

MASTER 1 Biodiversité, Ecologie, Evolution

Université de Lille, Sciences et Technologies (Lille 1)

Année 2017-2018

**Etude de l'effet maternel du stress sur les traits
d'histoire de vie précoces et réponses au stress chez le
faon de chevreuil**

Marine Hollain

Encadrée par Jeffrey Carbillet

Comportement et Ecologie de la Faune Sauvage (CEFS)

Remerciements :

Je tiens tout d'abord à remercier Jeffrey Carbillet pour m'avoir permis de réaliser ce stage d'initiation à la recherche au sein du laboratoire de « Comportement et Ecologie de la Faune Sauvage ». Je te remercie énormément et c'est peu dire, pour toute ton aide que ce soit pour établir les hypothèses, la recherche bibliographie, le traitement des données, ton accompagnement durant ma rédaction, mais aussi pour tes encouragements, ta motivation, et surtout pour ta GENTILLESSE tout au long de mon stage. Tous tes conseils vont me permettre de continuer mon petit chemin avec des bases plus solides et je t'en remercie.

Un grand merci à Mark Hewison, directeur du laboratoire de Comportement et Ecologie de la Faune Sauvage, pour m'avoir accueilli au sein de son équipe durant 2 mois. Merci également à Hélène Verheyden, qui sans la transmission de mon mail de candidature, rien n'aurait été possible.

« Oh, oh, Laura, y a tant de choses à dire »... Je tiens à te remercier pour toutes les discussions axées sur le comportement, la personnalité et pas seulement....Merci pour tout les conseils avisés, pour ta correction, mais aussi pour ta bonne humeur durant mon stage.

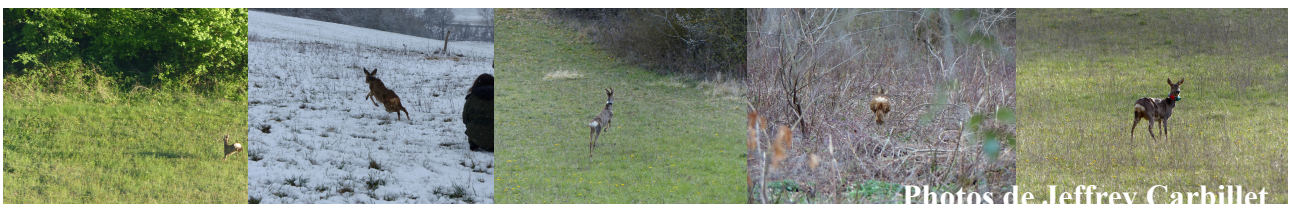
Merci à Delphine Ducros, voisine de bureau de mon encadrant pour son écoute et sa patience quant à ma présence dans son bureau lors de mes brèves irrptions. Merci à Lucie Debeffe, qui a aussi pris le temps de discuter de personnalité et à Ophélie Couriot pour les petits conseils statistiques.

Merci à Stéphane Aulagnier pour les différents documentaires diffusés et pour les discussions ouvertes, qui m'ont permis d'enrichir mes connaissances personnelles.

Je remercie le laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive (LBBE) ainsi que le laboratoire de Vienne pour l'analyse des échantillons fécaux et salivaires, mais également les personnes qui ont été et qui sont encore sur le terrain pour la récolte des données.

Les stagiaires.... Laura, Charlotte, Manon, Nicolas, Alexis et Chris, merci à vous pour l'ambiance au sein du laboratoire, pour votre soutien et pour votre aide.

Enfin, merci à toute l'équipe qui a été présente lors de mon 1er oral et pour les discussions sur les résultats et sur les hypothèses.



Sommaire

Introduction :	1
Matériels et méthodes :	4
1 . Modèle biologique :	4
2 . Protocole et collecte des données :	4
A. Site d'étude	4
B. Collecte des données associées aux mères	5
i. Capture hivernal	5
ii. Le cortisol fécal	5
iii. La note comportementale	6
C. Collecte des données associées aux faons	6
i. Capture faons	6
ii. Le cortisol salivaire	7
iii. La note comportementale	7
3. Analyse statistiques :	7
A . Modèles statistiques	7
B. Les corrélations statistiques :	9
C. Test de Wilcoxon-Mann_Witney	9
D. Test de répétabilité	10
Résultats :	10
Discussion :	16
Conclusion :	21
Bibliographie :	22

Introduction :

Les organismes vivent dans un monde qui est en évolution (Wingfield 2015). Dans leur environnement ces organismes subissent des variations environnementales qui peuvent être régulières et prévisibles (cycles des saisons, cycles circadiens) mais également des variations dites erratiques et imprévisibles (prédation, activités humaines) (Romero & Wingfield 2015). L'augmentation de la population humaine et l'augmentation de la consommation par personne a entraîné des modifications au sein des habitats naturels (Sodhi & Ehrlich 2010). La surexploitation, la fragmentation et la destruction d'habitat, l'urbanisation, les activités industrielles et les activités récréatives (chasse, randonnées, etc....) (Sodhi & Ehrlich 2010), constituent des pressions de sélections pour la faune sauvage. Ainsi, pratiquement tous les animaux font face à des situations de stress qui peuvent amoindrir leur condition physique et réduire leur survie et leur succès reproducteur (Redfern 2016). L'une des définitions d'une situation de stress implique qu'il s'agit d'une situation où l'état d'équilibre dynamique d'un organisme, appelé homéostasie, se retrouve perturbé par un ou plusieurs facteurs individuels et environnementaux (Schreck et al. 2001).

Ces sources de stress engendrent une cascade de réponses physiologiques et comportementales chez les organismes (Pickering 1981 ; Boonstra 2005) afin de leur permettre de faire face aux perturbations (Pickering 1981). En effet, pour faire face à ces perturbations de leur homéostasie, les organismes ont développé des stratégies comportementales et physiologiques (Koolhaas et al. 1999). Mais face aux différents stressseurs, tous les individus n'adoptent pas la même stratégie. Le concept de coping-style développé par Koolhaas et al. (1999) fait référence aux capacités d'adaptation des individus face à certaines situations, et en particulier face à des situations stressantes. En effet, face à un stress, les animaux sauvages se répartissent le long d'un gradient de réactions (nommé gradient de réactivité-proactivité) et montrent une suite de réponses physiologiques et comportementales corrélées (Koolhaas et al. 1999). Les individus dit proactifs ont tendance à essayer de fuir activement ou alors à faire face au stressseur (Koolhaas et al. 1999). Ces individus sont plus agressifs et dominants et ont une faible réponse de l'axe hypothalamo-hypophyso-surrénalien (HPA) d'un point de vue physiologique (Silva et al. 2010), contrairement aux individus dit réactifs qui sont moins actifs, moins agressifs, plus timides et plus sociaux, et qui présente une forte réponse de l'axe HPA (Koolhaas et al. 1999). Les individus ayant différentes réponses comportementales et physiologiques, ils sont donc susceptibles d'avoir des capacités d'adaptations différentes selon le type d'environnement dans lequel ils évoluent.

D'un point de vue physiologique, à la suite d'un stress, l'organisme produit une hormone appelée glucocorticoïde qui peut être soit du cortisol soit de la corticostérone, en fonction de l'espèce (Bonier et al. 2009 ; Ouyang et al. 2011). Cette hormone stéroïdienne est produite par l'axe hypothalamo-hypophyso-surrénalien (HPA). Dans le cas d'un stimuli (situation de stress), une cascade hormonale est déclenchée et entraîne une production et une libération dans la circulation sanguine de glucocorticoïdes par le cortex des glandes surrénales (Page et al. 2018; Hau et al. 2016). Cette cascade hormonale est ensuite soumise à un rétrocontrôle négatif des glucocorticoïdes sur leur propre sécrétion (Sheriff et al. 2011). Toutefois, les glucocorticoïdes sont produits en permanence pour assurer les différentes étapes lors du cycle de vie d'un organisme (E. Möstl et R. Palme 2002). Cette production continue permet le maintien de l'équilibre énergétique dynamique et également le maintien des activités quotidiennes (Love et al. 2013) telles que l'alimentation ou encore la digestion. Les sources de stress sont nombreuses et variées tant dans leur intensité que dans leur durée. Ceci entraîne souvent la séparation de la réponse de stress en deux catégories, un stress aigu, qui est plutôt de courte durée, et un stress chronique, qui est ponctuel ou continue (Trevisi & Giuseppe 2009). La production de glucocorticoïdes étant sensible à l'information environnementale (Hau et al. 2016), des individus ou des populations fortement et régulièrement stressées auront des niveaux de cortisol basal élevés (Bonier et al. 2009). L'environnement peut, en outre, être extrêmement variable dans le temps et l'espace à différents niveaux et de cette manière, la multitude des sources de stress provoqués par l'environnement donnent naissance à différentes réponses phénotypiques (Gasparini, 2004). Mais d'autres sources de variations phénotypiques peuvent exister, en effet ce n'est que très récemment que l'on a commencé à s'intéresser à une autre source potentielle de variation, qui sont les effets maternels (Mousseau et Fox, 1998).

La notion d'effets maternels est employée lorsque le phénotype de la mère et/ou son environnement affectent le phénotype de sa descendance (Gasparini 2004 ; Mousseau & Fox 1998) et que ce phénotype n'est pas lié au génotype de la progéniture (Bernardo 1996). Ces effets maternels sont, dans la plupart des cas, des phénomènes plastiques dans le but ultime d'augmenter la valeur sélective de la progéniture qui se trouve dans un environnement donné (Gasparini, 2004) et de cette façon en font un mécanisme adaptatif (Mousseau & Fox 1998). Selon Bernardo (1996), les mères seraient capables de manière indirecte, d'ajuster le phénotype de leurs progénitures en réponse à des indices qu'elles perçoivent dans leur environnement, afin de permettre une augmentation de leur valeur sélective mais aussi de celle de leur descendance. Cette stratégie peut être qualifiée d'adaptative dans le cas où l'environnement de la progéniture est apparié à celui de la mère. A l'inverse, cette stratégie pourrait être contre-adaptative dans le cas où le phénotype de la progéniture

n'est pas adapté à l'environnement dans lequel il poursuit son développement (Sheriff et Love 2013; Sheriff 2015). Dans ce sens, certaines études ont pu montrer que les sources de stress maternels chez les mammifères peuvent avoir un impact sur les réponses phénotypiques de leur descendance, notamment en termes de taille, croissance et performance (Sheriff et al. 2010, 2013), mais également modifier leurs capacités de réponse aux futurs facteurs de stress (Sheriff et al. 2010). Lorsque les mères possèdent un niveau de glucocorticoïdes élevé, cela entraîne une diminution de la condition physique de la progéniture, avec une tendance à produire des jeunes plus petits et plus légers (Bian et al. 2015 ; Meaney et al. 2007).

Ce rapport s'inscrit dans le cadre de la thèse de Jeffrey Carbillet portant sur les interactions entre stress, immunité et agents pathogènes, et leurs conséquences chez le chevreuil. La thématique abordée dans le cadre de ce stage concerne le 3ème axe de cette thèse, qui traite des effets de la réponse au stress sur la valeur sélective des individus. Les analyses effectuées dans ce rapport portent sur une espèce de mammifère herbivore faisant partie de la famille des cervidés, le chevreuil européen (*Capreolus capreolus*). Ce cervidé a élargi son habitat ces dernières décennies, passant ainsi d'un milieu majoritairement forestier à des milieux fragmentés et anthropisés, mais également des plaines agricoles (Linnell & Andersen 1998). De part sa grande diversité en terme d'habitats, il peut ainsi être soumis à une multitude de stressseurs différents, en faisant un modèle de choix dans le cadre d'études portant sur les effets de la réponse de stress. Notre première hypothèse de travail est que le phénotype maternel, et notamment le niveau de stress des mères, pourrait avoir un impact sur les traits d'histoire de vie précoce des faons de chevreuil. A la suite de ces concentrations élevées de glucocorticoïdes maternels, les réponses de la progéniture peuvent être physiologiques, morphologiques mais également comportementales. De façon plus précise, nous nous attendons à ce que les faons, tant bien au niveau de la croissance, que du poids, mais également sur la date de naissance, qui sont des éléments importants pour divers traits d'histoire de vie tels que la survie (Coté et Festa-Bianchet 2001) soient impactés par le niveau de stress de la mère. D'un point de vue morphologique, les progénitures qui seront produites devraient être de plus petit poids à la naissance de par le fait du niveau de stress élevé de la mère (Sheriff et Love 2013) qui traduit une condition physique amoindrie (Bonier et al. 2009). La croissance des faons devrait être plus faible car la mère ayant une condition physique plus faible devraient produire du lait, nécessaire à la croissance du faon, de moins bonne qualité nutritionnelle mais également moins en terme de quantité. Concernant la date de mise bas, nous nous attendons à ce que des femelles plus stressées mettent bas plus tard dans la saison, notamment en raison de leur faible condition physique qui leur

demanderait plus de temps pour pouvoir amener le développement de leur progéniture à terme. Notre seconde hypothèse serait que le faon de chevreuil aurait développé des stratégies physiologiques et comportementales cohérentes dans le temps en réponse aux situations de stress (Koolhass et al. 1999). Nous nous attendons ainsi à une co-variation entre les deux réponses (coping-style) chez les faons. Cette hypothèse est basée sur le fait qu'il a déjà été démontré auparavant qu'il existait de la variabilité inter-individuelle en réponse à la capture chez les adultes (Monestier, 2016) et que celle-ci est répétable dans le temps et/ou dans l'espace (*sensu* Sih et al. 2004), de la même manière que le cortisol (Schoenemann & Bonier, 2018).

Matériels et méthodes :

1 . Modèle biologique :

Le chevreuil européen (*Capreolus Capreolus*) appartient à la super-classe des ongulés, à l'ordre des Artiodactyles, à la famille des cervidés, au genre *Capreolus* et à l'espèce *capreolus* (Pellerin 2005). En France, il est présent sur la majeure partie du territoire national (Fayard 1984). Cette espèce est principalement forestière (Aulagnier et al. 2016). Cependant, avec les activités humaines, le chevreuil a étendu son habitat, pouvant ainsi occuper les plantations forestières, les terres agricoles, les jardins urbains et les forêts fragmentées (Pellerin 2005). Le rut s'étend de la mi-juillet à la mi-août et la mise bas a lieu 10 mois plus tard (fin avril-début juin) du fait de l'ovoimplantation différée (Pellerin 2005). Cet événement est très coûteux en énergie et nécessite un habitat et une disponibilité des ressources alimentaires suffisantes afin d'éviter toutes contraintes de la condition physique (Danilkin & Hewison 1996). Une femelle donne naissance à entre 1 à 4 faons. Ils commencent à suivre leur mère dès l'âge de 8 jours (Pellerin 2005). (Voir Andersen et al. 1998 pour plus de détails).

2 . Protocole et collecte des données :

A. Site d'étude

La population de chevreuils étudiée se situe à Aurignac, une zone agricole de 7500 ha dans le Sud-ouest de la France (43 °13'N, 0°52'E), dans le département de la Haute-Garonne (31). Ce site est désigné LTSER (recherche socio-économique et écologique à long terme). C'est un milieu très hétérogène de part la diversité de l'occupation des sols, et fragmenté avec la présence de 2 grandes forêts et de prairies et champs cultivés qui occupent une part importante de la surface totale du site d'étude (Annexe 1; voir Hewison et al. 2009 pour plus de détails). Les habitats les plus ouverts offrent des ressources alimentaires plus importantes et de grande qualité pour le chevreuil une partie

de l'année (Abbas et al. 2011), mais ils peuvent aussi être une source de stress plus importante (Bonnot et al. 2013). La population de chevreuil étudiée sur ce site est suivie depuis près de 20 ans avec les premiers événements de capture qui ont eu lieu en 1996.

B. Collecte des données associées aux mères

i. Capture hivernal

Chaque hiver plusieurs sessions de captures au filet sont réalisées à Aurignac. Pour réaliser ces captures, entre 30 et 100 rabatteurs sont nécessaires et 4 km de filets sont installés. Une fois pris dans les filets, les chevreuils sont tranquilisés (avec une injection intramusculaire d'acépromazine, 3 cc) et transféré dans un sabot (boîte de contention en bois). Lors de la manipulation, les chevreuils sont pesés (avec une précision de 0,1 kg), sexés, et l'âge est déterminé par examen de la mâchoire (Hewison et al. 1999). Divers échantillons (sang, fèces, peau) et mesures corporelles sont collectés. Avant d'être relâchés, les chevreuils sont équipés de colliers GPS et sont marqués avec une étiquette auriculaire. Le milieu de vie des mères est ensuite enregistré lors des suivis télémétriques et a été réparti en deux catégories dans notre étude (ouvert et fermé).

ii. Le cortisol fécal

Mesurer le taux de glucocorticoïdes circulant donne des informations sur le niveau de stress auquel les individus sont confrontés (E. Möstl & R. Palme 2002). Cependant, obtenir une mesure du niveau de glucocorticoïdes basal est compliqué car cela nécessite des prises de sang qui doivent être effectuées dans les 3 minutes après la situation stressante (dans notre cas, la capture) (Romero 2004). Pour faire face à cette contrainte, des mesures ont été développées dans d'autres matrices, comme les fèces (E. Möstl & R. Palme 2002).

L'extraction du cortisol fécal a été basée sur l'article de Palme et al. (2013). Suite à la récolte des fèces, les échantillons sont stockés dans un congélateur à -18°C. Par la suite, la procédure d'extraction du cortisol commence par la mise en suspension des fèces dans un mélange d'alcool primaire et d'eau (10 : 1, soit 1ml de méthanol à 80% pour 0,1g de fèces), puis les échantillons subissent un passage dans un multi-vortex durant 30 minutes. Les échantillons sont ensuite centrifugés pendant 15 min à 2500 G, à une température de 20°C. Une partie du surnageant a été prélevé afin de réaliser l'étape de dosage du cortisol par une méthode immunoenzymatique (EIA - EnzymeImmunoAssay). Pour cela nous avons utilisés des anticorps des métabolites des glucocorticoïdes spécifiques du chevreuil, développés par le laboratoire de Vienne (Voir Denhard et al. 2001 pour plus de détails).

iii. La note comportementale

Depuis 2009, le comportement des chevreuils au moment de la capture, pendant la manipulation et au moment du relâcher ont été enregistré afin d'établir une note reflétant la réaction comportementale des individus à un évènement de stress. Pour établir la note comportementale, un score de 1 (occurrence) ou de 0 (absence) a été attribué pour chacun des comportements suivants : i) l'individu a lutté dans le filet , ii) il s'est retourné dans le sabot, iii) il a tenté de retirer son collier au moment de la libération, iv) l'individu a lutté et haletait sur la table pendant le marquage (score de 1), ou un score de 0,5 s'il luttait ou haletait seulement et de 0 s'il ne faisait ni l'un ni l'autre et v) le comportement au lâcher, avec un score de 1 qui a été attribué aux individus qui avaient une vitesse de fuite élevée ou de 0 si la vitesse de la fuite était modérée. Un gradient de réaction à l'évènement de capture allant de 0 à 1 a ensuite été calculé en faisant la moyenne de ces 5 comportements, 1 indiquant a priori un individu ayant une réponse élevée face à la situation stressante de capture. Les extrémités de ce gradient permettent de distinguer deux type d'individus; des individus dits proactifs (note de 1) et des individus dits réactifs (note de 0) (Monestier 2016).

C. Collecte des données associées aux faons

i. Capture faons

Depuis 2004, les faons nouveaux-nés sont capturés à la main chaque année entre fin avril et mi-juin. Une fois capturé, le faon est pesé (avec une précision de 50g), sexé, âgé, marqué à l'aide d'étiquettes auriculaire métalliques et équipé d'un collier radio VHF (Very High Frequency) extensible. L'âge des faons a été établi en fonction de l'apparence de la mère (taille du ventre, présence / absence de mamelles) de son comportement (réaction à un sifflement imitant l'appel d'un faon) et d'observations morphologiques faites sur le faon telles que la présence / absence de cordon ombilical et son comportement (Monestier, 2016). Ces informations permettent de déterminer la date approximative à laquelle la femelle est susceptible d'avoir mis bas. Depuis 2017, des prélèvements salivaires sont effectués à l'aide d'un kit comprenant un bâtonnet en coton qui est inséré dans la bouche du faon durant 1 min. 10 jours après la 1ère capture, une seconde capture est réalisée pour effectuer de nouvelles mesures telles que la pesée et le prélèvement d'un échantillon de salive. Les caractéristiques environnementales dans lesquelles le faon a été retrouvé sont enregistrées (bosquet, prairie naturelle, prairie artificielle, friche, haie, champs). Les faons sont ensuite repérés par radiotélémétrie et triangulation, grâce au signal émis par leur collier VHF, chaque jour depuis le marquage jusqu'à la fin de l'été. Cela permet également de déterminer leur

habitat durant chaque journée s'étant écoulée entre la première et la deuxième capture. La variable habitat est utilisée dans notre étude et représente l'ouverture moyenne du paysage auquel le faon a été confronté entre ces 2 captures avec un score de 1 attribué à paysage fermé, 0,5 attribué à un paysage semi-ouvert et 0 à un paysage ouvert. La moyenne des différents scores a permis d'établir un gradient allant de 0 à 1 et correspondant à la variable habitat.

ii. Le cortisol salivaire

Le prélèvement est réalisé dans un délai inférieur à 30 minutes après la capture, ce qui permet de refléter le niveau de glucocorticoïdes circulants dans le sang (Sheriff et al. 2011) (niveau basal). Les faons mâchouillent un coton absorbant pendant 1 min. Ce coton est ensuite transféré dans un tube, placé à -20°C. Une étape de centrifugation est ensuite réalisée pendant 15 minutes à 1 500 G. Le dosage du cortisol présent dans les échantillons est ensuite réalisé à l'aide d'un test immuno-enzymatique (Cayman Chemical, item № 500360).

iii. La note comportementale

Sur le même principe que la note comportementale attribuée aux adultes, une note comportementale a été établie pour les faons. Les différents comportements pris en compte dans cette note comportementale sont : i) le comportement de l'individu avant la manipulation, avec un score de 1 pour un faon qui est immobile, 2 qui se déplace et 3 qui suit sa mère. ii) Le comportement pendant la manipulation qui comprend 2 comportements ; l'agitation et le cri, 0 étant attribué à un individu non agité et sans cri, 0,5 pour des individus peu agités et avec un peu de cri durant la manipulation et le score de 1 attribué aux individus très agités et poussant beaucoup de cris. Enfin, iii) le comportement de l'individu au moment de la remise en liberté allant de 0 à 1. Les individus qui se gite ont un score de 0, ceux qui s'immobilisent de 0,25, ceux qui se déplacent de 0,5, ceux qui prennent la fuite de 0,75 et enfin les individus qui grattent leur collier ont un score de 1. De la même manière que pour le calcul de la note comportementale des mères, un gradient de réaction à l'évènement stressant de capture a été calculé allant de 0 à 1, 1 reflétant les individus qui ont une réaction élevée.

3. Analyse statistiques :

A . Modèles statistiques

Afin de répondre à nos questions nous avons analysé nos données en réalisant des modèles linéaires à effets mixtes (Modèle 1, 2, 3 et 4) en utilisant le package lme4 (Bates et al. 2018). Avant toute

réalisation de modèles, la distribution des différentes variables à expliquer a été testée à l'aide du test de Shapiro-Wilk et graphiquement. Lorsque la normalité n'était pas respectée, des transformations ont été réalisées afin de respecter la condition de normalité. La normalité des résidus de chacun de nos modèles a également été testée (test de Shapiro-Wilk) et vérifiée visuellement.

Pour tester l'effet du niveau de stress des mères sur la trajectoire de vie précoce du faon, 3 modèles linéaires à effets mixtes ont été réalisés. Le 1^{er} modèle, qui cherche à expliquer la masse à la naissance du faon, a un effectif de 41 individus. Cette variable à expliquer a été estimée à partir de la relation entre le poids et l'âge établi à la capture selon l'équation suivante : $\text{poids à la 1ère capture} - 178.50 * \text{âge à la 1ère capture}$ (Annexe 2). Le cortisol fécal maternel (FGM), le sexe du faon, la date de naissance du faon (basée sur le calendrier julien), le poids des mères et leurs milieux de vie ont été utilisés comme variables explicatives. Le second modèle quant à lui a cherché à expliquer la variation de la croissance des faons par les variables explicatives suivantes : les FGM, le poids des mères et le sexe du faon, avec un effectif de 24 individus. Le 3^{ème} modèle portait sur la date de naissance des faons et nous avons utilisés les variables explicatives suivantes : les FGM, le sexe du faon, le milieu de vie des mères et leur poids, avec un effectif de 44 individus. Pour ces trois modèles nous avons placé en effet aléatoire sur l'intercept l'année de capture du faon pour contrôler les effets de cohorte (fluctuation de la densité, climat, précocité du printemps, etc...). Pour le modèle 4, contenant la variable indépendante de la note comportementale des faons à la capture, celle-ci a auparavant subi une transformation du type $\log(x+1)$ afin de rendre la distribution des données normale.

Le modèle 4 avait pour but de voir si le niveau de cortisol basal pouvait expliquer la note comportementale des faons à la capture. Pour cela la note comportementale des faons a été utilisée comme variable à expliquer et le cortisol en tant qu'effet fixe avec un effectif de 36 individus. La note comportementale dans ce modèle a été conditionnée par l'âge afin de s'affranchir de l'effet de l'âge. En effet un modèle linéaire à effet mixte avait permis de mettre en évidence un effet de l'âge sur la note comportementale. Pour ces deux derniers modèles l'identité de l'individu a été utilisée comme effet aléatoire sur l'intercept afin d'éviter de la pseudo réplification.

La sélection des différents modèles (1, 2, 3, et 4) est basée sur l'approche de l'inférence multimodèle et sur le critère d'information d'Akaike du deuxième ordre (AIC, Burnham et Anderson 2002). Les pondérations AICc sont utilisées pour évaluer la force relative du support pour les modèles. Un AIC weight a été calculé pour donner la probabilité pour un modèle donné d'être le meilleur parmi les modèles ajustés. Seuls les modèles avec un $\Delta \text{AICc} < 2$ ont été retenus pour

n'avoir que les modèles qui perdent le moins d'informations (Burnham et al. 2010). La sélection du meilleur modèle a été réalisé à l'aide des packages AICcmodavg (Barton, 2018) et MuMIn (Mazerolle, 2017) et le modèle qui a été retenu comme étant le meilleur est celui qui possède le plus petit AICc. Ainsi sur le meilleur modèle, des variances marginales (R2m) et conditionnelles (R2c) ont pu être calculés pour connaître le pourcentage de variance expliqué par les effets fixes (R2m) et le pourcentage de variance expliqué par les effets fixes ajoutés aux effets aléatoires (R2c).

B. Les corrélations statistiques :

Toutes les corrélations ont été réalisées à l'aide du coefficient de Spearman qui est applicable aux données quantitatives, aux petits effectifs et aux données non distribuées normalement.

Lorsque les effectifs n'étaient pas suffisants pour réaliser des modèles, nous avons effectué des corrélations. Pour essayer d'expliquer le cortisol salivaire des faons à la 1ère capture (cort1) et celui de la 2ème capture (cort2), différentes corrélations non paramétriques avec des caractéristiques propres aux mères et des caractéristiques propres aux faons ont été effectuées (Table 1).

La 1ère corrélation est réalisée sur 25 individus entre le cort1 et l'âge des faons à la 1ère capture. Au vu des résultats de cette première corrélation et de ce qui est connu dans la littérature (Sapolsky et al. 1983), le cort1 et le cort2 ont été ajustés par l'âge pour les corrélations non paramétriques suivantes.

Table 1 : Présentation des différentes corrélations non paramétriques réalisées

Cortisol salivaire à la 1ère capture		Cortisol salivaire à la 2ème capture	
Test de corrélation non	N	Test de corrélation non	N
cortisol 1 ~ age	25	cortisol 2 ~ age 2	16
cortisol 1 ~ fgm mere	12	cortisol 2 ~ poids mère	8
cortisol 1 ~ cortisol 2	16	cortisol 2 ~ fgm mere	8
cortisol 1 ~ poids mère	12	cortisol 2 ~ poids 2	16
cortisol 1 ~ croissance	20	cortisol 2 ~ croissance	16
cortisol 1 ~ masse faon	25	cortisol 2 ~ julienne	16
cortisol 1 ~ iulienne	25	cortisol 2 ~ habitat	16

C. Test de Wilcoxon-Mann_Witney

Des tests non paramétriques de Wilcoxon-Mann-Witney ont été réalisés afin de comparer les niveaux moyens de cortisol salivaire (1ère et 2ème captures) conditionnés par l'âge entre différentes variables qualitatives telles que le sexe des faons et le milieu de vie de la mère (ouvert ou fermé). Nous avons eu recours au test non paramétrique suite à la non normalité de la distribution des données de cort1 et aux faibles effectifs disponibles qui étaient de 25, 17 et 16.

D. Test de répétabilité

Afin de tester la constance de la réponse comportementale des faons à la capture une analyse de répétabilité ajustée par l'âge a été réalisée sur la note comportementale des faons établis à la 1ère et à la 2ème capture. Cette variable a préalablement été transformée en tant que $\log(x+1)$ afin de respecter les conditions de normalité. Une seconde analyse de répétabilité ajustée par l'âge a été réalisée sur la variable niveau de cortisol basal des faons à la 1ère et la 2ème capture. Nous avons également transformé cette variable en logarithme afin de rendre la distribution des données normale. La répétabilité a été estimée comme étant le rapport entre la variance individuelle et la variance totale, avec un modèle linéaire à effets mixtes, avec l'identité de l'individu en tant qu'effet aléatoire sur l'intercept en utilisant la méthode de maximum de vraisemblance restreinte (REML) pour les distributions gaussiennes. Les individus capturés une seule fois ont été inclus dans cette analyse puisque cela permettrait d'améliorer la puissance pour tester la variance entre les individus et également d'éviter les résultats biaisés (Martin et al. 2011). Ces analyses ont été réalisés sur 224 observations à l'aide du package rptR (Stoffel et al. 2017)

L'ensemble des analyses statistiques a été réalisé avec le logiciel d'analyses statistiques R 3.3.0 (<https://cran.r-project.org/>.)

Résultats :

Concernant les modèles qui ont pour variables dépendantes des traits se rapportant à la trajectoire d'histoire de vie précoce du faon, celui qui permet le mieux d'expliquer les variations de la masse à la naissance du faon est celui qui comprend comme effet additif la date de naissance (julienne) et le sexe du faon (Table 2). Ce que l'on observe pour ce modèle c'est qu'un individu né plus tôt sera plus lourd qu'un individu né plus tard, avec une diminution de $10,88 \pm 2,94$ g par jour Julien supplémentaire pour une femelle par exemple qui possède en moyenne un poids de 1570,210g à la naissance (Table 3 ; Figure 2). Les résultats de ce modèle nous permettent également de constater qu'en moyenne les mâles sont plus lourds que les femelles d'environ $137,75 \pm 77,62$ g à la naissance (Table 3 ; Figure 1). Notre 2ème modèle nous permet de constater que la croissance du faon est le mieux expliquée par la masse de la mère (Table 1). Les résultats obtenus pour ce modèle sont que les mères les plus lourdes donnent naissance à des faons qui ont un taux de croissance plus élevé en moyenne de $10,585 \pm 1,07$ grammes par jour par rapport aux faons des mères avec un poids plus faible (Table 3 ; Figure 3).

Table 2 : Modèles linéaires à effets mixtes candidats afin d'expliquer les variations des variables dépendantes suivantes : masse à la naissance (modèle 1), croissance des faons (modèle 2), date de mise bas (modèle 3), note comportementale des faons (modèles 4). La date julienne, le sexe, le niveau de glucocorticoïdes des mères (FGM), le poids des mères, l'âge, le cortisol, le milieu où se situait les mères, le milieu où le faon a été capturé et l'habitat des faons entre les deux capture, ont été utilisés comme effets fixes. L'année pour les 3 premiers modèles et l'identité de l'individu pour les 2 derniers modèles ont été utilisés comme effet aléatoire. AICc représente la valeur du critère d'information d'Akaike corrigé et K est le nombre de paramètres estimés pour chaque modèle. Le classement des modèles est basé sur les différences entre les valeurs de $\Delta AICc$ et sur les poids d'Akaike (Weight).

Modèles	K	AICc	$\Delta AICc$	Weight
Modèle 1 (N = 41)				
masse_naissance ~ julienne + sexe	5	577,30	0,00	0,36
masse_naissance ~ julienne	4	577,80	0,43	0,29
masse_naissance ~ FGM + julienne	5	578,60	1,30	0,19
masse_naissance ~ FGM + julienne + sexe	6	578,90	1,59	0,16
Modèle 2 (N = 24)				
croissance~poids_mère	4	239,20	0,00	0,64
croissance~poids_mère + sexe	5	240,40	1,16	0,36
Modèle 3 (N = 44)				
julienne ~poids_mère + FGM	5	329,00	0,00	0,28
julienne ~poids_mère	4	329,10	0,10	0,26
modele constant	3	329,20	0,22	0,25
julienne ~poids_mère + FGM	4	329,50	0,56	0,21
Modèle 4 (N = 36)				
modèle constant	4	-12,20	0,00	0,78

Enfin, le modèle décrivant le mieux les variations de la date de naissance (en jours juliens) inclut deux effets fixes que sont le poids des mères et le niveau de cortisol basal des mères (FGM) (Table 2). Plus précisément, les mères avec un poids plus important donnent naissance plus tôt dans la saison, en moyenne $2,03 \pm 1,7$ jours plus tôt par Kg (Table 3 ; Figure 4). Et les mères présentant les niveaux de cortisol basal les plus élevés donnent naissance plus tard dans la saison, en moyenne de $0,004 \pm 0,002$ jours par ng/g de cortisol (soit $1 \pm 0,5$ jour par 250 ng/g de cortisol) par rapport aux

mères qui présentent des niveaux de stress moins élevés (Table 3 ; Figure 5). Avant de nous intéresser aux variations de la note comportementale à la capture des faons, nous avons voulu vérifier sur le plus grand jeu de données disponible (224 individus) si l'âge des faons pouvait avoir une influence sur cette variable. Le modèle qui explique le mieux les variations de la note comportementale à la capture contient comme seule variable explicative l'âge (AICc = -83,9, weight = 1, k = 4), avec une variance marginale de 0,0132 et une variance conditionnelle de 0,257. C'est pour cela que la note comportementale a été corrigée par l'âge pour les résultats du modèle présenté ci-dessous.

Le modèle 4 avait quant à lui pour objectif de détecter la présence d'un coping style chez les faons de chevreuil en mettant en avant une relation entre le niveau de cortisol et la note comportementale. Dans ce cas également les variations de la note comportementale des faons sont le mieux expliquées par le modèle nul (Table 2).

Table 3 : Résultats des modèles linéaires à effets mixtes retenus pour chacune des variables à expliquer. Selon les modèles, la date julienne (julienne), le sexe, le niveau de glucocorticoïdes des mères (FGM) et le poids des mères (poids_mère) ont été utilisés comme effets fixes. L'année pour les 3 premiers modèles et l'identité de l'individu pour les 2 derniers modèles ont été utilisés comme effets aléatoires. T-value est la valeur du test associé, R2m est la variance marginale et R2c est la variance conditionnelle. Les valeurs sont présentées $\pm$ l'erreur standard.

Meilleur modèle	Variables	Paramètre estimé ±	t-value	R2m	R2c
Modèle 1 (N = 41)					
masse_naissance ~ julienne + sexe	Intercept	1570,120 ± 107,880	14,555	0,294	0,397
	julienne	-10,880 ± 2,940	-3,700		
	Sexe (M)	137,750 ± 77,620	1,775		
Modèle 2 (N = 24)					
croissance~poids_mère	Intercept	-104,092 ± 70,893	-1,468	0,301	0,390
	poids_mère	10,585 ± 3,192	3,316		
Modèle 3 (N = 44)					
date_naissance ~poids_mere + FGM	Intercept	67,450 ± 23,706	2,845	0,132	0,154
	poids_mère	-2,031 ± 1,070	-1,905		
	FGM	0,004 ± 0,002	1,696		
Modèle 4 (N = 36)					
modèle constant	Intercept	0.005 ± 0,038	0,127	0,000	0,596

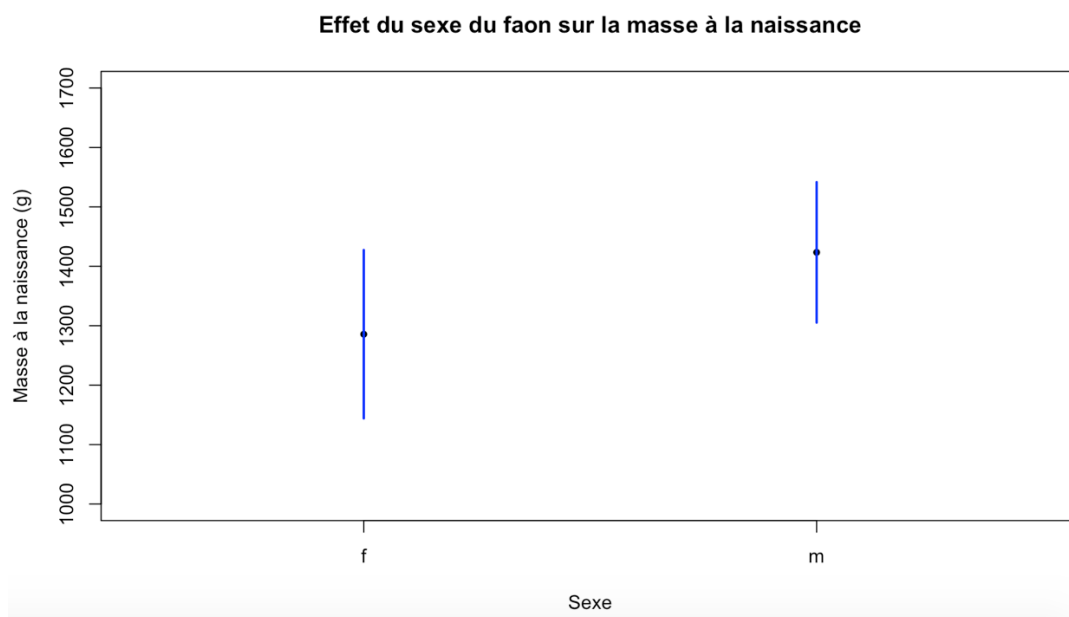


Figure 1 : Relation entre la masse à la naissance (exprimée en grammes) et le sexe des faons mâle (m) ou femelle (f). Les points représentent les prédictions du modèle sélectionné et les barres bleues l'intervalle de confiance à 95%.

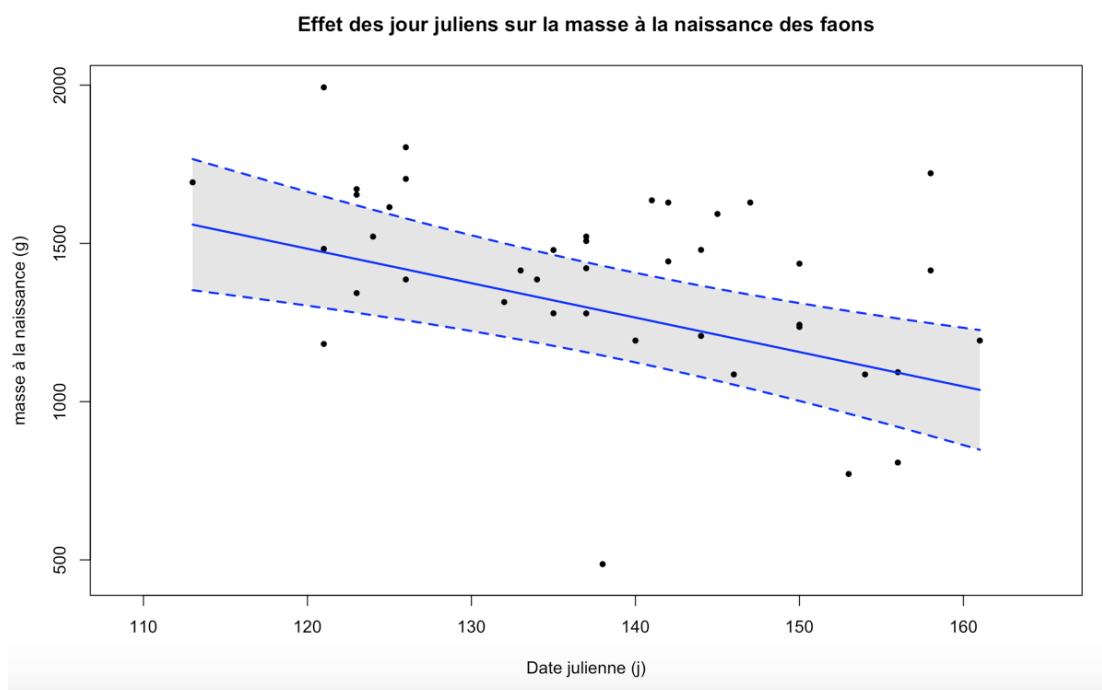


Figure 2 : Relation entre la masse à la naissance (exprimée en grammes) en fonction de la date de mise bas (en jours Julien). Les points noirs représentent les valeurs brutes, la ligne bleue les prédictions du modèle sélectionné et les lignes pointillées sont les extrémités supérieures et inférieures de l'intervalle de confiance à 95%. La zone grise correspond à l'intervalle de confiance à 95%.

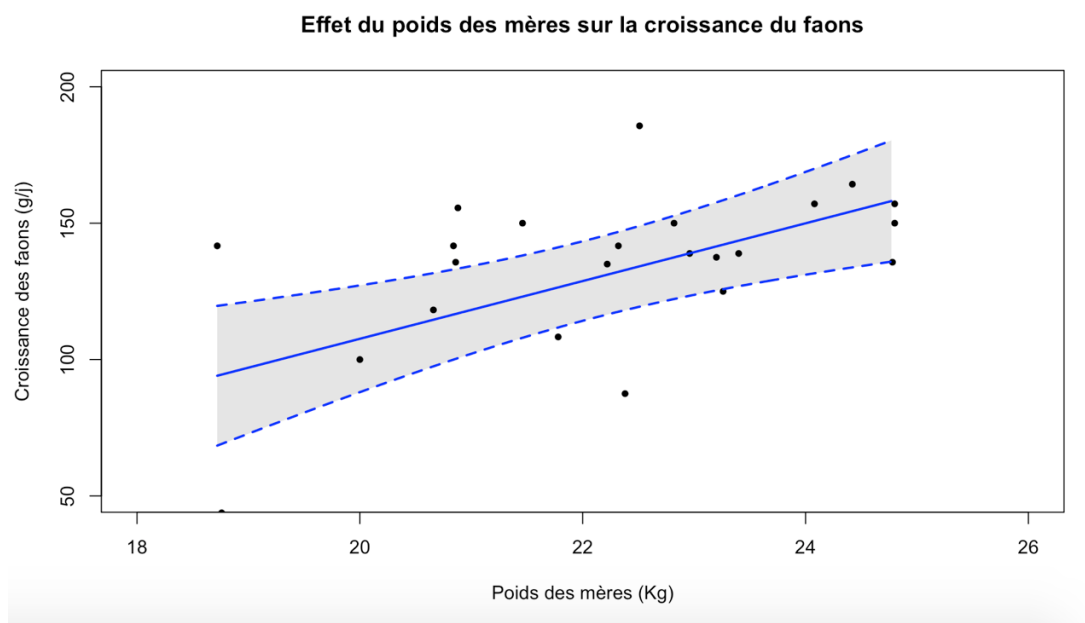


Figure 3 : Représentation de la croissance des faons (en grammes par jour) en fonction du poids des mères (en kilogrammes). Les points noirs représentent les valeurs brutes, la ligne bleue les prédictions du modèle sélectionné et les lignes pointillées sont les extrémités supérieures et inférieures de l'intervalle de confiance à 95%. La zone grise correspond à l'intervalle de confiance à 95%.

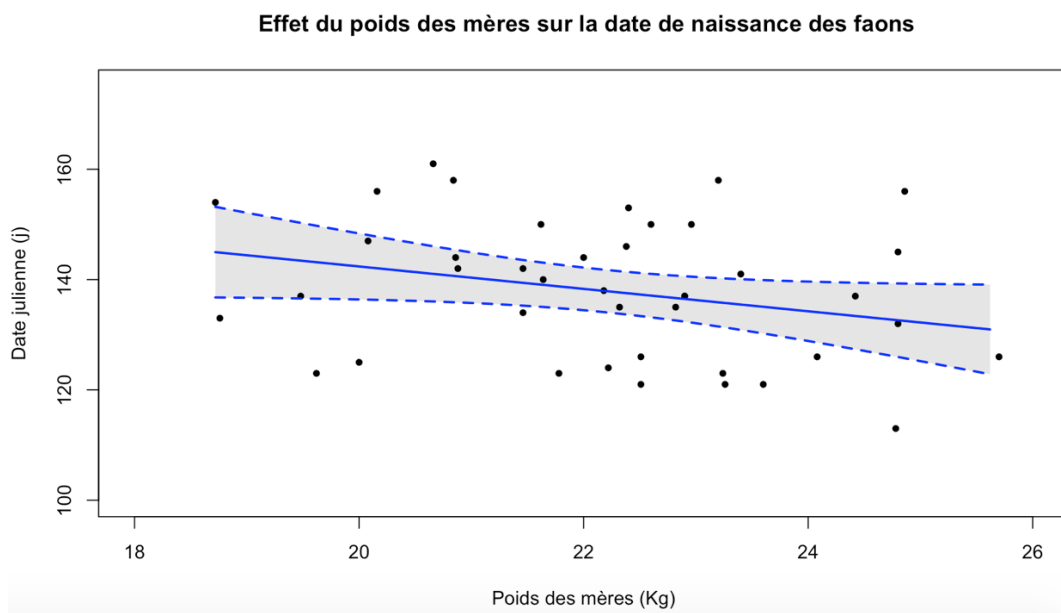


Figure 4 : Représentation de la date de mise bas (en jours juliens) en fonction du poids des mères (en kilogrammes). Les points noirs représentent les valeurs brutes, la ligne bleue les prédictions du modèle sélectionné et les lignes pointillées sont les extrémités supérieures et inférieures de l'intervalle de confiance à 95%. La zone grise correspond à l'intervalle de confiance à 95%.

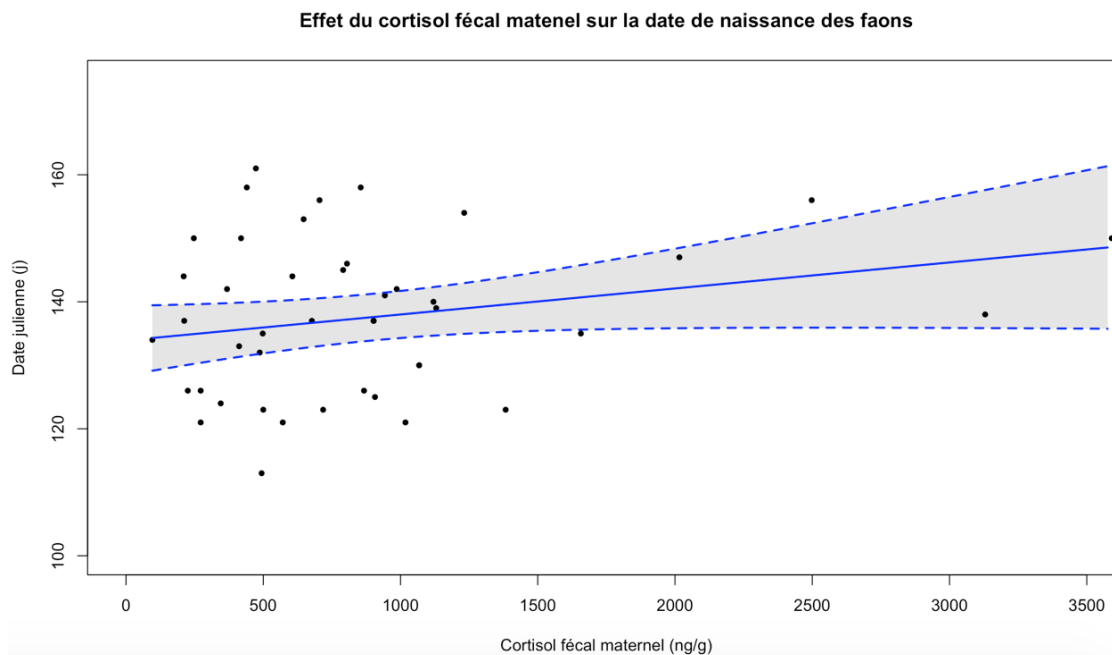


Figure 5 : Représentation de la date de mise bas (en jours juliens) en fonction du niveau de cortisol fécal maternel (en nano-grammes par gramme). Les points noirs représentent les valeurs brutes, la ligne bleue les prédictions du modèle sélectionné et les lignes pointillées sont les extrémités supérieures et inférieures de l'intervalle de confiance à 95%. La zone grise correspond à l'intervalle de confiance à 95%.

Table 4 : Test de corrélation paramétrique de Spearman pour le cortisol à la 1ère capture. S est la valeur de la statistique, P-value est la P-value du test de corrélation, Rho correspond au coefficient de corrélation et N à l'effectif utilisé pour les différentes corrélations.

Test	S	P-value	Rho	Significativité	N
cortisol 1 ~ cortisol 2	532,000	0,417	0,218	—	16
cortisol 1 ~ age	999,920	0,001	0,615	***	25
cortisol 1 ~ fgm_mere	290,000	0,974	-0,019	—	12
cortisol 1 ~ poids_mère	192,000	0,297	0,329	—	12
cortisol 1 ~ croissance	1294,000	0,910	0,027	—	20
cortisol 1 ~ masse faon	3190,000	0,274	-0,227	—	25
cortisol 1 ~ julienne	2149,000	0,407	0,173	—	25

Au travers des différentes corrélations qui ont pu être réalisées, le niveau de cortisol basal à la 1ère capture est corrélée positivement et de manière significative à un seuil de 5% à l'âge des faons à la 1ère capture (P-value = 0,001 ; rho = 0,651). Ce qui signifie que plus l'individu est âgé, plus son taux de cortisol est important. Les autres variables qui ont été testées pour les différentes

corrélations ne présentent aucune relation avec le niveau de cortisol basal des faons à la 1ère capture à un seuil de 5% (Table 4).

Table 5 : Test de corrélation paramétrique de Spearman pour le niveau de cortisol basal à la 2ème capture. S est la valeur de la statistique, P-value est la P-value du test de corrélation, Rho correspond au coefficient de corrélation et N à l'effectif utilisé pour les différentes corrélations.

Test	S	P-value	Rho	Significativité	N
cortisol 2 ~ fgm_mere	136,000	0,115	-0,619	—	8
cortisol 2 ~ poids mère	136,000	0,115	-0,619	—	8
cortisol 2 ~ age_2	742,040	0,737	-0,091	—	16
cortisol 2 ~ poids 2	752,430	0,695	-0,107	—	16
cortisol 2 ~ croissance	672,990	0,970	0,010	—	16
cortisol 2 ~ julienne	454,840	0,210	0,331	—	16
cortisol 2 ~ habitat	782,760	0,576	-0,151	—	16

Les différentes corrélations effectuées n'ont permis de mettre aucune relation en évidence entre le niveau de cortisol basal des faons à la 2ème capture et divers variables à un seuil de 5% (Table 5).

Des tests non-paramétriques de Wilcoxon Mann Whitney nous ont permis de voir que le niveau de cortisol basal à la première capture n'est pas significativement différent en fonction du sexe du faon ($W = 71$; $P\text{-value} = 0,849$; $N=25$) ou du milieu dans lequel vivent les mères ($W = 23$; $P\text{-value} = 0,236$; $N=17$) au seuil de 5%. Quant au niveau de cortisol basal à la deuxième capture, il n'est significativement pas différent au seuil de 5% entre les sexes ($W = 40$; $P\text{-value} = 0,408$; 16).

Enfin, les tests effectués ne nous ont pas permis de mettre en évidence de la répétabilité au niveau de la note comportementale des faons à la capture ($r = 0,146$; $CI = [0, 0.356]$; $P\text{-value} = 0,103$). Nous n'avons pas non plus mis en évidence de répétabilité du niveau de cortisol basal des faons ($r = 0,354$; $CI = [0, 0.751]$; $P\text{-value} = 0,06$), nos résultats approchent toutefois le seuil de significativité.

Discussion :

Cette étude avait un double objectif qui était premièrement de tester si le taux de cortisol des mères pouvait avoir un impact sur la trajectoire d'histoire de vie précoce chez le faon de chevreuil, notamment sa croissance, sa masse à la naissance et sa date de naissance. Et deuxièmement, tester si

des stratégies comportementales et physiologiques en réponse à des événements stressants étaient déjà mises en place et co-variaient afin de former un coping-style dès le plus jeune âge. Les résultats obtenus nous montrent que le phénotype des mères, et plus particulièrement leur poids et leur niveau de stress peuvent jouer un rôle sur la croissance du faon et impacter la date de mise bas. Cependant, aucune stratégie comportementale et physiologique n'a pu être clairement démontrée.

Cette étude a tout d'abord montré que le phénotype de la mère a un impact sur la trajectoire d'histoire de vie précoce chez son faon, notamment sur la date de naissance des faons. Les mères les plus lourdes seraient celles qui donneraient naissance le plus tôt dans la saison. En début de saison les plantes ont un apport nutritionnel plus important qui diminue avec le temps. Par conséquent, mettre bas plus tôt dans la saison confère un avantage pour les nouveau-nés car les mères auront accès plus tôt et plus longtemps à de la nourriture de bonne qualité ce qui pourrait entraîner la production d'un lait de qualité et sur une période plus longue (Festa-Bianchet 1988 ; Albon & Langvatn 1992). De manière générale, des mères plus lourdes donneraient naissance plus tôt dans la saison, afin de maximiser leur succès reproducteur contrairement à des mères plus légères qui maximiseraient leur propre survie, au détriment de leur succès reproducteur. Nous avons pu constater également que le niveau de stress des mères permet d'expliquer la variation de la date à la naissance du faon. Une mère plus stressée, ce qui se traduit par une moins bonne condition physique (Bonier et al. 2009), donne naissance plus tard dans la saison et produit ainsi une descendance de moins bonne qualité. En donnant naissance plus tard dans la saison, cela mettrait en péril la survie des nouveau-nés comme précédemment mentionné. Cette relation entre le niveau de stress des mères et la survie juvénile pourrait s'expliquer par le fait que la condition juvénile est intimement liée à la condition de l'adulte (Festa-Bianchet et al. 2000). Une explication possible quant à cet effet serait que la mère privilégiait sa propre survie plutôt que celle de son faon dans le but de se reproduire les années à venir. La production de glucocorticoïdes étant coûteuse, au même titre que les soins maternels, cela entraînerait l'apparition d'un compromis. Ce compromis irait dans le sens où les mères maximiseraient leur survie lors des moments difficiles plutôt que la survie du juvénile. Ce raisonnement renforcerait notre explication précédemment énoncée. Nos résultats ont également démontré que la date de naissance est corrélée négativement avec la masse juvénile à la naissance, ce qui signifie que plus un faon né tard dans la saison de mise bas, plus sa masse à la naissance sera réduite. Ainsi, le faon sera moins chétif contrairement aux faons nés plus tard et pourra faire face au risque de prédation en prenant plus facilement la fuite, et pourra également mieux faire face au début de l'hiver car il aura eu une phase de croissance plus longue (Coté &

Festa-Bianchet, 2001). Il apparaît donc clairement avantageux sur le long terme de naître tôt dans la saison de reproduction.

Précédemment nous avons pu voir que la date de naissance pouvait être expliquée par le poids des mères. En mettant en relation nos résultats, on pourrait penser qu'une mère en bonne condition physique (notamment avec un faible niveau de glucocorticoïdes) donne naissance plus tôt dans l'année et par conséquent cela induit une masse à la naissance plus élevée chez les nouveaux-nés. Cette hypothèse est renforcée par nos résultats car même si le niveau de glucocorticoïdes des mères ne permet pas d'expliquer la masse à la naissance des faons dans le meilleur modèle, il apparaît dans deux autres modèles présentant un $\Delta AICc$ inférieur à 2. Ce qui signifie que le niveau de stress des mères pourrait également avoir un effet sur la masse à la naissance des faons. Au regard de la tendance graphique qui se dessine (Annexe 3), nous pouvons constater qu'une mère stressée donnera un faon avec une masse réduite à la naissance. Cet effet va dans le sens de Meaney et al. (2007) qui démontrent que l'exposition aux glucocorticoïdes maternels devrait entraîner une diminution de la taille et du poids initial de la progéniture. La production de glucocorticoïdes est coûteuse en énergie, au même titre que les soins maternels. De cette manière, la mère ne peut investir de manière optimale pour la production de glucocorticoïdes et les soins maternels. Par conséquent, un compromis s'installe et la sélection aurait peut être favorisé les mères qui investissent dans leur survie étant donné que l'environnement est changeant et qu'il peut y avoir d'autres opportunités de reproduction futures chez cette espèce.

Pour renforcer notre idée et aller dans le sens de Sheriff et Love (2013), c'est-à-dire que la condition de la mère est intimement liée à celle du faon, nous avons pu démontrer que la croissance des faons était le mieux expliquée par le poids des mères et que cette relation était positive. Autrement dit, des mères plus lourdes donnent naissance à des faons qui ont une croissance plus rapide que des mères plus légères. Des mères qui sont en assez bonne condition physique signifient qu'elles ont suffisamment de ressources et de réserves pour produire un lait de bonne qualité et de cette manière maximiser la croissance du faon pour augmenter sa survie car durant l'allaitement elle aura bénéficié de ressources nutritives de bonne qualité (Albon & Langvatn 1992). Selon Hamel et al. (2009), les mères de plus grande qualité (soit plus lourdes) devraient être capables d'investir plus fortement dans la reproduction et donner naissance à une progéniture de plus haute qualité que les femelles plus légères, ce qui va dans le sens de nos résultats.

Ces interdépendances soulignent le fait, que malgré les faibles effectifs de nos analyses, le phénotype de la mère et notamment le niveau de stress maternel, est un paramètre crucial qui

influence la trajectoire de vie précoce du faon, et qui pourrait déterminé au moins en partie la variation individuelle de la survie juvénile.

Concernant la seconde hypothèse nous nous attendions à ce qu'il y ait des stratégies physiologiques et comportementales qui se soient mises en place en réponse à des événements de stress dès un âge précoce chez les faons de chevreuil. L'absence de répétabilité du niveau de cortisol basal chez les faons nous laisse penser que le niveau basal de stress chez les faons ne dépend pas des mêmes facteurs entre les deux événements de capture. Toutefois, au regard de la P-value associée au test de répétabilité ($P\text{-value} = 0,060$), il est possible que le cortisol aurait potentiellement pu être répétable avec un effectif plus important que celui utilisé (41 individus), sachant en plus que la répétabilité du cortisol a auparavant été démontrée pour des populations sauvages plus âgées (Schoenemann & Bonier 2018 ; Taff et al. 2018). Toutefois une explication potentielle face à nos résultats serait que le niveau de cortisol basal des faons à la 1ère capture serait plus dépendant du niveau basal du stress des mères et que le niveau de cortisol basal à la 2ème capture dépendrait plutôt de l'environnement rencontré par le faon durant ces 10 premiers jours de vie, ou inclurait au moins cet effet environnemental en plus de l'effet maternel. Cependant les différents résultats obtenus pour les différentes corrélations non paramétriques ne vont pas forcément dans ce sens, puisque nous nous attendions à avoir un effet du phénotype maternel et plus particulièrement des glucocorticoïdes maternels sur le niveau de stress des faons (Sheriff et Love 2013) et que nous ne l'avons pas mis en évidence. En effet, les glucocorticoïdes maternels étant des hormones stéroïdiennes de nature lipophile, ils devraient être transférés de manière passive de la circulation sanguine maternelle à la progéniture (Groothuis et Schwab 2008) lors des premiers stades de développement, au même titre que les ARNm et les protéines (Brooks et al. 1997). De ce fait, notre hypothèse quant au fait que les niveaux de cortisol basal aux première et deuxième captures devraient respectivement dépendre du niveau de cortisol maternel et de l'environnement ne peut être acceptée. Cette différence entre le cort1 et le cort2 pourrait aussi être expliquée par le fait que le chevreuil est une espèce que l'on peut qualifier de « nidifuge » et par conséquent, le développement, notamment de l'axe physiologique, pourrait se faire rapidement avec des changements qui interviennent également rapidement. En effet il est connu qu'une diminution du niveau de cortisol intervient dans les premiers stades de vie afin de permettre le développement neuronal avant d'augmenter à nouveau (Romero & Wingfield 2015). Seul l'effet âge semble finalement expliquer le niveau de cortisol basal à la 1ère capture. Cet effet n'est pas présent pour le niveau de cortisol basal à la 2ème capture, mais au regard de la littérature qui démontre un lien entre le niveau de cortisol et l'âge (Sapolsky et al. 1983), cette absence d'effet

inattendu pourrait être provoquée par le manque d'effectifs (16). D'un point de vue comportemental, la note comportementale des faons à la capture établit n'est également pas répétable dans le temps. Ce résultat va à l'encontre de notre hypothèse et de la littérature sur les chevreuils adultes où Monestier et al. (2015) ont pu mettre en évidence une répétabilité de la note comportementale, et ainsi des stratégies de réponses comportementales à des situations stressantes propres aux individus. Notre résultat tend à montrer qu'il n'y a pas de stratégies comportementales répétables dans le temps chez de jeunes individus face à une situation stressante telle que la capture. Et par conséquent que l'on ne peut parler de personnalité dès cet âge (*sensu* Sih et al. 2004). L'hypothèse serait ainsi qu'étant donné les stades précoces auxquels nous avons étudiés les individus, il serait possible qu'ils soient toujours en phase de développement et que l'axe comportemental ne soit pas encore fixé.

Nous avons également testé si cette note comportementale pouvait être expliquée par le cortisol salivaire des faons qui reflète leur niveau basal de stress. La présence d'une telle relation entre la note comportementale et l'axe physiologique aurait suggéré la présence d'un coping-style chez les faons (Koolhaas et al. 1999), et de cette manière un lien de cause à effet entre ces deux axes. Cependant, le meilleur modèle qui résulte de nos analyses est de nouveau le modèle constant. Ainsi, la note comportementale ne serait pas expliquée par le taux de cortisol basal des faons. Nous avons pu constater lors de cette analyse que la variance conditionnelle expliquée par notre modèle est de 0,596. Ce résultat va dans le sens contraire de l'analyse de répétabilité sur la note comportementale car ce résultat signifie que 59,6% de la variance de la note comportementale est expliquée par l'individu. En comparant ces deux modèles, notre attendu sur la répétabilité de la note comportementale pourrait ne pas être rejeté complètement puisqu'il semble y avoir un effet de l'individu. Cette absence d'effet pourrait être expliquée par les faibles effectifs qui interviennent dans ces deux modèles. L'hypothèse de la présence d'un coping-style chez les faons peut être rejetée mais avec prudence au regard du faible effectif de 36 observations.

De façon générale, la note comportementale et l'axe physiologique à travers le niveau de cortisol basal ne semblent pas répétables dans le temps, ce qui nous amène à penser que ces deux axes sont encore en développement chez les jeunes faons. Nous ne pouvons donc pas encore parler de coping-style chez les faons de chevreuil. Afin de tester nos différentes explications émises quant à cette différence entre les deux niveaux de cortisol basal, la répétabilité du cortisol, et celle de la note comportementale et ainsi l'absence de coping-style, il pourrait être intéressant de comparer nos données de la 2ème capture à celles recueillies lorsque le faon à 8 mois. Si des effets permettent

d'expliquer ces différentes hypothèses, cela signifierait qu'entre les 10 premiers jours, les individus sont bel et bien en phase de développement ce qui permettrait d'expliquer d'avantage nos résultats.

Conclusion :

Pour conclure, par le biais des différentes variables mesurées dans le cadre de cette étude, nous avons pu mettre en évidence un effet modéré du stress maternel sur certains traits de la trajectoire d'histoire de vie précoce tels que la date de mise bas et potentiellement sur la masse à la naissance des faons. Nos résultats suggèrent en effet que les mères privilégieraient plus leur propre survie par rapport à la reproduction présente et la survie juvénile. Nos effets sont cependant peu marqués, il serait donc intéressant d'augmenter les effectifs des couples mères/faons en poursuivant cette étude à plus long terme afin de pouvoir réaliser des modèles statistiques plus robustes et éventuellement expliquer d'autres traits phénotypiques tels que la croissance par l'effet du niveau de stress maternel. De part nos résultats, le comportement, comme attendu est variable selon les individus, mais n'a pas de relation avec l'axe physiologique chez les faons âgés de moins de 25 jours, contrairement aux adultes. Il ne semble donc pas y avoir de coping-style chez les faons âgés de moins de 25 jours ce qui suggère qu'il existe bien une phase de mise en place et de développement de l'axe physiologique et comportementale chez les jeunes faons. Toutefois, ces tendances pourraient être accentuées par de plus grands effectifs. Au travers de cette étude, nous avons pu mettre en évidence l'effet du stress maternel sur la progéniture et notamment sur des traits pouvant affecter sa survie. De cette manière, le stress maternel intervient dans la dynamique des populations en pouvant avoir un effet sur le succès reproducteur. Ainsi, le niveau de stress maternel pourrait engendrer une contrainte, ne permettant pas aux femelles qui sont fortement stressées de se reproduire, ou si c'est le cas, donner des jeunes en moins bonne condition physique qui eux seront soit prédatés soit en incapacité de rivaliser lors de leur reproduction.

Une piste de recherche pourrait éventuellement prendre en compte l'effet paternel, qui pourrait avoir des effets sur la progéniture, lors de la transmission de gènes au moment de la reproduction. Ainsi en regroupant les informations des différents prélèvements liés à la mère et au père, en établissant un pedigree, on pourrait être potentiellement capables de quantifier la part du niveau de stress lié à la mère, celle liée au père et évaluer l'impact du niveau de stress des parents sur leur succès de reproduction.

Bibliographie :

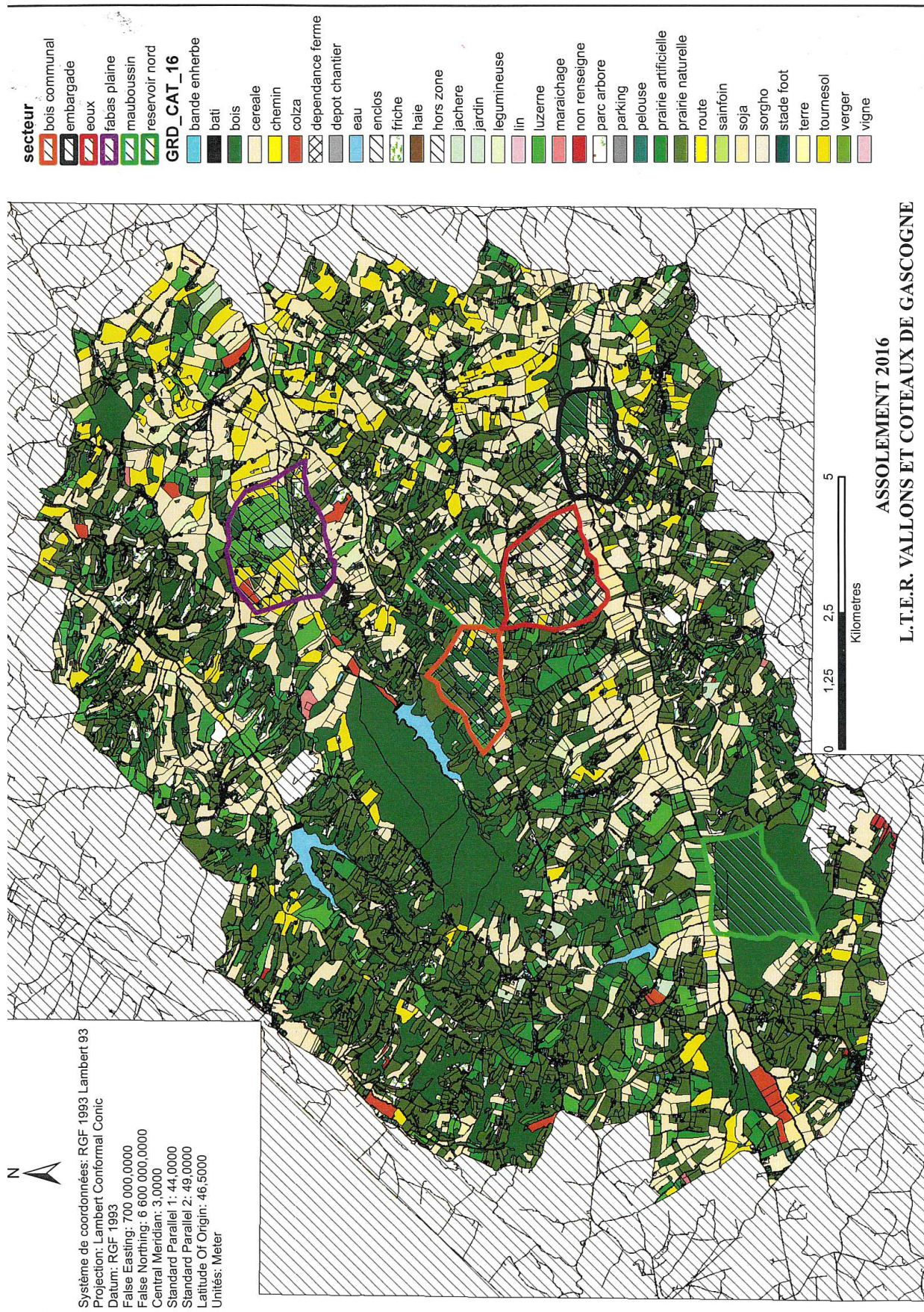
- Abbas, F. 2011. Variabilité spatiale de la composition du régime alimentaire des chevreuils et conséquences sur les flux de nutriments dans un paysage agricole hétérogène. Doctorat, Université Paul Sabatier de Toulouse, 154 p.
- Albon, S.D, Langvatn, R. 1992. Plant Phenology and the Benefits of Migration in a Temperate Ungulate. *Oikos*, vol. 65, pp. 502-513.
- Andersen, R., Duncan, P., Linnell J.D.C. The European Roe Deer : The Biology of Success. Edited by Andersen, R., Duncan, P., Linnell J.D.C, Oslo : Scandinavian University Press, 1998, 376 p.
- Aulagnier, S., Haffner, P., Mitchell-Jones, A.J., Moutou, F., Zima, J., Chevallier, J., Norwood, J., Vallera Simo, J. Mammifères d'Europe, d'Afrique du Nord et du Moyen-Orient, 2016, Delachaux et Niestlé SA, Paris, 271p.
- Barton. K. 2018. Multi-Model Inference. Package, version 1.40.4
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S., Bojesen Christensen R.H., Singmann, H., Dai, B., Scheipl, F., Grothendieck, G., Green, P. 2018. Linear Mixed-Effects Models using 'Eigen' and S4. Package, version 1.-17.
- Bernardo, J. 1996. Maternal Effects in Animal Ecology. *Amer. Zool.*, vol. 36, pp. 83-105.
- Bian, J.H., Du, S.Y., Wu, Y., Cao, Y.F., Nie, X.H., He, H., You., Z.B. 2015. Maternal effects and population regulation: maternal density- induced reproduction suppression impairs offspring capacity in response to immediate environment in root voles *Microtus oeconomus*. *Journal of Animal Ecology*, vol. 84, pp. 326–336.
- Boonstra, R. 2005. Equipped for life: the adaptive role of the stress axis in male mammals. *Journal of Mammalogy*, vol. 86 (2), pp. 236-247.
- Bonier, F., Martin, P.R., Moore, I.T., Wingfield, J.C. 2009. Do baseline glucocorticoids predict fitness ? *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 24, pp. 634 - 642.
- Bonnot, N., Morellet, N., Verheyden, H., Cargnelutti, B., Lourtet, B., Klein, F., Hewison, A. M. 2013. Habitat use under predation risk: hunting, roads and human dwellings influence the spatial behaviour of roe deer. *European Journal of Wildlife Research*, vol. 59 (2), pp. 185-193.
- Burnham K.P., Anderson D. R., 2002. Model Selection and Multi-Model Inference - A Practical Information-Theoretic Approach. Springer, New York.
- Burnham K.P., Anderson D.R., et Huyvaert P., K 2010. AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*.
- Côté, S.D., Festa-Bianchet, M. 2001. Birthdate, mass and survival in mountain goat kids: effects of maternal characteristics and forage quality. *Oecologia*, vol. 127, pp. 230–238.

- Danilkin A., Hewison A. J., 1996. Behavioural ecology of Siberian and European roe deer. Chapman et Hall, London, 227 p.
- Dehnhard, M., Clauss, M., Lechner-Doll, M., Meyer, H. H. D., Palme, R. 2001. Noninvasive monitoring of adrenocortical activity in roe deer (*Capreolus capreolus*) by measurement of fecal cortisol metabolites. General and Comparative Endocrinology, vol. 123(1), pp. 111-120.
- Dantzer, B., Newman, A.E.M., Boonstra, R., Palme, R., Boutin, S., Humphries, M.M., McAdam, A.G. 2013. Density Triggers Maternal Hormones That Increase Adaptive Offspring Growth in a Wild Mammal. Science, vol. 340, pp. 1215 -1217.
- Fayard, A., Saint-Girons, M.C., Duguy, R. Atlas des mammifères sauvages de France, 1984, SFEPM (Société française pour l'étude et la protection des mammifères), MNHN, Paris, 299 p.
- Festa-Bianchet, M. 1988. Seasonal range selection in bighorn sheep: conflicts between forage quality, forage quantity, and predator avoidance. Oecologia, vol., 75, pp. 580–586.
- Festa-Bianchet, M., Jorgenson, J.T., Réale, D. 2000. Early development, adult mass, and reproductive success in bighorn sheep. Behavioral Ecology, vol. 11, pp. 633-639.
- Gasparini, J. 2004 Rôle des effets maternels dans l'écologie des interactions hôte-parasite: Etude de la mise en place des défenses immunitaires chez un oiseau de mer colonial, la mouette tridactyle, *Rissa tridactyla*. Doctorat, Université de Paris 6, Paris, pp. 1-19.
- Groothuis, T.G.G., Schwabl, H. 2008. Hormone mediated maternal effects in birds : mechanisms matter but what do we know of them? Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, vol. 363, pp. 1647-1661.
- Hamel, S., Côté, S.D., Gaillard, J.M., Festa-Bianchet, M. 2009. Individual variation in reproductive costs of reproduction, high-quality females always do better. Journal of Animal Ecology, vol. 78, pp. 143-151.
- Hau, M., Casagrande, S., Ouyang, J.Q., Baugh, A.T. 2016. Glucocorticoid-Mediated Phenotypes in Vertebrates: Multilevel Variation and Evolution. Advances in the Study of Behavior, vol. 48, 75p.
- Hewison, A.J.M., Vincent, J.P., Angibault, J.M., Delorme, J., Van Laere, G., Gaillard J.M. 1999. Tests of estimation of age from tooth wear on roe deer of known age: variation within and among populations. Can.J.Zool, vol. 77, pp. 58–67.
- 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, vol 32, pp. 1062–1070.
- Koolhaas, J.M., Korte, S.M., De Boer, S.F., Van Der Vegt, B.J., Van Reenen, C.G., Hopster, H., De Jong, I.C., Ruis, M.A.W., Blokhuis, H.J. 1999. Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. Neuroscience and biobehavioral reviews, vol. 23, pp. 925–935.
- Linnell, J.D.C., Andersen, R. 1998. Timing and synchrony of birth in a hider species, the roe deer *Capreolus capreolus*. Journal of Zoology, vol. 244 pp. 497-504

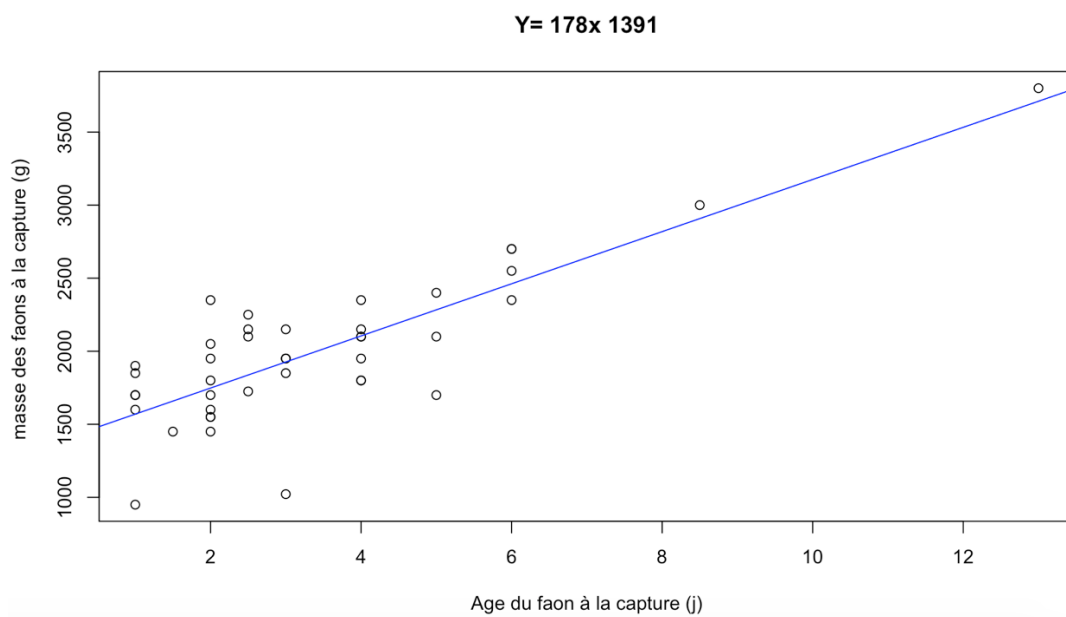
- Love, O.P., McGowan, P.O., Sheriff, M.J. 2013. Maternal adversity and ecological stressors in natural populations: the role of stress axis programming in individuals, with implications for populations and communities. *Functional Ecology*, vol. 27, pp. 81–92.
- Martin, J. G., Nussey, D. H., Wilson, A. J., & Reale, D. 2011. Measuring individual differences in reaction norms in field and experimental studies: a power analysis of random regression models. *Methods in Ecology and Evolution*, vol. 2(4), pp. 362–374.
- Mazerolle, M.J. 2017. Model Selection and Multimodel Inference Based on (Q)AIC(c). Package, version 1.2-1.
- Meaney, M., Szyf, M., Seckl, J.R. 2007. Epigenetic mechanisms of perinatal programming of hypothalamic-pituitary-adrenal function and health. *Trends in Molecular Medicine*, vol.13, pp. 269–277.
- Monestier, C., Morellet, N., Gaillard, J.M., Cargnelutti, B., Vanpé, C., Hewison, A.J.M. 2015. Is a proactive mum a good mum? A mother's coping style influences early fawn survival in roe deer. *Behavioral Ecology*, vol. 26(5), pp. 1395–1403.
- Monestier, C. 2016. Inter-individual heterogeneity of demographic performance and personality in roe deer. Doctorat, Université de Paul Sabatier de Toulouse, 445 p.
- Möstl, E., Palme, R. 2002. Hormones as indicators of stress. *Domestic Animal Endocrinology*, vol. 23, pp. 67–74.
- Mousseau, T. A., Fox, C. W. 1998. Maternal effects as adaptations. *Oxford University Press. Tree*, vol. 13, pp. 403–407.
- Ouyang, J. Q., Hau, M., Bonier, F. 2011. Within seasons and among years : when are corticosterone levels repeatable ? *Hormones and Behavior*, vol. 60, pp. 559–564.
- Page, M.J., Hill, A.P., Kavanagh, O., Jones, S. .2018. Multidimensional perfectionism and cortisol stress response in non-clinical populations: A systematic review and evaluation. *Personality and Individual Differences*, vol. 124, pp. 16–24.
- Palme, R., Touma, C., Arias, N., Dominchin, M.F., Lepschy, M. 2013. Steroid extraction: Get the best out of faecal samples. *Wiener Tierärztliche Monatsschrift*. vol.100, pp. 238–46.
- Pellerin, M. 2005. Utilisation et sélection de l'habitat chez le chevreuil à différentes échelles spatio-temporelles. Doctorat, Université de Poitiers, France, 290 p.
- Pickering, A. D.1981. Introduction: The concept of biological stress. *Stress and Fish* (A. D. Pickering Ed), Academic Press, New York, pp. 1–9.
- Redfern, J. 2016. Effects of maternal stress and cortisol treatment on offspring anxiety behavior and stress responses in zebrafish (*Danio rerio*) and largemouth bass (*Micropterus salmoides*). Doctorat, Université d'Ottawa, Canada, 184 p.

- Romero, L. M. 2004. Physiological stress in ecology: lessons from biomedical research. *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 19, pp. 249-255.
- Romero, L.M. et Wingfield J.C. 2015. Tempests, poxes, predators, and people : stress in wild animals and how they cope. Oxford University Press. *Behavioral Neuroendocrinology*. 165 p.
- Schreck, C. B., Contreras-Sánchez, W., Fitzpatrick, M.S. 2001. Effects of stress on fish reproduction, gamete quality, and progeny. *Aquaculture*, vol. 197, pp. 3-24.
- Sheriff, M.J., Krebs, C.J., Boonstra, R. 2010. The ghosts of predators past: population cycles and the role of maternal effects under fluctuating predation risk. *Ecology*, vol. 91, pp. 2983–2994.
- Sheriff, M.J., Dantzer, B., Delehanty, B., Palme, R., Boonstra, R. 2011. Measuring stress in wildlife: techniques for quantifying glucocorticoids. *Oecologia* 2011, vol. 166, pp. 869–887.
- Sheriff, M.J., Love, O.P. 2013. Determining the adaptive potential of maternal stress. *Ecology Letters*, vol. 16, pp. 271–280.
- Sheriff, M.J. 2015. The adaptive potential of maternal stress exposure in regulating population dynamics. *Journal of Animal Ecology*, vol. 84, pp. 323-325.
- Shi, A., Bell, A., Johnson, J.C. 2004. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology and Evolution*, vol.19, pp. 372-379.
- Silva, P.I.M., Martins, C.I.M., Engrola, S., Marino, G., Øverli, Ø., Conceição, L.E.C.. 2010. Individual differences in cortisol levels and behaviour of Senegalese sole (*Solea senegalensis*) juveniles: Evidence for coping styles. *Applied Animal Behaviour Science*, vol. 124, pp. 75-81.
- Sodhi, N.S, Ehrlich, P.R. 2010. *Conservation Biology for All*. Oxford university press, Royaume-Uni, pp. 73-126.
- Sapolsky, R. M., Krey, L. C., McEwen, B. S. 1983. The adrenocorticol stress-response in the aged male rat: impairment of recovery from stress. *Experimental gerontology*, vol. 18, pp. 55-64.
- Schoenemann, K. L., Bonier, F. 2018. Repeatability of glucocorticoid hormones in vertebrates: a meta-analysis. *PeerJ*, vol. 6, p 20.
- Stoffel, M.A., Nakagawa, S., Scheielzeth, H. 2017. rptR: repeatability estimation and variance decomposition by generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution*, vol. 8, pp. 1639-1644.
- Taff, C. C., Schoenle, L. A., Vitousek, M. N. 2018. The repeatability of glucocorticoids: A review and meta-analysis. *General and comparative endocrinology*, vol. 260, pp. 136-145.
- Trevisi, E., Giuseppe, B. 2009. Some physiological and biochemical methods for acute and chronic stress evaluation in dairy cows. *Italian Journal of Animal Science*, vol. 8, pp. 265-286.
- Wingfield, J. C. 2015. Coping with change: a framework for environmental signals and how neuroendocrine pathways might respond. *Frontiers in Neuroendocrinology*, vol. 37, pp. 89-96.

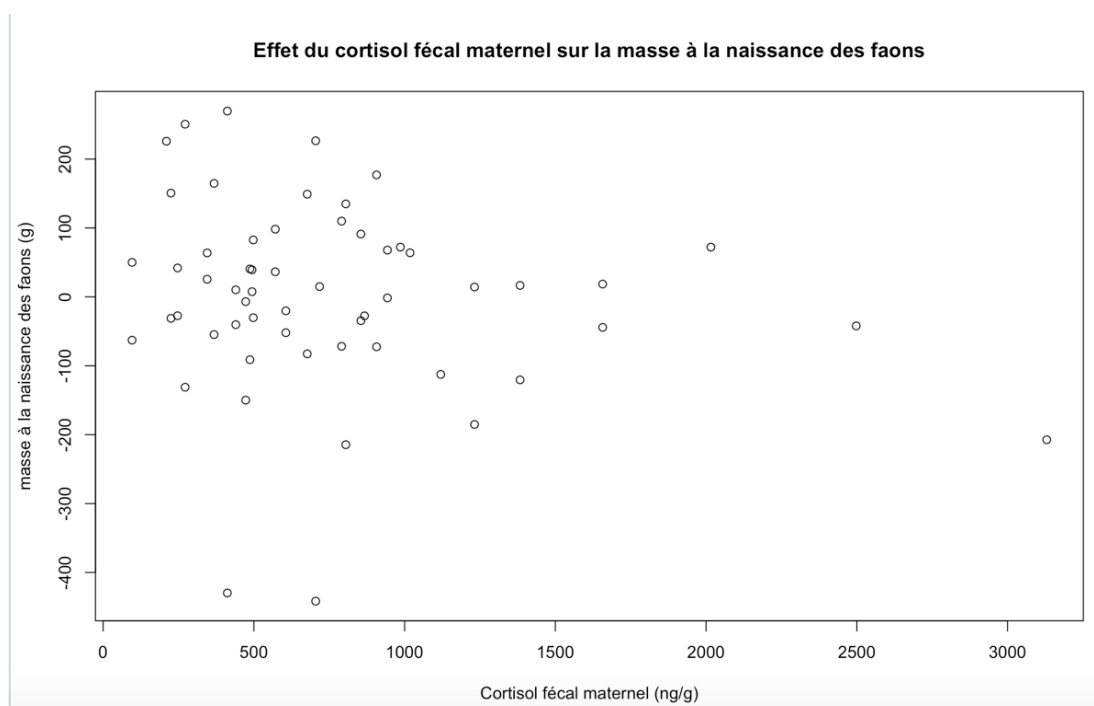
Annexes :



Annexe 1 : Cartographie du site d'étude



Annexe 2 : Représentation graphique de la masse (en grammes) des faons à la 1ère capture en fonction de son âge (en jour) pour N = 41. La masse à la naissance a été estimée en soustrayant le poids de la capture par 178.50 puis multiplié par l'âge à la capture.



Annexe 3 : Représentation graphique de la masse des faons à la naissance (en grammes) des faons à en fonction du cortisol fécal maternel (en nano-grammes par gramme) pour N = 57. La masse à la naissance a été estimée en soustrayant le poids de la capture par 178.50 puis multiplié par l'âge à la capture.

Résumé :

La faune sauvage est grandement impactée par la modification des habitats qui génèrent une source de stress majeure. Les individus ont ainsi développés des stratégies leur permettant de se maintenir dans les écosystèmes. La réponse de stress est un des mécanismes permettant cette adaptation. Cependant cette réaction peut avoir des effets considérables sur les organismes. Il est donc primordial de comprendre les effets à long terme du stress, pouvant ainsi nous permettre de mieux comprendre et prédire la dynamique des populations. Dans cette étude, nous avons étudié les effets du niveau maternel de stress sur les réponses morphologiques, physiologiques et comportementales des faons de chevreuil (*Capreolus capreolus*). Des modèles linéaires à effets mixtes, des corrélations non paramétriques ainsi que des tests de répétabilité ont été utilisés pour analyser des données de cortisol fécal et salivaire ainsi que des données comportementales. Nos prédictions étaient que le niveau de stress maternel aurait un effet sur les trajectoires d'histoire de vie précoces chez les faons. Nous avons trouvé un effet des traits phénotypiques maternels notamment sur la croissance et la date de mise bas. Cependant, nous n'avons pas mis en évidence de variabilité inter-individuelle constante sur le plan comportemental et physiologique face à une situation stressante. Au regard de nos résultats, il n'y aurait pas de coping-style mis en place chez les faons âgés de moins de 25 jours qui seraient toujours en phase de développement.

Mots clés : Chevreuil, cortisol, stress, effet maternel, coping-style, physiologie, comportement.

Abstract :

Wildlife is widely impacted by the modification of habitats that generate a major source of stress. Individuals have therefore developed strategies to maintain into their ecosystems. Stress response is one of the mechanisms allowing for adaptation. However, this response can have considerable effects on organisms. It is therefore important to understand long-term effects of stress, which can help us to better understand and predict population dynamics. In this study, we studied the effects of maternal stress level on the morphological, physiological and behavioural responses of deer fawns (*Capreolus capreolus*). Linear mixed effects models, nonparametric correlations and repeatability tests were used to analysed faecal and salivary cortisol data in addition to behavioural data. Our predictions were that the level of maternal stress would have an effect on early life history trajectories in fawns. We found an effect of maternal phenotypic traits including growth and date of birth. However, we did not demonstrate any consistent behavioral and physiological between-individual variability to face a stressful situation. In light of our results, there might be no coping-style set up in fawns less than 25 days old, who would still be in the development phase.

Keywords : Roe deer, cortisol, stress, maternal effect, coping-style, physiology, behavior.