landscape connectivity in roe deer – an objective approach integrating several landscape features

Aurélie Coulon^{1,2}, Lucie Debeffe², Nicolas Morellet², Jean-François Cosson³, Nicolas Ray⁴,
A.J. Mark Hewison²

¹ UMR 7204 MNHN-CNRS-UPMC, 4 avenue du Petit Château, 91800 Brunoy, France.

² Comportement et Ecologie de la Faune Sauvage, INRA, BP 27, Castanet-Tolosan Cedex, F 31326, France.

³ Centre de Biologie et de Gestion des Populations, INRA, Campus International de Baillarguet, CS 30016, Montferrier-sur-Lez, F 34988, France

⁴ Computational and Molecular Population Genetics, Zoological Institute, University of Bern, 6, Baltzerstrasse, CH-3012 Bern, Switzerland

Corresponding author: Aurélie Coulon

Manuscrit en préparation

Summary

Connectivity modelling requires assigning each landscape element with its relative influence on movements. This task has often been performed *a priori* or based on expert opinion. Here, we elaborated a mathematical model based on GPS-recorded dispersal trajectories of roe deer. This model provided estimates of movement probabilities across a fragmented landscape as a function of the distance to roads, the distance to buildings and the distance to wooded elements. We considered these movement probabilities as connectivity estimates incorporating the relative effect of these various landscape elements, and used them to build an objectively map of connectivity. We then tested our connectivity map with a landscape genetics approach: we compared the strength of the correlation between genetic distances and i) Euclidean distances; ii) least-cost paths (LCPs) among the individuals, based on our connectivity map. A stronger correlation with the LCPs would show that the LCPs are better estimates of the trajectory of dispersal movements than the straight line among two locations. The mathematical model showed that roe deer dispersal trajectories tend to follow wooded elements, avoid roads and buildings. Overall, our connectivity model did not perform better than Euclidean distance to explain genetic distances. It performed similarly as connectivity estimates based on single landscape elements. This poor performance of the different connectivity estimates could be explained by their small range of variations, or the fact that the studied populations recolonized the area too recently for a strong effect of landscape on gene flow to be detectable.

Key-words: *Capreolus capreolus*, GPS, dispersal, least-cost path, Mantel test, microsatellites, movement modelling, SSF

Introduction

The transfer phase of dispersal has been considerably less studied than emigration and immigration (Clobert *et al.* 2001, Wiens 2001, Andreassen *et al.* 2002). As a result, little is known about dispersal movements and, until recently, most studies and dispersal models considered these movements to be linear or assumed deviations from straight-line paths were unimportant (Wiens 2001). However, in heterogeneous environments landscapes are characterised by spatial organisation and structure. In such contexts, animals do not move randomly nor linearly (Wiens 2001). They are likely to use the various landscape elements differently, show variable capacity to move and be exposed to variable risks of mortality within them (Tischendorf & Fahrig 2000).

The lack of studies of this transfer phase is mainly due to the practical difficulties associated with monitoring dispersal by traditional direct methods. Indeed, to adequately describe the general characteristics of dispersal paths, these methods require catching and marking a large sample of potential dispersers which are then monitored frequently and precisely to describe the beginning of the dispersal process and the subsequent trajectory taken through the landscape. Alternative methods to direct monitoring of marked animals have recently been developed, notably based on the study of gene flow. Gene flow is the result of effective dispersal (*i.e.* dispersal followed by a successful reproduction event), hence, inferring how gene flow occurs across the landscape potentially provides information on how individuals react to different landscape features during dispersal movements. The principle of these analyses is to test the influence of landscape elements on genetic distances among populations or individuals (*e.g.* Carmichael *et al.* 2001, Funk *et al.* 2005, Geffen *et al.* 2004, Jørgensen *et al.* 2005, Keller *et al.* 2004, McRae *et al.* 2005, Michels *et al.* 2001, Poissant *et al.* 2005, Riginos & Nachman 2001, Vos *et al.* 2001, Vuilleumier & Fontanillas 2007). One widely used method consists of estimating landscape-modified geographic distances among populations or individuals. These distances are calculated by identifying the shortest pathway, called “least-cost path” (LCP), which follows or avoids one (or several) landscape element(s) that is (are) hypothesised to influence dispersal movements (*e.g.* Berthier *et al.* 2005, Michels *et al.* 2001, Spear *et al.* 2005, Vignieri 2005, Broquet *et al.* 2006). A higher correlation between genetic distance and the length of the LCP compared to the correlation between genetic distance and the straight-line distance is an indication that the landscape element(s) in question influence(s) gene flow and, by extension, the movement of individuals during

dispersal. This type of study is hereafter called Landscape-Modified Isolation by Distance (LM-IBD) analyses.

Landscape connectivity (the degree to which a landscape facilitates or impedes movements among resource patches, Taylor *et al.* 1993) depends on the spatial organisation of a variety of elements which can affect dispersal movements to varying degrees. In early LM-IBD analyses, this multi-variate characteristic of connectivity was ignored as LCP were generally based on a single type of landscape element. Furthermore, the resistance value assigned to that element (*i.e.* its cost for the construction of the LCP) was often arbitrarily chosen. Subsequently, some studies attempted to incorporate several landscape elements in the calculation of LCP, but resistance values for the different landscape elements were still assigned in an *a priori* manner, without objective information on the relative influence of the different features on animal movements (Spear *et al.* 2005, Vignieri 2005). It is, indeed, difficult to estimate the relative importance of the various elements of a landscape in facilitating or impeding the movements of a given species. However, this information is critical in order to model LCP realistically. Recent studies have used several combinations of the different landscape features, with different relative weights for each feature, in order to identify the most likely combination, that is, the one that generates the highest correlation between genetic and geographic distance in a trial and error process (Cushman *et al.* 2006, Epps *et al.* 2007).

Here, we explored a different approach, using objectively derived resistance values based on direct movement data from GPS monitoring: we used the approach described in Coulon *et al.* (2008) to model roe deer (*Capreolus capreolus*) dispersal movements in relation to landscape structure. This model was then used to infer connectivity values, simultaneously taking into account the effects of several landscape features and the relative influence of these features. We tested whether this estimate of connectivity provided an informative measure of the influence of landscape on roe deer gene flow and, by extension, effective dispersal movements.

The roe deer is a medium sized ungulate occupying restricted home ranges (generally less than 100 ha in fragmented landscapes, Cargnelutti *et al.* 2002), with varying dispersal distances and rates in contrasting landscape contexts. In our study area, dispersal distance is in the order of a few kilometres (Debeffe *et al.* 2012). Little is known regarding the influence of landscape features on roe deer dispersal movements. The only previous work suggested that, in fragmented landscapes, dispersing individuals tend to follow wooded corridors (Coulon *et al.* 2004). The potential influence of other landscape features on dispersal remains unknown.

A recent analysis of roe deer GPS locations showed that these features also influence non-dispersal movements (Coulon *et al.* 2008). These authors developed a movement model to generate probabilistic rules for movement in relation to woodland extent, distance to roads, distance to human habitation and topography. Here, we applied the same approach on data of roe deer dispersal movements, generating a model predicting movement likelihood depending on the distance to roads, distance to buildings and distance to wooded elements. We applied this model to construct a resistance grid of the same study area based on the predicted relative influence of these different landscape elements on roe deer movements. We then carried out LM-IBD analyses on this resistance grid to test for the influence of landscape connectivity on gene flow and, by inference, dispersal movements of roe deer in a fragmented landscape.

Material and methods

Study area

The study area is situated in a hilly region of moderate elevation (180 to 700 m, mean = 330 m), in south-western France. It extends over 55 × 40 km and is mainly rural, with cultivated fields (maize, sorghum, wheat, sunflower), meadows (for grazing), villages, farms and only a few small towns (Fig.1). The wooded habitat is heavily fragmented, with a few main forests in the centre and numerous interspersed small wood patches which are interconnected to varying degrees by hedgerows (10.5 wood patches per 100 ha, mean area = 2.4 ha). The area is bisected by a fenced highway, several canals and the Garonne River (Fig.1). These landscape features have previously been shown to structure the roe deer population of this area (Coulon *et al.* 2006b).

Genetic sampling

Roe deer skin samples were collected by hunters during legal hunting (winters 2000-2001, 2001-2002 and 2003-2004) and by ourselves during live trapping carried out to fit individuals with radio- or GPS-collars for other purposes (winters 2000-2001 to 2003-2004). Each individual was sexed and assigned a geographical coordinate corresponding to the centre of the square kilometre of the Lambert grid where it was killed or caught (for samples provided by hunters, the site of shooting was indicated by marking a cross on provided maps of their hunting area). These coordinates can be considered to be a good estimate of the location of the individual's home range as ranges are generally less than 1 km² in our study

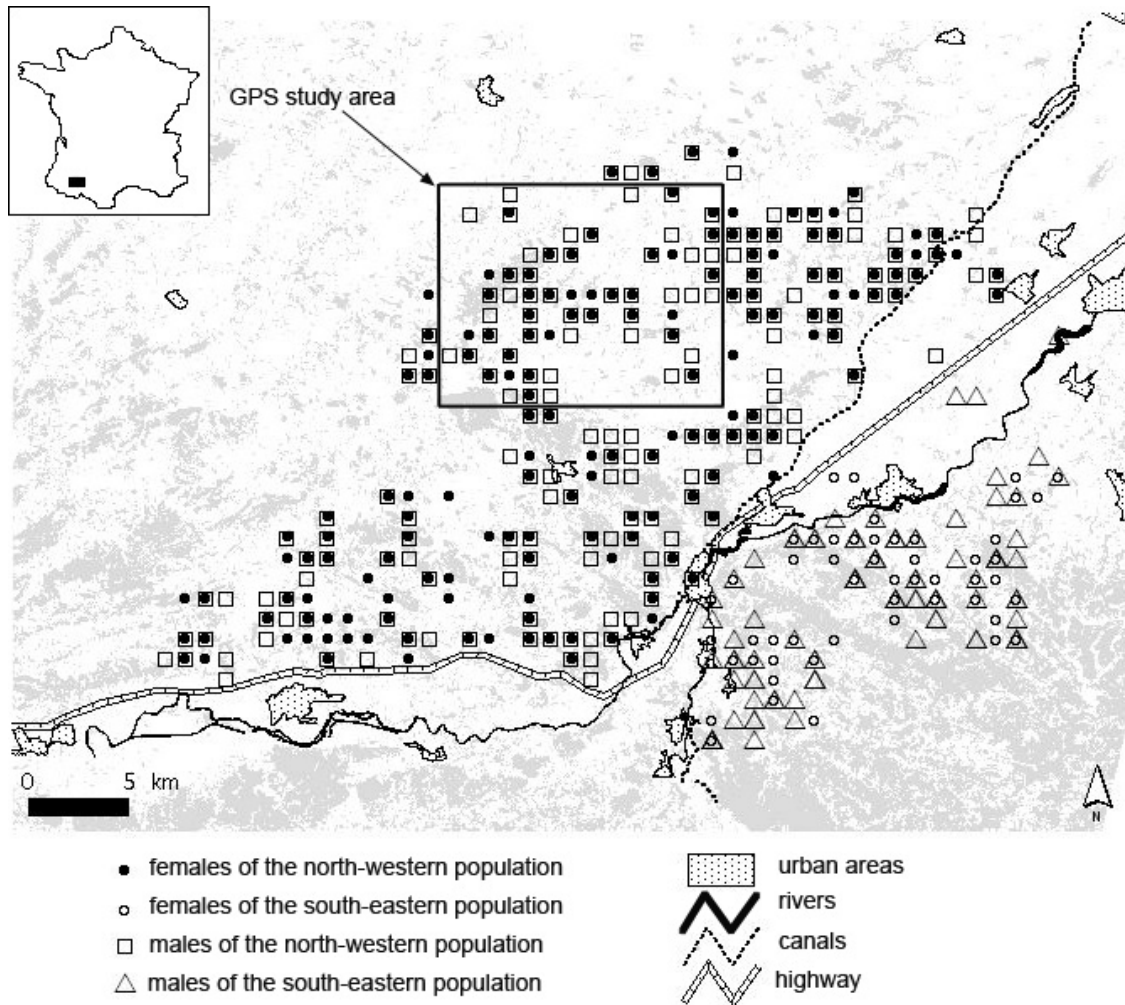


Figure 1: Study area: sample locations and main landscape features. Wooded patches are represented in grey. The GPS study area is the area where roe deer were fitted with GPS collars, the locations of which were used to elaborate the movement model.

area (Cargnelutti *et al.* 2002 and unpublished data) and, when they flee, roe deer almost always circle within or near their home range (pers. obs.).

Previous analyses carried out on the same data set revealed that the roe deer of this area fall into two distinct genetic units (Coulon *et al.* 2006b), hereafter noted as the north-western and the south-eastern populations (Fig.1). We hence split our data set into two sub-samples, one for each unit. We obtained sample sizes of 667 individuals in the north-western unit (348 males and 319 females) and 173 individuals in the south-eastern unit (93 males and 80 females).

DNA conservation and genotyping

Skin samples were stored in 95 % ethanol prior to DNA extraction, which was carried out using the DNeasyTM Tissue Kit (QuiagenTM). DNA was amplified using the polymerase

chain reaction and genotyped with a multiplex panel of 12 microsatellites (Galan *et al.* 2003) in a genotyper ABI PRISM 310 Genetic Analyser (Applied Biosystems™). Genotypes were determined using GENESCAN and GENOTYPER softwares (Applied Biosystems™). We did not use the NVHRT48 locus of the kit for these analyses because of difficulties in interpreting the electrophoresis pattern. Our analysis is thus based on 11 microsatellite loci.

The number of alleles and the exact probabilities for genotypic disequilibrium (LD) for each population were calculated using Genepop 3.4 (Raymond & Rousset 1995) (parameter values for LD tests: dememorization number = 10000, number of batches = 800, number of iterations per batch = 8000). The observed and unbiased expected heterozygosities at each locus in each population were calculated using Genetix 4.05.2 (Belkhir *et al.* 1996-2004) and deviations from Hardy-Weinberg equilibrium were tested globally and for each locus with the Markov chain method implemented in Genepop (dememorization number = 10000, number of batches = 300, number of iterations per batch = 5000). To control for multiple testing of LD, we calculated the FDR-adjusted P-values (FDR = False Discovery Rate) with the function `compute.fdr` for R 2.1.1. (Ihaka & Gentleman 1996). The library of the function is available online at <http://www.stjuderesearch.org/depts/biostats/documents/fdr-library.R>. We used the method of Benjamini & Hochberg (1995).

Movement model

To estimate landscape connectivity for roe deer movement across the study area, we generated a model of probabilistic movement rules, following the approach described in Coulon *et al.* (2008). We analysed dispersal movement steps of 17 roe deer (10 females, 7 males) fitted with GPS collars and inhabiting the central part of the same study area (Fig. 1) (a step is the segment linking two consecutive fix locations, collected by the GPS at intervals of 1 to 6 hours). We used conditional logistic regression (using the function `coxph` in R) to compare the features characterizing the straight-line segments linking successive steps to those available in the landscape. Landscape feature availability was estimated through the generation of random steps which were matched with the observed ones. The landscape features considered in the model were the minimum distances to human habitation (houses, farms, gardens), to roads, to wooded elements (*e.g.* hedges, woods, forests), and the extent of woodland in the vicinity of the step. In order to take these landscape characteristics into account all along the step length (not only at its beginning and/or end), we calculated these values at regularly spaced points (35 m) along a given step, and assigned each step with the average of the values of all its 35m-points. We chose a distance of 35 m because it is low

enough to represent the spatial grain of the landscape. The extent of wooded habitat was described by the forest numeric model (FNM) of the area, which quantifies the extent of this habitat (distance to and size of the surrounding wooded patches) within 800 m around a given pixel of 20 x 20 m of the study area (Hewison *et al.* 2001) (Fig. 2). The FNM varies between 0 and 200. We resampled the FNM grid to get pixels of 35 × 35 m (with the extension Grid Transformation Tool, method = cubic convolution). To estimate distances to roads, buildings and wooded elements, we used the BD TOPO (© IGN) databases, which we converted into grids of 5m pixels that we then resampled (with the extension Grid Transformation Tool, method = cubic convolution) to grids of pixels of 30 x 30m.

We hypothesised that these features should have the highest potential influence on roe deer movements, based on previous habitat use analyses and field experience. We expected that moving roe deer tend to prefer wooded areas and to avoid human habitations and roads. Model selection was based on a backward stepwise elimination of any non-significant terms. Further details concerning the elaboration of the SSF are available in Coulon *et al.* (2008). The output of the conditional logistic regression, called an SSF (Step Selection Function), describes the probability that a given segment of the landscape is used by a roe deer during a movement step as a function of the landscape variables considered: a high SSF score indicates a high probability to be selected for the segment considered (Fortin *et al.* 2005).

Multi-landscape feature (MLF) resistance grid

We applied the equation of the SSF model to combine the grids representing the different landscape elements into a MLF connectivity grid: applying equivalent reasoning as described above, a high SSF score assigned to a pixel indicates that it is more likely to be used by a moving roe deer. As a result, the grid of these SSF values can be considered as a connectivity grid, estimated by the weighed combination of diverse landscape elements. Because LCPs are estimated from resistance grids, the connectivity grid must therefore be converted to a resistance grid using a function that generates values which are inversely correlated to the connectivity values. LCPs, representing the pathways of least resistance between two points, can then be derived from this grid.

Calculation of inter-individual genetic distances

We estimated the inter-individual genetic distance \hat{a} (Rousset 2000) with Spagedi 1-2 (Hardy & Vekemans 2002) between all same sex pairs of individuals within each of the two

populations. Thus we generated four matrices (2 populations*2 sexes) of inter-individual genetic distance.

Calculation of inter-individual geographic distances

In order to test for the influence of landscape features on roe deer gene flow, we calculated various types of geographic distances (Fig. 2):

- Euclidean distances:

We used the inter-individual Euclidean distance generated by Spagedi.

- Length of the LCPs:

We calculated the length of the LCPs based on the MLF resistance grid with a modified version of the PathMatrix 1.1 (Ray 2005) extension to ArcView. We also wanted to test the effects of each landscape feature separately. Hence, we calculated the lengths of the LCPs based on three mono-feature resistance grids corresponding to the three variables included in the final SSF model (see results): these grids were the grid of distance to wooded elements, $1/(\text{grid of distance to roads} + 1)$ and $1/(\text{grid of distance to buildings} + 1)$. The least-cost paths generated from these grids assume, respectively, that roe deer tend to disperse close to wooded elements, avoid roads and buildings.

- Cost of the least-cost paths:

The length of different types of LCPs and of the straight line among individuals can be very correlated. However, the landscape crossed by these different trajectories can be very different. This can be reflected by the cost of the LCPs, *i.e.* the sum of the resistance values for each pixel crossed by the LCPs. We used the modified version of the PathMatrix 1.1 to estimate those costs.

Mantel tests

To test for the influence of landscape connectivity on roe deer gene flow, we compared the isolation by distance patterns obtained using the Euclidean geographic distances with those obtained using LCPs. That is, we calculated correlation coefficients between the matrix of inter-individual genetic distances and the matrix of the logarithm of inter-individual geographic distances (Rousset 2000) (we added 1 to geographic distances before calculating their logarithm to avoid values of zero) and between genetic distances and the cost of the different LCPs. We tested the significance of the correlations with Mantel tests (10000 permutations) with the function `mantel.rtest` from the package `ade4` in R.2.1.1. We applied a

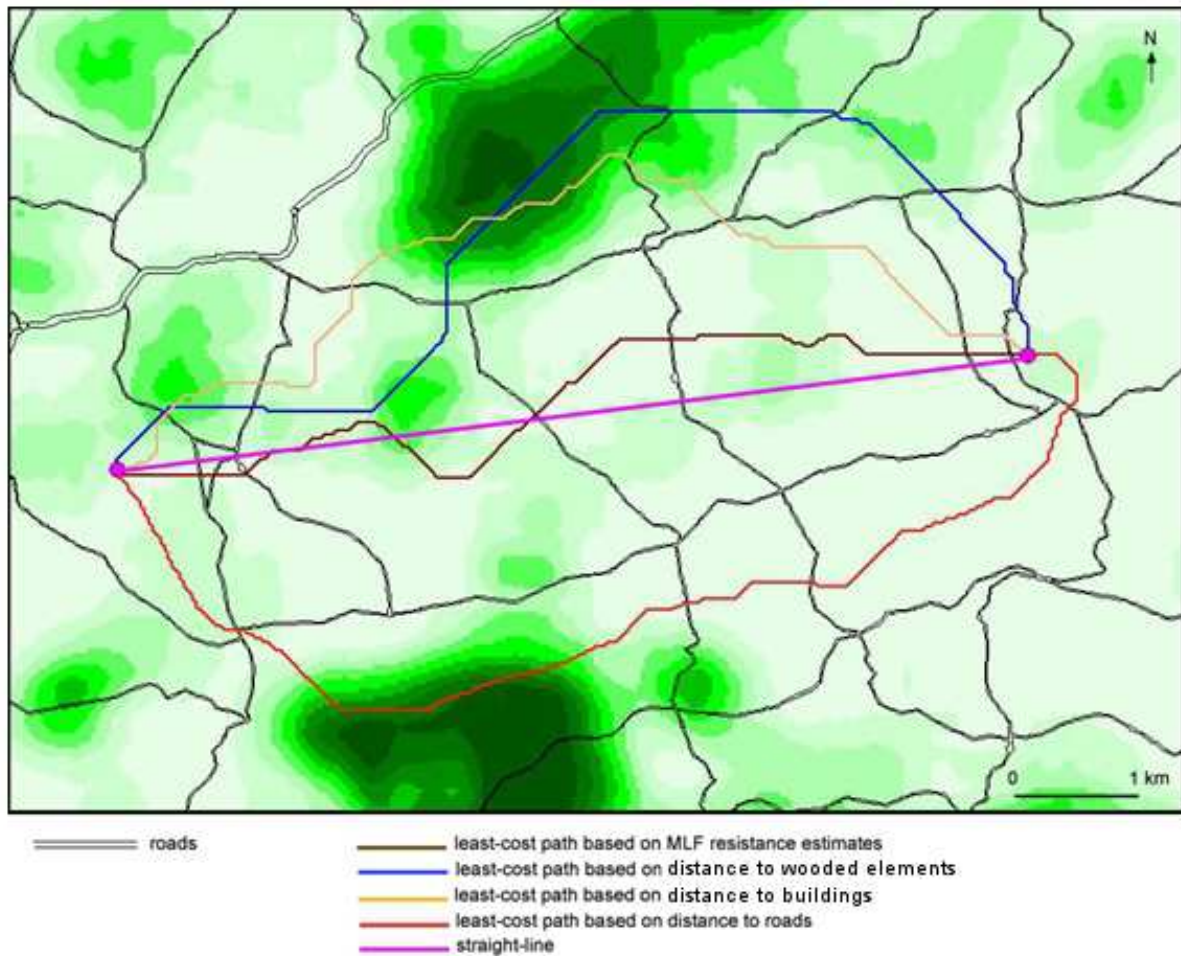


Figure 2: Examples of least-cost paths between two locations (purple spots). The least-cost paths are the shortest pathways which follow or avoid a given landscape element. The green gradation represents the FNM index: the darkest the pixels, the highest the FNM index and the highest the extent of woodland around the pixel.

false discovery rate procedure to control for multiple testing (function `fdrtool` in the `fdrtool` R package).

Results

Two pairs of loci (BMC1009 & BM757 and OarFCB304 & CSSM043) exhibited significant linkage disequilibrium in the north-western population (FDR-corrected P-values = 0.0198 and 0.0033, respectively). However, the two loci are probably not physically linked as no significant linkage disequilibrium was reported by Coulon *et al.* (2004) and Coulon *et al.* (2006b) within the same area. Despite the difference in sample size between the two populations, the number of alleles was similar. Heterozygosity levels were also rather

similar (Table 1). The north-western population exhibited a significant heterozygosity deficiency ($P < 0.001$) at three loci (Table 1). The global test showed there was no significant deviation from Hardy-Weinberg expectations in the south-eastern population ($P = 0.1524$).

Table 1: Number of alleles, observed and expected heterozygosity and P-values for Hardy-Weinberg tests of heterozygosity deficiency, by locus and by population. Significant P-values after FDR correction are in bold.

Loci	North-western population (N=667)				South-eastern population (N=173)			
	Number of alleles	Hobs	Hexp	P-values	Number of alleles	Hobs	Hexp	P-values
IDVGA-29	2	0.3087	0.3105	0.4819	2	0.4162	0.4262	0.4421
CSSM039	6	0.5579	0.5754	0.0750	5	0.5698	0.5645	0.5544
IDVGA-8	5	0.6797	0.6881	0.3224	4	0.6705	0.7099	0.2678
BM1706	6	0.6211	0.6339	0.3084	6	0.6802	0.6895	0.4753
OarFCB304	18	0.9015	0.9173	0.0084	17	0.9123	0.9048	0.7004
HUJ1177	6	0.6516	0.6907	0.0038	7	0.6726	0.7224	0.1569
BMC1009	7	0.6602	0.6960	0.0056	7	0.6905	0.6752	0.7406
BM848	8	0.7579	0.7824	0.0742	7	0.6977	0.7647	0.0068
CSSM041	3	0.6571	0.6446	0.8411	3	0.6941	0.6299	0.9530
BM757	12	0.8326	0.8334	0.8451	11	0.8547	0.8774	0.1272
CSSM043	4	0.6939	0.6936	0.2533	4	0.6568	0.6721	0.2569

Movement model

The selected SSF included all variables but the extent of woodland, and the interaction between the mean distance to the nearest road and the mean distance to the nearest building, as described by the equation:

$$\hat{w}(x) = \exp(4.26e-03 \times x_1 + 3.02e-03 \times x_2 - 7.92e-03 \times x_3 - 8.05e-06 \times x_1 \times x_2),$$

where x_1 is the mean distance to the nearest road, x_2 is the mean distance to the nearest building and x_3 is the mean distance to the nearest wooded element.

The SSF model indicated that during dispersal, roe deer move preferentially in proximity of wooded elements (the SSF score decreased with increasing distance to the nearest wooded element) (Fig.3). They avoid areas in proximity to roads, but particularly so when also close to buildings: when the distance to buildings was higher than 600m, the effect of roads was very small, and even tended to be reverse (*i.e.* increase of SSF score when distance to roads increases). When less than 400m from roads, dispersal movements tended to avoid buildings (SSF scores increased when distance to buildings increased). When further than 400 m from roads, this pattern was reverse, *i.e.* SSF scores increased when distance to buildings decreased.

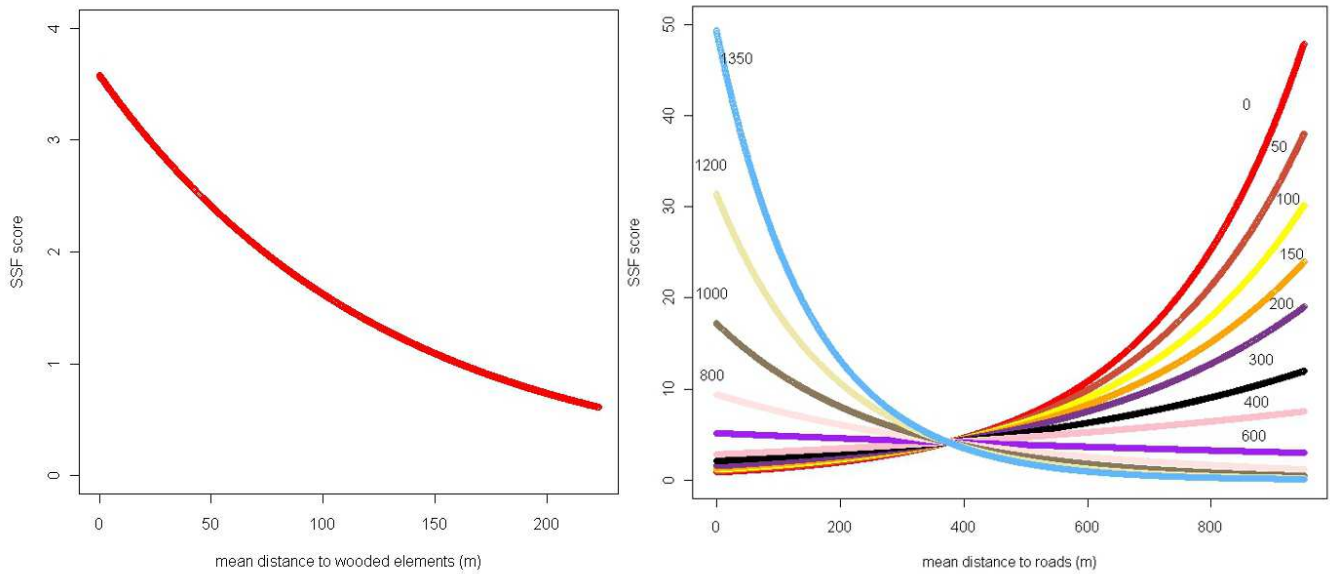


Figure 3: Variations of the score of the selected Step Selection Function as a function of the mean distance to the nearest wooded element (left), and the mean distance to the nearest road, for different mean distances to the nearest building (indicated by the number above each curve) (right). A high SSF score for a given step indicates that it has a high likelihood of being used by moving roe deer.

Mantel tests

The results of the Mantel tests between genetic and geographic matrices are summarized in Figure 4. Overall, the correlation (isolation by distance signal) was low (≤ 0.065). Once P-values were corrected for multiple comparisons, the only significant correlation occurred for the Euclidean distance, on females in the north-western population. The relative differences in the strengths of correlations among the different geographic distances were very different in the four sub-samples.

Compared to Euclidean distance, the length of the MFC-LCP had a stronger correlation with genetic distances for males in the two populations, but not for females. With the cost of the MFC-LCP, the correlation was stronger than with Euclidean distance only for males and females in the south-eastern population. Overall, the length of MFC-LCP did not result in a stronger correlation than the length of the simple connectivity LCPs. The cost of MFC-LCP performed better than the cost of the simple connectivity LCPs for males in the south-west population, and very slightly, for males in the north-west population.

The strongest correlations were with the cost of LCPs based on the distance to wooded elements for females in the south-east population, the cost of the MFC-LCPs for males in the south-east population, the Euclidean distance for females in the north-east population and the

length of all the LCPs but those based on the distance to wooded elements for the males in the north-west population.

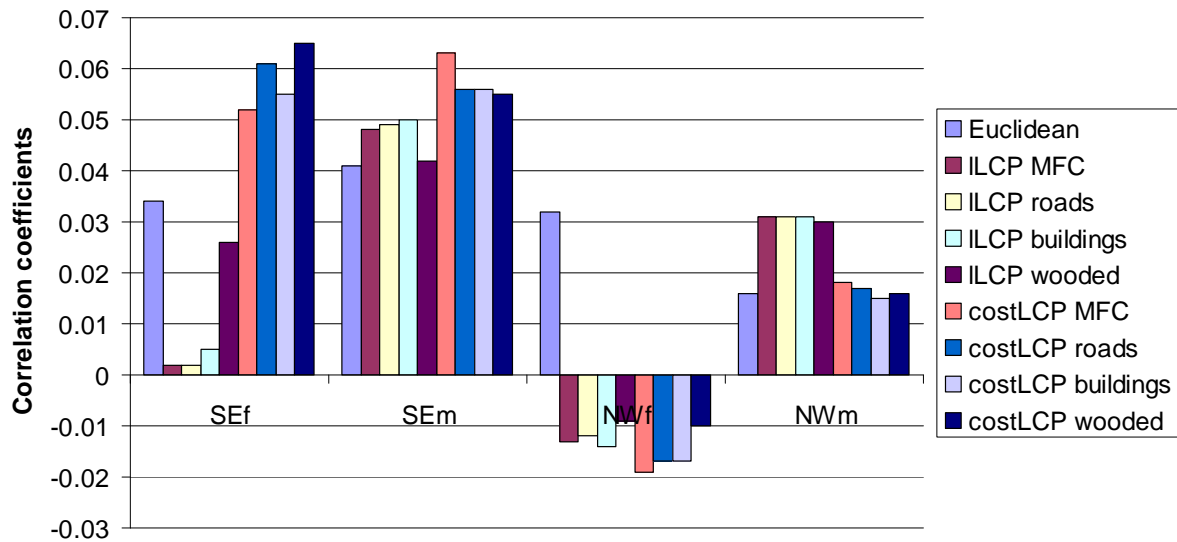


Figure 4: Correlation coefficients (r) between the matrix of inter-individual genetic distance and the different geographic matrices, for each sex within each population. SEf and SEm = males and females in the south-east population respectively, NWf and NWm = males and females in the north-west population respectively. Euclidean: Euclidean distance. ILCP MFC / costLCP MFC: length / cost (respectively) of the least-cost paths based on the multi-feature connectivity grid. ILCP roads / costLCP roads: length / cost (respectively) of the least-cost path based on the grid of $1/(\text{distance to the nearest road} + 1)$. ILCP buildings / costLCP buildings: length / cost (respectively) of the least-cost path based on the grid of $1/(\text{distance to the nearest building} + 1)$. ILCP wooded / costLCP wooded: length / cost (respectively) of the least-cost path based on the grid of distance to the nearest wooded element.

Discussion

In this study we used GPS-recorded dispersal trajectories to create a connectivity map which takes into account simultaneously the presence of several landscape elements. We then used a landscape genetics approach to test this map. The LCP lengths and costs estimated with this multi-feature connectivity grid explained genetic distances among individuals better than simple Euclidean distances in some of the sub-samples, but not all. Also, the multi-feature connectivity grid performed better than mono-feature connectivity estimates in one sub-sample, only when considering the cost of the least-cost path.

Weak IBD signals

Our results showed that the correlation between inter-individual genetic distance and straight-line Euclidean distance was low, indicating that the IBD signal was weak in all sub-samples, and significant only for females of the north-western population (although it was not far from significance in the other sub-samples). This weakness of the IBD signal could be due to the recent history of roe deer in the region, as they almost disappeared from the study area in the first half of the 20th century, subsequently re-colonising it around the 1960s and have been increasing rapidly since the 1970s. It is hence, possible that the migration-drift equilibrium has not been reached in this population and, as a result, the current IBD signal is still weak. There may also be a problem of low statistical power for the south-eastern unit, as the correlation coefficients were of the same order of magnitude (females) or even slightly higher (males) than those for females in the north-western population, where sample size was higher.

Different performances of multi- and mono-feature connectivities

Our results suggest an influence of landscape on roe deer gene flow in the two populations, but the landscape distances which best explained genetic distances were different in each sub-sample. Surprisingly, our connectivity estimate based on the weighted combination of several landscape features did not perform better than the connectivity estimates based on one feature only, and sometimes did not even perform better than the simple straight-line Euclidean distance. Overall, the improvement in the strength of the correlation between genetic and geographic distances was low with all the types of LCPs. The correlation was even negative with all geographic distances but the Euclidean one in the north-west female sub-sample. This result is counter-intuitive and difficult to explain.

Several hypotheses can explain this poor performance of the different connectivity representations. First, the method of estimation of the resistance grids could be improved. For example, the resistance values have a small range of variations (0-1), which makes the most resistant elements not much more resistant than the least ones. One way to improve this aspect would be to change the mathematical method used to convert the connectivity grids into resistant grids ($\text{cost} = 1/(\text{resistance}+1)$ in this study). The second hypothesis could be that landscape has no effect on dispersal. However, we know this hypothesis does not hold since the SSF model showed that at least three landscape elements (roads, buildings and wooded elements) do influence dispersal trajectories. The third potential explanation is that the spatial scale at which the genetic study was performed is too small to allow the landscape-modified

IBD signal to be apparent. Indeed, most roe deer disperse less than a few kilometres, but a few go as far as 40 km, which could be enough to dilute the genetic signal of differentiation among individuals at the scale used in this study.

LCP cost reflects the influence of landscape on roe deer gene flow better than LCP length

In this study, the costs of the LCPs explained roe deer gene flow better than did their length in three out of four sub-samples. This can readily be explained by the fact that while LCP linking two given individuals were rarely very different in length (minimum r among two geographic distance matrices = 0.96), they often followed a very different itinerary and, hence, traversed contrasting landscapes with very different resistances. Indeed, using LCP cost takes into account both the length of the path (the longer a path, the more pixels it crosses and so the higher its resistance) and the type of landscape crossed (expressed as the sum of the resistance values of each pixel).

LCP length has, however, proved to be an efficient tool for explaining gene flow in other studies (*e.g.* Vignieri (2005) on Pacific jumping mouse (*Zapus trinotatus*) populations; Funk *et al.* (2005), on populations of Columbia spotted frogs (*Rana luteiventris*)). An explanation for this contrast in their results and ours may be that individual-level IBD patterns show more variability than population-level IBD patterns, which could make it more difficult to detect differences when comparing IBD patterns at the individual level (like in our study) than at the population level (like in the two studies cited above).

Conclusion

Although the results of this study could seem disappointing, we think the approach (modelling movement to infer estimates of connectivity reflecting the combined presence of multiple elements) is valuable. First, the only other study that has used a similar type of multi-feature connectivity estimate showed they can perform well: Stevens *et al.* (2006) used experimentally assessed estimates of habitat resistance (effective speed) and preference (boundary permeability, estimated as the percentage of toadlets entering an environment when starting in another one) of the natterjack toad (*Bufo calamita*) to derive LCP among populations. The resistance of the LCP based on these habitat preference estimates performed better to estimate dispersal rates than did Euclidean distance (or habitat resistance-based LCP). For a lot of species, it is either not possible or very difficult to experimentally estimate habitat resistance or preference, in which case an approach such as the one used in this study could be appropriate (Chetkiewicz *et al.* 2006). Second, the situation in which we tested this

method was difficult: the two populations are both relatively young, and so the effects of landscape structure on roe deer gene flow may not yet be readily apparent. It is likely that results would be stronger in more ideal situations, *i.e.* with one or several populations which have been stable over numerous generations, and with species with stronger assumed requirements regarding landscape connectivity.

Acknowledgements

We thank Maxime Galan for the genotyping work and Sylvie Ladet for help with the use of GIS programs. We also thank the BK group of the Cornell Lab of Ornithology for helpful comments on the ms. Aurélie Coulon was supported by a Ph.D. grant from INRA, the Fédération Régionale des Chasseurs de Midi-Pyrénées and the Fédération Départementale des Chasseurs de Haute-Garonne.

References

- Andreassen HP, Stenseth NC, Ims RA (2002) Dispersal behaviour and population dynamics of vertebrates. In: *Dispersal Ecology* (eds. J. M. Bullock, R. Kenward and R. S. Hails), 237-256. Malden, Oxford, Victoria, Berlin.
- Baguette M, Van Dyck H (2007) Landscape connectivity and animal behavior: functional grain as a key determinant for dispersal. *Landscape Ecology* 22 1117-1129.
- Benjamini Y, Hochberg Y (1995) Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society Series B*, 57 289-300.
- Berthier K, Galan M, Foltête JC, Charbonnel N, Cosson J-F (2005) Genetic structure of the cyclic fossorial water vole (*Arvicola terrestris*): landscape and demographic influences. *Molecular Ecology*, 14 2861-2871.
- Broquet T, Johnson CA, Petit E, Thompson I, Burel F, Fryxell JM (2006) Dispersal and genetic structure in the American marten, *Martes americana*. *Molecular Ecology* 15, 1689-1697.

- Cargnelutti B, Reby D, Desneux L, *et al.* (2002) Space use by roe deer in a fragmented landscape. Some preliminary results. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)* **57**, 29-37.
- 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. *Journal of Wildlife Management* **71**, 1380-1387.
- Carmichael LE, Nagy JA, Larter NC, Strobeck C (2001) Prey specialization may influence patterns of gene flow in wolves of the Canadian Northwest. *Molecular Ecology*, **10** 2787-2798.
- Chetkiewicz C-LB, St. Clair CC, Boyce MS (2006) Corridors for conservation: integrating pattern and Process. *Annual Review of Evolution, Ecology and Systematics* **37**, 317-342.
- Clobert J, Wolff JO, Nichols JD, Danchin E, Dhondt AA (2001) Introduction. In: *Dispersal* (eds. J. Clobert, E. Danchin, A. A. Dhondt and J. D. Nichols), ix-xi. New York.
- Coulon A, Cosson JF, Angibault JM, Cargnelutti B, Galan M, Morellet N, Petit E, Aulagnier S, Hewison AJM (2004) Landscape connectivity influences gene flow in a roe deer population inhabiting a fragmented landscape: an individual-based approach. *Molecular Ecology*, **13** 2841-2850.
- Coulon A, Cosson J-F, Morellet N, Angibault J-M, Cargnelutti B, Galan M, Aulagnier S, Hewison AJM (2006a) Dispersal is not female-biased in a resource-defence mating ungulate, the European roe deer. *Proceedings of the Royal Society of London B* **273** 341-348.
- Coulon A, Guillot G, Cosson J-F, Angibault J-M, Aulagnier S, Cargnelutti B, Galan M, Hewison AJM (2006b) 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) Using a step selection function to model movement rules for roe deer in a heterogeneous landscape. *Landscape Ecology*, **23** 603-614.
- Cushman SA, McKelvey KS, Hayden J, Schwartz MK (2006) Gene flow in complex landscapes: testing multiple hypotheses with causal modeling. *The American Naturalist*, **168** 486-499.
- Debeffe L, Morellet N, Cargnelutti B, Lourtet B, Bon R, Gaillard J-M, Hewison AJM (2012) Condition-dependant dispersal in a large herbivore: heavier animals show a greater propensity to disperse and travel further. *Journal of Animal Ecology*, **81** 1327.

- Epps CW, Wehausen JD, Bleich VC, Torres SG, Brashares JS (2007) Optimizing dispersal and corridor models using landscape genetics. *Molecular Ecology*, 44 714-724.
- 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 (5), 1320-1330.
- Funk CW, Blouin MS, Corn PS, Maxell BA, Pilliod DS, Amish S, Allendorf FW (2005) Population structure of Columbia spotted frogs (*Rana luteiventris*) is strongly affected by the landscape. *Molecular Ecology*, 14 483-496.
- Geffen E, Anderson MJ, Wayne RK (2004) Climate and habitat barriers to dispersal in the highly mobile grey wolf. *Molecular Ecology*, 13 2481-2490.
- Hardy OJ, Vekemans X (2002) SPAGEDI : a versatile computer program to analyse spatial structure at the individual or population levels. *Molecular Ecology Notes*, 2 618-620.
- 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.
- Ihaka R, Gentleman R (1996) R: a language for data analysis and graphics. *Journal of Computational and Graphical Statistics* 5 299-314.
- Jørgensen HBH, Hansen MM, Bekkevold D, Ruzzante DE, Loeschcke V (2005) Marine landscapes and population genetic structure of herring (*Clupea harengus* L.) in the Baltic Sea. *Molecular Ecology*, 14 (10), 3219-3234.
- Keller I, Nentwig W, Largiadèr CR (2004) Recent habitat fragmentation due to roads can lead to significant genetic differentiation in an abundant flightless ground beetle. *Molecular Ecology*, 13 2983-2994.
- McRae BH, Beier P, Dewald LE, Huynh LY, Keim P (2005) Habitat barriers limit gene flow and illuminate historical events in a wide-ranging carnivore, the America puma. *Molecular Ecology*, 14 1965-1977.
- Michels E, Cottenie K, Neys L, De Gelas K, Coppin P, De Meester L (2001) Geographical and genetic distances among zooplankton populations in a set of interconnected ponds : a plea for using GIS modelling of the effective geographical distance. *Molecular Ecology*, 10 1929-1938.

- Poissant J, Knight TW, Ferguson MM (2005) Nonequilibrium conditions following landscape rearrangement: the relative contribution of past and current hydrological landscapes on the genetic structure of a stream-dwelling fish. *Molecular Ecology*, 14 1321-1331.
- Ray N (2005) PATHMATRIX: a geographical information system tool to compute effective distances among samples. *Molecular Ecology Notes*, 5 177-180.
- Raymond M, Rousset F (1995) GENEPOP version 1.2: population genetics software for exact tests and ecumenicism. *Journal of Heredity*, 86 248-249.
- Riginos C, Nachman MW (2001) Population subdivision in marine environments: the contributions of biogeography, geographical distance and discontinuous habitat to genetic differentiation in a blennioid fish, *Axoclinus nigricaudus*. *Molecular Ecology*, 10 (6), 1439-1453.
- Rousset F (2000) Genetic differentiation between individuals. *Journal of Evolutionary Biology*, 13 58-62.
- Spear SF, Peterson CR, Matocq MD, Storfer A (2005) Landscape genetics of the blotched tiger salamander (*Ambystoma tigrinum melanostictum*). *Molecular Ecology*, 14 2553-2564.
- Stevens VM, Verkenne C, Vandewoestijne S, Wesselingh RA, Baguette M (2006) Gene flow and functional connectivity in the natterjack toad. *Molecular Ecology* 15, 2333-2344.
- Taylor PD, Fahrig L, Henein K, Merriam G (1993) Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos*, 68(3) 571-573.
- Tischendorf L, Fahrig L (2000) On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos*, 90 (1), 7-19.
- Verhoeven KJF, Simonsen KL, McIntyre LM (2005) Implementing false discovery rate control: increasing your power. *Oikos*, 108 643-647.
- Vignieri SN (2005) Streams over mountains: influence of riparian connectivity on gene flow in the Pacific jumping mouse (*Zapus trinotatus*). *Molecular Ecology*, 14 1925-1937.
- Vos CC, Antonisse - De Jong AG, Goedharts PW, Smulders MJM (2001) Genetic similarity as a measure for connectivity between fragmented populations of the moor frog (*Rana arvalis*). *Heredity*, 86 598-608.

Vuilleumier S, Fontanillas P (2007) Landscape structure affects dispersal in the greater white-footed shrew: Inferences between genetic and simulated ecological distances. *Ecological Modelling* 201 369-376.

Wiens JA (2001) The landscape context of dispersal. In: *Dispersal* (eds. J. Clobert, E. Danchin, A. A. Dhondt and J. D. Nichols), 452.

Roe deer *Capreolus capreolus* dispersal in a heterogeneous landscape

Abstract

Dispersal, defined as the movements that take individuals away from their birth site permanently, is a fundamental biological process that impact population dynamic and genetic. In most populations, not all individual disperse, and dispersers are not a random subset of the source population. The general aim of this thesis is to better understand the factors generating inter-individual variability across the three phases of the dispersal behaviour in a large herbivore specie, the European roe deer. In a heterogeneous landscape, more than 100 juveniles from a natural population were captured and equipped with a GPS collar between 2003 and 2012 and then intensively monitored during approximately ten month. This study highlights the role of internal factors (such as individual body mass, behavioural traits before dispersal or sex) and external factors (such as degree of landscape openness) across the different phases of the dispersal process (emigration, transience, immigration). A high inter-individual variability of the dispersal behaviour was observed across the whole process, from the preliminary phase to the settlement in the post-dispersal home range. Moreover, some behavioural characteristics of dispersal should reduce the direct and indirect costs associated with dispersal. Due to the important consequences on population fonctionning this inter-individual variability on dispersal behaviour may have, it seems essential to take into account this factor when studying dispersal.

Key-word: Movement, Dispersal, Roe deer, GPS, Inter-individual variability, Ungulate

Auteur : Lucie DEBEFFE

*Titre : La dispersion chez le Chevreuil européen, *Capreolus capreolus*, dans un paysage hétérogène*

Directeurs de thèse : A.J.Mark HEWISON & Richard BON

Lieu et date de soutenance : Le 8 février 2013 à Castanet-Tolosan

Discipline : Ecologie des Populations

Laboratoire d'accueil : CEFS-INRA, 24 chemin de Borde Rouge-Auzeville B.P. 52627,

31 326 Castanet-Tolosan Cedex France

Résumé

La dispersion, définie comme l'ensemble des mouvements qui éloigne les organismes de leur lieu de naissance de façon permanente, est un processus biologique fondamental de par son rôle déterminant dans la dynamique des populations. Dans la plupart des populations, tous les individus ne dispersent pas, et les individus qui dispersent ne sont pas un échantillon aléatoire de la population. Le but de cette thèse est d'appréhender les facteurs qui peuvent être une source de variabilité entre les individus dans leur comportement de dispersion au cours des différentes phases de la dispersion natale chez une espèce de grand herbivore, le Chevreuil. Dans une population de chevreuils évoluant dans un milieu hétérogène, plus de 100 individus juvéniles ont été capturés et équipés de collier GPS entre 2003 et 2012, permettant un suivi régulier de leurs déplacements pendant plus d'une dizaine de mois. Il a ainsi été mis en évidence l'importance de facteurs internes (tels que la masse corporelle des individus, leurs traits de comportement avant dispersion ou leur sexe) et externes aux individus (tel que le degré d'ouverture du paysage) au cours des différentes phases de la dispersion (émigration, trajet, immigration). Une variabilité inter-individuelle du comportement de dispersion s'observe tout au long du processus de dispersion, de la phase préparatoire à l'installation dans un domaine post-dispersion. De plus, plusieurs particularités du comportement de dispersion semblent participer à la réduction des coûts directs et indirects qui lui sont associés. Cette variabilité pouvant avoir des répercussions importantes sur le fonctionnement de la population, révèle ainsi l'importance de sa prise en compte dans les études sur la dispersion.

Mots clefs

Déplacement, Dispersion, Chevreuil, GPS, variabilité inter-individuelle, ongulés

