

**INRA**

Institut National de la Recherche Agronomique

Comportement de fuite chez le chevreuil (*Capreolus capreolus*)  
en milieu naturel, quelles différences entre mâles et femelles  
en fonction du risque de prédation ?



© J-c Vuilleumier

Stage réalisé dans le cadre du module Initiation  
à la Recherche - Master BEE (Biodiversité,  
Ecologie, Evolution) – 26 mars au 4 mai 2018



**UNIVERSITÉ  
TOULOUSE III**  
**PAUL SABATIER** Université  
de Toulouse

Réalisé par **Manon Tureau**

Encadrée par **Lucie Debeffe**

Au sein du laboratoire de

**Comportement et**

**Ecologie de la Faune Sauvage**

(C.E.F.S.) à l'Institut National de la  
Recherche Agronomique (I.N.R.A.)

## Remerciements

*Tout d'abord je remercie l'ensemble du laboratoire du C.E.F.S. pour son accueil et les connaissances apportées par chacun, ainsi que sa convivialité.*

*Je tiens à remercier en particulier Madame Debeffe Lucie, mon encadrante, pour m'avoir accompagnée tout au long de ce stage et m'avoir transmis avec pédagogie ses connaissances du milieu de la recherche afin de me faire progresser dans ce domaine.*

*Merci également aux autres stagiaires du laboratoire, Hollain Marine, Rigolot Charlotte, Benoît Laura et Malagnino Alexis pour avoir répondu à mes questions et contribué à l'avancement de mes analyses et de mon rapport.*

*Je remercie Couriot Ophélie pour ses objections apportées à l'écriture de mon rapport et pour son aide à la préparation de mon oral.*

*Pour finir, je remercie Messieurs Cargnuletti Bruno et Chaval Yannick pour avoir partagé leur expérience du terrain lors des observations en milieu naturel.*

# Table des matières

1.	Introduction.....	2
2.	Matériel et méthodes.....	5
2.1.	Le site d'étude .....	5
2.2.	Captures et récolte de données .....	6
2.3.	Mesure des distances et variables récoltées.....	7
2.4.	Analyse de données.....	9
3.	Résultats .....	10
3.1.	Sélection des meilleurs modèles .....	11
3.2.	Distance de fuite.....	11
3.3.	Distance de tolérance .....	12
3.4.	Distance de détection.....	13
4.	Discussion .....	15
4.1.	Facteur taille de groupe.....	16
4.2.	Facteur lié au risque .....	16
4.3.	Facteurs phénotypiques .....	17
4.4.	Conclusion .....	18
5.	Bibliographie.....	19
6.	Annexes .....	21

## Résumé

Le budget temps global contraint les animaux à faire des compromis dans leurs différentes activités. Un des compromis majeur des proies est d'allouer ce temps entre l'acquisition des ressources et l'évitement du risque de prédation. Différentes distances indexant le comportement de fuite peuvent être calculées, permettant d'évaluer les comportements individuels : les distances de tolérance, de fuite, et de détection. Les effets du sexe et de la saison ont été démontrés pour le chevreuil (*Capreolus capreolus*), à partir de données issues du milieu naturel (N = 242 distances de fuite). Chez cette espèce, le risque de prédation est contrasté par la saison de chasse, en automne, rendant les animaux plus alertes, et ainsi les distances modifiées. De plus, les différences de stratégies de reproduction entre mâles et femelles vont induire des comportements de fuite différents. Les mâles favoriseraient l'acquisition de ressources, alors que les femelles privilégieraient leur survie et celle de leurs jeunes, qui représentent un fort investissement dans la reproduction. Les femelles vont alors être plus alertes et fuir plus vite afin de protéger cet investissement, notamment en automne, période au risque accru. Ces effets montrent ainsi des adaptations comportementales selon des facteurs sociaux, environnementaux, et phénotypiques.

Mots clefs : Compromis risque/acquisition de ressources, chevreuil, distances de fuite, perturbation, investissement reproducteur

## Abstract

Global time budget implies some trade-off between different activities. A major trade-off for preys is to allocate this time between foraging and risk predation avoidance. Different distances indexing flight behaviors can be calculated, allowing to assess individual behaviors: assessment, flight and detection distances. Effects of sex and season were demonstrated in roe deer (*Capreolus capreolus*) using data collected in natural environment (N = 242 flight distances). In this species, predation risk is contrasted by the hunting season, in autumn, leading to more alert animals, and thus, modified distances. Moreover, differences in reproductive strategies between males and females can induce different flight behaviors. Indeed, males would favor foraging, while females would promote their survival and the one of their offspring, which represents a strong reproductive investment. Then, females will be more alert and flee faster to protect this investment, especially in autumn, period of increased risk. Thereby, these effects bring out behavioral adaptations according to social, environmental and phenotypic factors.

Key words: Risk/foraging trade-off, roe deer, flight distances, disturbance, reproductive investment

## 1. Introduction

Le temps est un facteur limitant dans la vie d'un animal. Les individus doivent donc répartir leur temps disponible selon diverses activités nécessaires au maintien de la vie, telles que l'alimentation, et la reproduction. Il leur faut donc effectuer un compromis (trade-off) entre ces activités. Les stratégies adoptées qui en découlent diffèrent selon les espèces, voire même selon les individus et ceux qui auront adopté la meilleure stratégie augmenteront alors leur valeur sélective (Steiner and Pfeiffer, 2007).

Chez les espèces-proies, un des compromis majeurs se situe entre l'évitement du risque de prédation et l'acquisition de ressources de bonne qualité. Pour y faire face et éviter des coûts d'attrition (Creel et al., 2014) ou de mortalité, les animaux doivent adapter leur comportement (Lima and Dill, 1990; Stankowich and Blumstein, 2005).

La perception du risque par l'individu (Lima and Dill, 1990; Stankowich and Blumstein, 2005) est dépendante de plusieurs facteurs tels que la distance à des refuges ou à des infrastructures anthropiques et/ou l'ouverture du paysage (Stankowich, 2008). Ces facteurs peuvent d'ailleurs agir en interaction (Frid, 1997). Cela donne lieu à des réactions différentes des individus (Brown et al., 1999) selon si le lieu où il se trouve est « à risque » ou non. Ce concept est appelé paysage de la peur et influencera fortement les comportements de vigilance et les décisions de fuite des proies (Laundré et al., 2001).

Une des stratégies employées par de nombreuses proies est de fragmenter le temps passé à s'alimenter par des séquences de vigilance (Fortin et al., 2004). Cela se traduit par le redressement de la tête de l'animal suivi d'un balayage du paysage, ainsi qu'une certaine raideur du corps, le rendant prêt à s'enfuir en cas d'attaque. Ce comportement permet de détecter un éventuel prédateur, et de conduire à une fuite efficace en cas d'attaque. La décision de la fuite sera prise quand le coût de rester en termes de risque sera égal au coût de fuir en termes de perte d'opportunités d'alimentation (Blumstein, 2003). Le comportement de fuite est couramment évalué par différentes distances lors de la fuite. La distance de vigilance est la distance à laquelle l'animal est capable de détecter la menace. La distance de détection est l'estimation du temps que l'animal met à détecter une menace (Bonnot et al., 2017). La distance de tolérance est celle entre laquelle l'animal détecte la menace et celle où il prend la décision de fuir. C'est le moment où il évalue les coûts en termes de partir ou de rester. Puis, la distance de fuite ( ou « flight initiation distance », FID en anglais) est celle à laquelle il estime que le risque de rester est devenu trop élevé (Stankowich, 2008). Ces distances peuvent également servir d'indices pour mesurer le degré de peur chez les animaux et du dérangement causé par la présence humaine (Ciuti et al., 2008).

Cependant, les stratégies de vigilance et de fuite peuvent altérer l'efficacité de l'alimentation et donc représenter un coût important dans le budget temps global (Fortin et al., 2004). Le terme compromis est alors utilisé puisqu'il s'agit de répartir le temps de manière judicieuse entre ces deux activités (i.e. vigilance/fuite et alimentation), cela affectant leur valeur sélective individuelle (Lima, 1998; Steiner and Pfeiffer, 2007).

Il a été montré que l'homme est perçu comme un risque de prédation, surtout lorsqu'il se déplace à pied (Papouchis et al., 2001; Stankowich, 2008). Les fortes modifications anthropiques observées depuis quelques décennies peuvent donc également contribuer à modifier le comportement des individus (Stankowich, 2008). Notamment, les paysages sont de plus en plus urbanisés avec de plus en plus d'infrastructures humaines. De plus, de nombreuses activités affectant la faune sauvage s'y déroulent tels que la chasse et les activités de loisirs comme la randonnée et le cyclisme par exemple (Benhaiem et al., 2008; Papouchis et al., 2001). Les effets de ces différents facteurs environnementaux sur les comportements de fuite ont été démontrés pour de multiples espèces d'ongulés dans la méta-analyse de Stankowich (2008).

De nombreuses études ont été réalisées sur le budget allocation alimentation-vigilance et les comportements de fuite. Elles ont démontré l'influence de nombreux facteurs phénotypiques ou sociaux pouvant entraîner des variations : le sexe, la classe d'âge, le statut reproducteur et la taille de groupe par exemple (Li et al., 2012; Reborada and Fernandez Gustavo, 2010; Recarte et al., 1998; Rieucou and Martin, 2008; Stankowich, 2008). Par exemple, une augmentation de la taille de groupe chez le nandou d'Amérique (*Rhea americana*), permettrait aux individus de diminuer leur vigilance individuelle et donc de consacrer plus de temps à la recherche de nourriture.

Ici, l'intérêt est porté sur les différences de comportements de fuite entre mâles et femelles à deux périodes au niveau de risque contrasté, le printemps (absence de chasse) et l'automne (période de chasse), chez le chevreuil (*Capreolus capreolus*), en milieu naturel.

Dans un premier temps, l'automne correspond à la période de la chasse et représente donc un changement marqué du paysage de la peur, avec une augmentation du risque. Chez le chevreuil, il a été montré que les deux sexes sont alors plus vigilants pendant cette période (Benhaiem et al., 2008). Dans le cadre de l'étude des comportements de fuite, il est supposé que les deux sexes prennent la décision de fuir plus rapidement durant cette période, en réponse à ce risque accru. Ainsi, les distances de fuite sont prédites plus longues en automne qu'au printemps et les distances de détection et de tolérance plus courtes, et ce pour les deux sexes.

Deuxièmement, les deux sexes ont des stratégies très différentes quant à l'allocation du temps et des ressources aux différentes activités (Ciuti et al., 2008; Pelletier et al., 2006), amenant à une utilisation différente de l'espace et du temps entre mâles et femelles (Bowyer, 2004). Les femelles bien qu'ayant un besoin en ressources important pour la reproduction (gestation et lactation), favorisent la prudence afin de protéger leur investissement maternel (Stankowich, 2008). Par exemple, chez le daim (*Dama dama*), les femelles fuient plus souvent que les mâles lorsqu'elles ont détecté une menace (Recarte et al., 1998). Les mâles en revanche n'ont pas cette charge et investissent plutôt dans l'acquisition des ressources, la défense de territoire et l'attraction des femelles lors du rut, ceci dans le but de maximiser leur accès à la reproduction. Chez les gazelles de Przewalski, les mâles hésitent longtemps avant de prendre la fuite lors de la survenue d'une menace car cela représente l'abandon de leur territoire (Li et al., 2012; Pelletier et al., 2006). C'est lors de l'automne que les femelles reproductrices sont suivies de leur(s) jeune(s) de l'année. Ainsi, elles sont donc d'autant plus alertes à cette période. C'est le cas chez le mouflon du Canada (Rieucou and Martin., 2008), où les femelles reproductrices sont plus vigilantes. Ainsi, dans le cadre de cette étude sur le chevreuil, et sous l'hypothèse d'une gestion différente du compromis entre risque et acquisition des ressources entre les sexes, il est supposé que les femelles fuient plus vite que les mâles, afin de favoriser leur survie et celle de leur jeune. De plus, en automne, cette différence devrait être encore plus marquée, car les femelles sont accompagnées de leur jeune de l'année, et que les deux sexes ne répondent pas de la même manière au risque accru en raison de la chasse. Les distances de tolérance et de détection sont alors prédites plus courtes pour les femelles que pour les mâles, et les distances de fuite plus longues pour les femelles, et ce d'autant plus en automne.

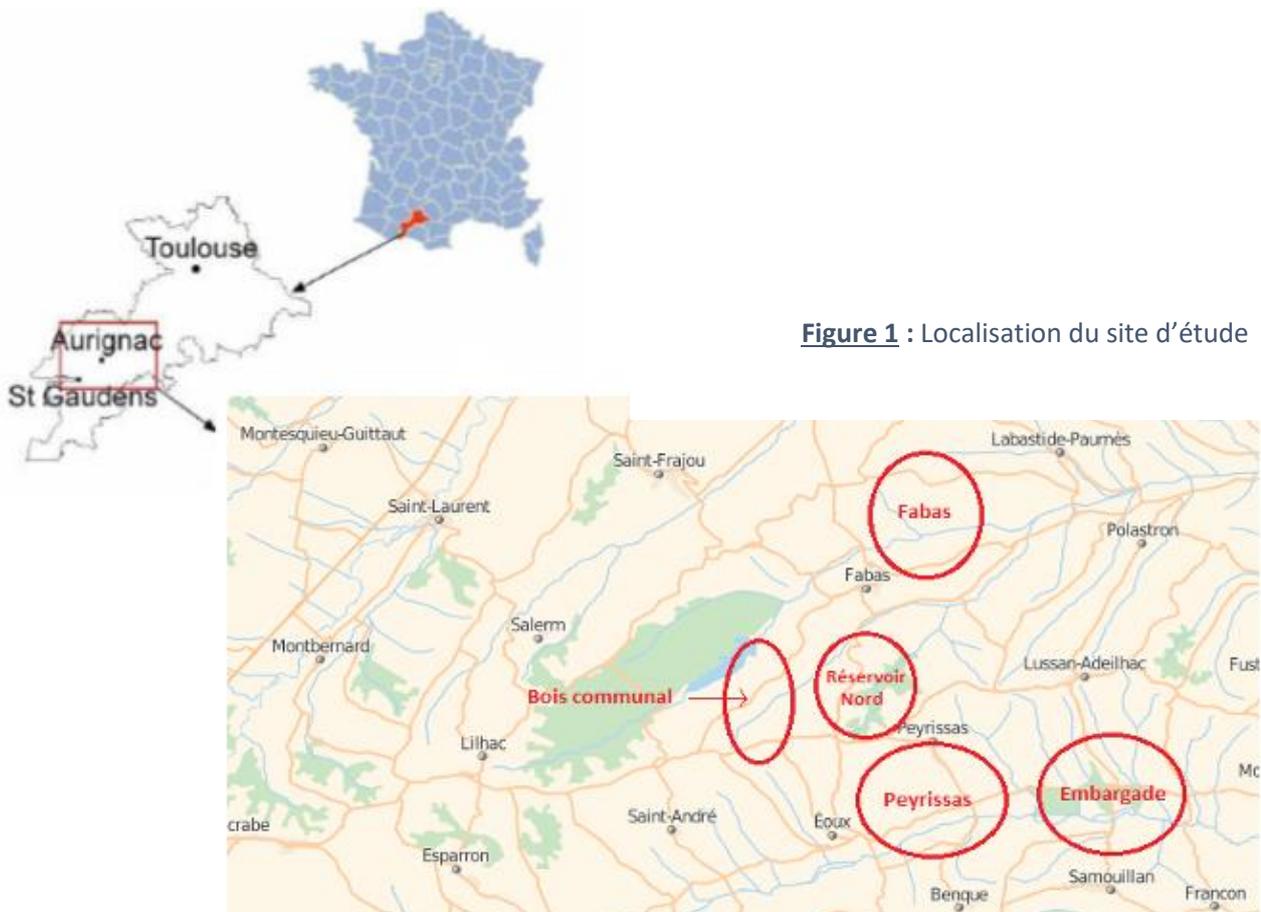
Pour finir, le type de groupe dans lequel se trouve l'animal peut influencer sur son comportement de fuite. Il est supposé qu'un individu seul ne bénéficiant pas de l'effet taille de groupe (permettant de diminuer sa vigilance individuelle et d'augmenter le temps passé à s'alimenter (Reboreda and Fernandez, 2010)), détecterait donc la menace et fuirait plus tardivement. Un groupe, même sans jeune devrait alors déjà être plus vigilant, de par l'effet de la taille de groupe, et devrait fuir plus vite qu'un individu seul. Puis si un jeune est présent dans le groupe, la mère devrait être très attentive à une éventuelle menace, et réagir vite. Elle déclencherait alors une fuite générale du groupe, de manière plus précoce qu'un groupe sans jeune. Ainsi, les distances de détection et de tolérance sont prédites plus courtes (et les distances de fuite plus longues) pour les groupes incluant un jeune que les groupes sans jeune, puis plus courtes (plus longues pour les distances de fuite) pour les groupes (avec ou sans jeune) que pour les individus seuls.

## 2. Matériel et méthodes

Le modèle utilisé pour cette étude est le chevreuil. Il s'agit de l'ongulé sauvage le plus représenté en France. Comme cette espèce ne présente pas de fort dimorphisme sexuel (Andersen et al., 1998), cela ne sera donc pas une cause de variation du comportement à prendre en compte dans cette étude. Les comportements de fuite seront étudiés à travers des mesures de distance récoltées sur le terrain. Les analyses statistiques et les modèles sont traités à l'aide du logiciel R Studio.

### 2.1. Le site d'étude

Le site d'étude se situe au Sud-Ouest de Toulouse (France), dans le canton d'Aurignac. Cette zone est très hétérogène en termes d'ouverture du milieu, avec 6 sites de capture répartis sur trois secteurs étant fermés (forêts), ouverts (prairies ou cultures) ou mixtes (Figure 1). Il s'agit également d'un milieu très anthropisé, présentant de nombreuses habitations et cultures. Un réseau de routes dense reliant ces infrastructures contribue également à la fragmentation de l'habitat. De plus, une importante pratique de la chasse en battue ayant lieu en automne/hiver ajoute une perturbation et un risque de prédation supplémentaires.



**Figure 1** : Localisation du site d'étude

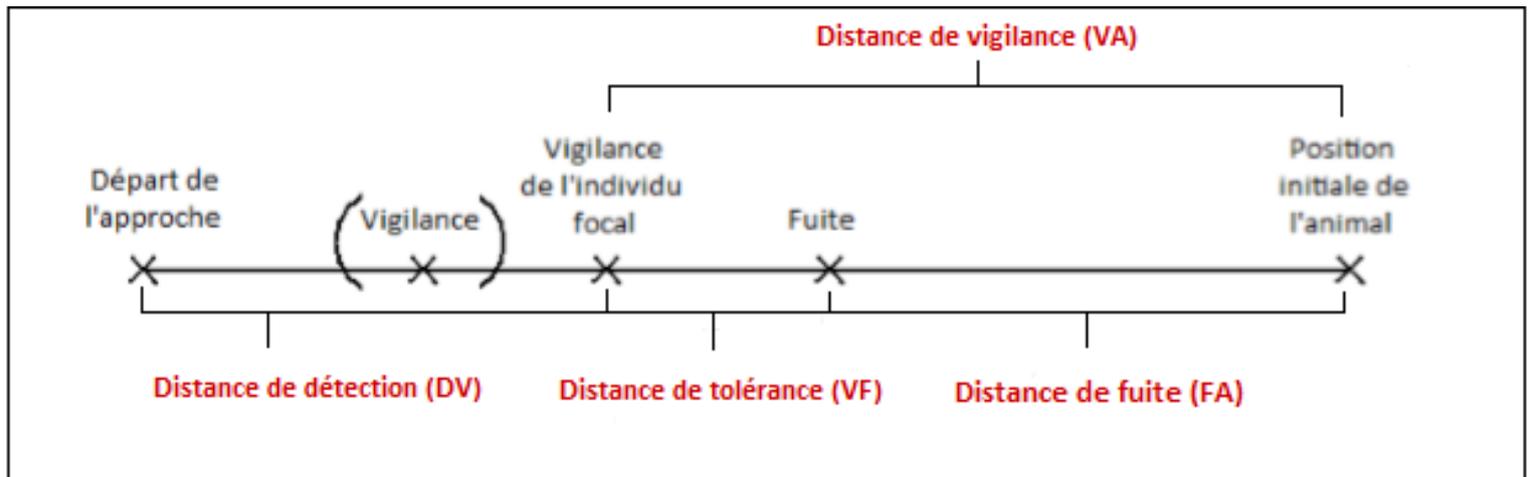
## 2.2. [Captures et récolte de données](#)

Afin de réaliser des observations sur des individus connus, des captures par rabattage ont eu lieu sur ces différents sites chaque hiver. Les individus capturés sont sexés, âgés, et des prélèvements sont effectués. Ils sont ensuite marqués par deux bagues, une à chaque oreille, puis équipés d'un collier émetteur avec des couleurs (sur le collier et la batterie) qui seront spécifiques à l'individu, permettant de le reconnaître à l'œil nu ou aux jumelles. Puis les individus sont relâchés sur place.

Depuis 2010, des données sur les comportements de fuite ont été récoltées sur des périodes de 8 semaines, au printemps (en mars et avril), et en automne, uniquement pour les années 2010 et 2011 (en septembre et octobre). Pendant ces périodes de terrain, les observations ont eu lieu à l'aube et au coucher du soleil, moments où les animaux sont les plus actifs et sortent à découvert afin de s'alimenter.

Tout d'abord, les animaux sont localisés par radio-tracking, grâce aux émissions radios de leurs colliers. Une fois localisé, si l'animal est visible et bien placé pour réaliser une « distance de fuite » (FID), un approcheur se dirige alors en ligne droite et à vitesse constante en direction de l'animal focal. Il faut que la topographie et la structure du paysage permettent cette approche tout en s'assurant qu'il n'y ait pas de perte de vue entre l'animal et l'approcheur. Une distance minimale de 150 mètres entre le départ et l'animal doit être respectée. En effet, il a été remarqué sur le terrain que bon nombre d'individus fuyaient à une distance déjà supérieure à 150 mètres, et que ces données pouvaient être biaisées (Blumstein, 2003). La FID a pour but de provoquer une perturbation/risque de prédation envers l'individu, et d'entraîner la fuite. Un observateur regarde l'animal à travers les jumelles afin de noter son comportement et de guider l'approcheur. Des piquets sont déposés par l'approcheur, informé par talkie-walkie par l'observateur, au niveau des points : de départ, de vigilance de l'animal, de fuite et de la position de l'animal au moment de l'initiation de la fuite. Les distances entre chaque point sont mesurées grâce à des jumelles télémètres (avec une précision de 2 mètres), et des fiches d'observations sont remplies (voir l'exemple d'une fiche d'observation, en annexes 1 et 2).

### 2.3. Mesure des distances et variables récoltées



**Figure 2** : Schéma des différentes distances mesurées lors des FID (Flight initiation distance), distance de fuite en français

Les distances mesurées (Figure 2) correspondent à différentes interprétations du comportement de l'animal. La distance de vigilance (VA) correspond à la distance entre la vigilance et l'animal. La distance entre le départ et la vigilance (DV) est la distance de détection. La distance de tolérance (VF) est la distance entre la vigilance et la fuite. Pour finir, la distance de fuite est la distance entre le point de fuite et l'animal (FA).

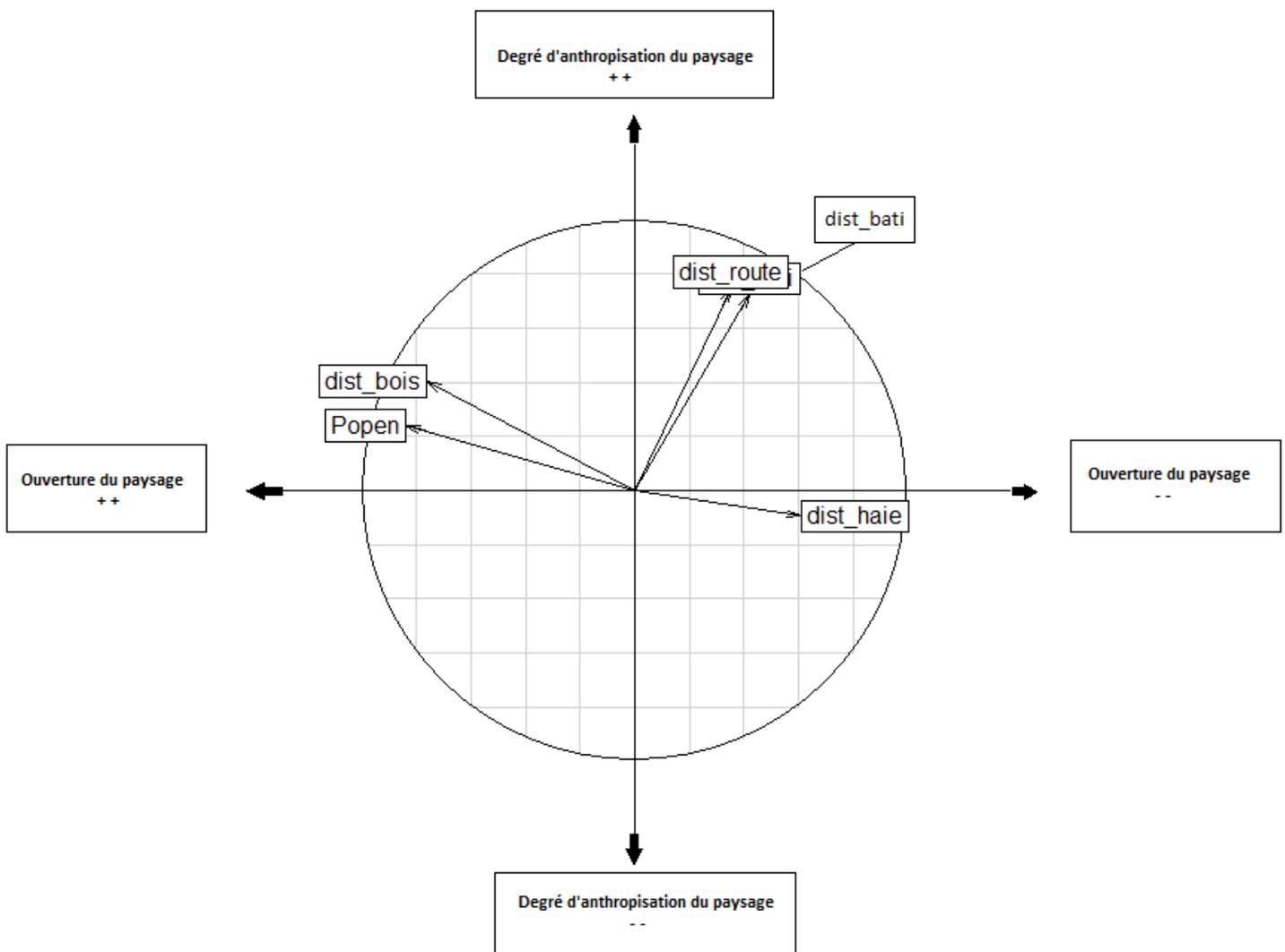
Toutes ces distances ont été transformées en  $\log + 1$  afin d'améliorer leur normalité (voir annexe 3). Les résidus des modèles seront testés a posteriori pour vérifier la robustesse des modèles appliqués.

Les FID réalisées avec le vent dans le dos et le soleil gênant pour la visibilité du chevreuil sont retirées. Il reste donc 242 FID au total, comprenant des observations répétées sur 73 individus différents.

Il a été vu précédemment que les comportements de fuite sont influencés par des variables environnementales (Bonnot et al., 2017), rendant un habitat plus ou moins à risque (notion de paysage de la peur (Laundré et al., 2001)). Pour cela, ces facteurs doivent être pris en compte dans les analyses afin de contrôler leurs effets. La distance de l'animal à un refuge (bois et haie) et aux infrastructures humaines (route et habitation) est calculée, ainsi que les surfaces des différents habitats (prairie, culture, bois, infrastructures humaines) à l'intérieur d'un cercle (appelé buffer) de 150 mètres de rayon autour de la position de l'individu focal avant la fuite.

En premier lieu, la proportion d'habitats ouverts est calculée en divisant la somme des surfaces de milieux ouverts par la surface totale du buffer. Puis une Analyse en Composantes Principales est réalisée sur cette variable, ainsi que sur les distances aux refuges et aux infrastructures humaines. 2 axes sont conservés par la méthode de rupture de pente. L'axe 1 est majoritairement représenté par la distance aux refuges et de l'ouverture du paysage et explique 39% de la variabilité totale. Il correspond à un gradient d'ouverture du paysage. L'axe 2 est représenté par la distance aux infrastructures humaines et explique 26% de la variabilité totale. Il correspond à un gradient d'anthropisation du paysage.

Finalement, 65% de la variabilité totale est expliquée par les deux axes conservés. Ces axes sont extraits comme variables environnementales afin d'être inclus dans les modèles, et appelés PC1 (gradient d'ouverture du paysage) et PC2 (gradient d'anthropisation) (Figure 3) (voir détails de l'ACP en annexes 4 et 5).



**Figure 3** : Représentation des 2 axes de l'ACP, représenté par les variables ouverture du paysage (Popen), distance au bois (dist\_bois), distance à la haie (dist\_haie), distance à la route (dist\_route) et distance aux bâtiments (dist\_bati). PC1 correspond à un gradient d'ouverture du paysage et est représenté par les variables : ouverture du paysage, et distances au bois et à la haie. PC2 correspond à un gradient d'anthropisation et est représenté par les distances à la route et aux bâtiments.

Puis, le type d'habitat (soit prairie soit culture) a également été extrait comme variable environnementale « HabitatFID ». En effet, il a été démontré précédemment que le compromis risques/acquisition diffère en fonction de la qualité du patch de nourriture (Bonnot et al., 2017; Brown, 1999).

Dans une première partie, basée sur les questions d'une modification du comportement de fuite en raison d'un changement du paysage de la peur et d'une différence entre mâles et femelles, les données des deux saisons sont analysées ensemble, afin d'avoir un jeu de données conséquent, et de pouvoir déterminer un effet saison dû à la chasse et d'éventuels autres effets.

Dans un deuxième temps, pour répondre à la question d'une différence de comportement entre les sexes plus marquée en automne, une analyse plus fine est réalisée. Elle est basée uniquement sur les données d'automne (période où le risque est plus élevé et où les femelles sont accompagnées de leur jeune de l'année). Par ailleurs, une nouvelle variable « type de groupe » est créée, à partir de la composition du groupe de l'individu focal, afin de déterminer le rôle de la présence d'un jeune dans un groupe. Cela permettra d'identifier la présence de jeunes dans un groupe, et de créer 3 catégories de groupe : individu seul (N = 12), groupe sans jeune (N = 29) et groupe avec jeune (N = 20).

## 2.4. Analyse de données

Le but étant d'évaluer les effets du sexe et de la saison sur les distances liées aux comportements de fuite chez le chevreuil, des modèles mixtes ont été réalisés (package lmerTest). Les modèles incluent des variables phénotypiques (classe d'âge, sexe) ainsi que les variables taille et type de groupe, tout en contrôlant pour des effets de l'environnement, grâce à l'inclusion des variables environnementales issues de l'ACP et de l'habitat. L'individu est inclus comme effet aléatoire du modèle afin de prendre en compte les réplifications, car les données sont répétées pour chaque individu.

Enfin, une distance pouvant être subjective selon la distance totale de la FID réalisée (Blumstein, 2003), elle doit donc être corrigée par une autre distance de cette même FID. La distance la moins corrélée est la plus adaptée (Tableau 1). La distance DV a été sélectionnée pour corriger les autres, et DV est corrigée par VA.

<b>FA</b>	X			
<b>VA</b>	0.87	X		
<b>VF</b>	0.125	0.5	X	
<b>DV</b>	0.09	0.02	0.084	X
	<b>FA</b>	<b>VA</b>	<b>VF</b>	<b>DV</b>

**Tableau 1** : Tableau de corrélations des distances étudiées : FA = fuite-animal, VA = vigilance-animal, VF = vigilance-fuite, DV = détection vigilance. VA et FA présentent une forte corrélation. Ces corrélations sont calculées par un test de corrélation de Spearman.

La distance VA ne sera pas étudiée par la suite car considérée comme trop redondante avec FA et biologiquement moins pertinente.

La première partie étant portée sur l'analyse des données d'automne et de printemps, l'effet saison sera pris en compte. Comme la deuxième partie ne comporte que les données d'automne, mais avec des données de reproduction disponibles, ce sera le type de groupe (seul, groupe avec ou sans jeune) qui sera inclus à la place de l'effet saison dans les modèles.

Le modèle général utilisé sera :

Modèle = lmer (log\_distance ~ sexe\*saison/type\_groupe + classe d'âge\*sexe + taille\_groupe + PC1\*saison/type\_groupe + PC2\*saison/type\_groupe + PC1\*sexe + PC2\*sexe + habitatFID\*PC1 + habitatFID\*PC2 + log\_distance correctrice + (1 | ani\_etiq), data = tab/tabaut, na.action = "na.fail", REML = FALSE)

Une sélection de modèles est effectuée par la méthode d'AIC (package AICmodavg et MuMIn, fonction dredge). Les modèles avec un  $\Delta AIC$  inférieur à 4 ont été regardés. Puis le modèle avec le plus petit  $\Delta AIC$  est sélectionné (Johnson and Omland, 2004; Symonds and Moussalli, 2011). Ce meilleur modèle correspond au meilleur compromis entre le nombre de variables utilisées dans le modèle et l'explication de la variable dépendante. Les  $r^2$  ont été ensuite calculés (package nlme). Puis les graphiques des valeurs prédites pour chaque effet par les meilleurs modèles sont réalisés avec le package visreg. Pour terminer, les résidus sont analysés afin de vérifier la robustesse des modèles sélectionnés (packages : vegan et car et test de Shapiro-Wilk).

### 3. Résultats

Il est à noter qu'il existe de fortes variabilités individuelles (Recarte et al., 1998), puisque les écarts-types sont parfois égaux ou supérieurs à la distance elle-même.

Saison	Distances	Moyenne (+/- SD)	Minimum	Maximum	Femelles (+/- SD)	Mâles (+/- SD)
Printemps+ Automne	Fuite - animal (fa)	139,5 (+/- 46,8)	45	305	139,5 (+/- 43,5)	139,7 (+/- 53,7)
Taille échantillon : 242	Vigilance - fuite (vf)	23,8 (+/- 26,4)	0	184	22,45 (+/- 24,6)	27 (+/- 30,2)
168 femelles, 74 mâles	Départ - vigilance (dv)	74,3 (+/- 61,5)	5,4	418,23	72,7 (+/- 60,8)	77,93 (+/- 63,4)
Automne seul	Fuite - animal (fa)	145,1 (+/- 41,8)	75	291	144,4 (+/- 35,5)	146,4 (+/- 51,22)
Taille échantillon : 61	Vigilance - fuite (vf)	19,18 (+/- 20,1)	0	74	18,49 (+/- 21)	20,2 (+/- 18,9)
39 femelles, 22 mâles	Départ - vigilance (dv)	72,3 (+/- 60,6)	9,7	340	62,25 (+/- 49,6)	88,6 (+/- 73,4)

**Tableau 2** : Résultats exploratoires des distances de fuite, en mètres, au printemps et en automne et en automne seul. Les moyennes des distances ainsi que les écarts-types, le minimum et le maximum sont présentés. Puis des sous-échantillons « mâles » et « femelles » sont créés, et les moyennes et écarts-type sont présentés.

### 3.1. Sélection des meilleurs modèles

Les sélections des 10 meilleurs modèles pour chaque distance sont présentées en annexe 6, 8, 10 et 12.

Variabes Réponse	Variabes explicatives	Nombre de DDL	Delta AIC	Weight AIC	R2m	R2c
Log (FA + 1)	HabitatFID + Classe d'âge*Sexe + PC1*Sexe + PC2*Sexe + Log_DV + (1   ani_etiq)	12	0	0,11	0,14	0,17
Log (VF + 1)	Classe d'âge + Saison + Taille_groupe + Log_DV + (1   ani_etiq)	7	0	0,169	0,08	0,08
Log (DV + 1)	PC2 + HabitatFID*PC1 + Log_VA + (1   ani_etiq)	13	0	0,014	0,09	0,1
Log (DV + 1) (automne)	PC1 + Sexe + Log_VA + (1   ani_etiq)	6	0	0,276	0,19	0,19

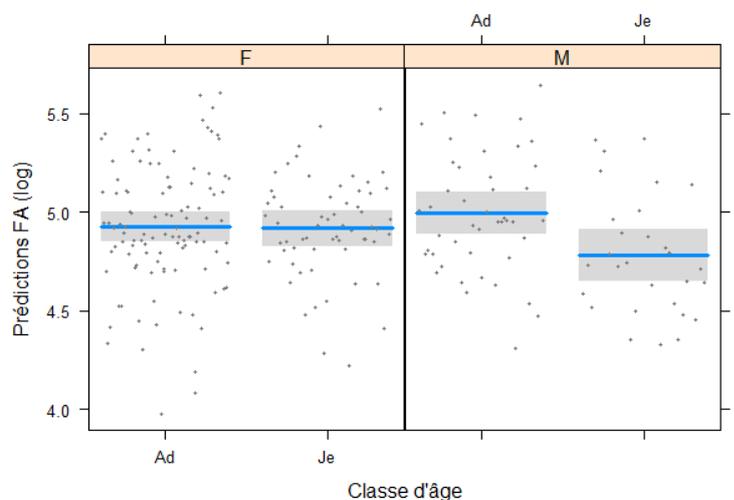
**Tableau 3 :** Résultats des meilleurs modèles issus de la sélection de modèle à partir du modèle général, pour chaque distance présentée. FA = fuite-animal, VF = vigilance-fuite, DV = détection-vigilance (en automne et au printemps). PC1 = degré d'ouverture du paysage et PC2 = degré d'anthropisation.

### 3.2. Distance de fuite

Le meilleur modèle expliquant la distance de fuite inclut à la fois des variables phénotypiques (classe d'âge, sexe) et environnementales (PC1, PC2, HabitatFID). L'effet du sexe ressort en interaction avec la classe d'âge et la structure du paysage dans lequel il se trouve (Tableau 4). La variance est expliquée à 14% par les effets fixes. Les résidus du modèle ont été étudiés, et sont normaux (Shapiro\_Wilk normality test :  $p\_value = 0,1479$ ,  $W = 0,9911$ ,  $N = 242$ ) (voir les graphiques en annexe 7).

Fixed effects :	Estimate	Std.Error	df	t value	Pr(> t )	
(Intercept)	5.09	0.10	236.12	50.32	< 2e-16	***
HabitatFID (prairie)	-0.08	0.04	207.78	-1.82	0.07	.
Log_DV	-0.04	0.02	241.97	-1.59	0.11	
Classe d'âge (jeunes)	-0.01	0.05	79.73	-0.15	0.89	
Sexe (mâles)	0.09	0.06	52.39	1.48	0.15	
PC1	-0.01	0.02	174.38	-0.56	0.58	
PC2	0.02	0.02	205.72	1.03	0.30	
Classe d'âge x Sexe	-0.20	0.1	83.52	-2.07	0.04	*
Sexe (mâles) x PC1	0.1	0.03	200.83	2.98	0.003	**
Sexe (mâles) x PC2	0.06	0.04	217.11	1.62	0.11	
---						
Signif. codes:	0'***'	0.001'***'	0.01'***'	0.05'***'		

**Tableau 4 :** Résumé des résultats (summary) des effets fixes du modèle réalisé sur la distance fuite-animal pour les deux saisons



**Figure 4 :** Effet sexe x classe d'âge du modèle réalisé sur la distance fuite-animal pour les deux saisons. « Ad » = adultes et « Je » = jeunes ; « M » = Mâles et « F » = femelles.

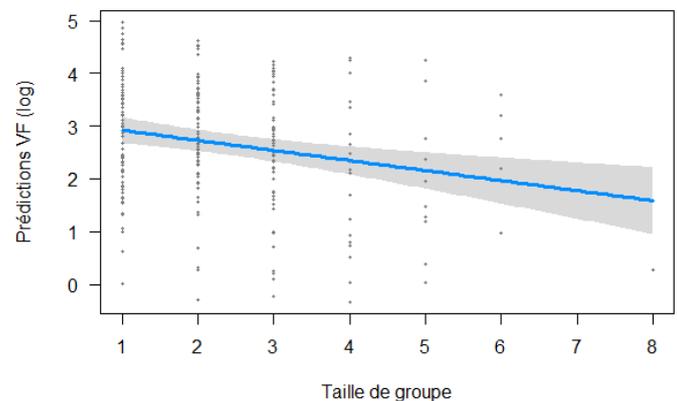
Pour les femelles, la distance de fuite reste similaire quel que soit la classe d'âge. Les mâles en revanche semblent montrer des différences de comportements entre les jeunes et les adultes. En effet, les mâles jeunes fuient à des distances beaucoup plus courtes que les mâles adultes. Les différences entre les mâles et les femelles sont plus marquées chez les jeunes (Figure 4).

### 3.3. Distance de tolérance

Le meilleur modèle inclut les effets additifs de la taille de groupe, de la classe d'âge et de la saison. Il y a donc des effets additifs sans interaction entre les facteurs (Tableau 5). Cette distance, où l'animal doit prendre la décision de la fuite, dépend uniquement de facteurs phénotypiques, de la taille de groupe et de la saison.

La variance est expliquée à 8% par les effets fixes. Les résidus du modèle ont été étudiés, et malgré leur non normalité (Shapiro\_Wilk normality test : p\_value = 0,004422, W = 0.98249, N = 242), l'évaluation du QQplot est quant à elle correcte (voir les graphiques en annexes 9).

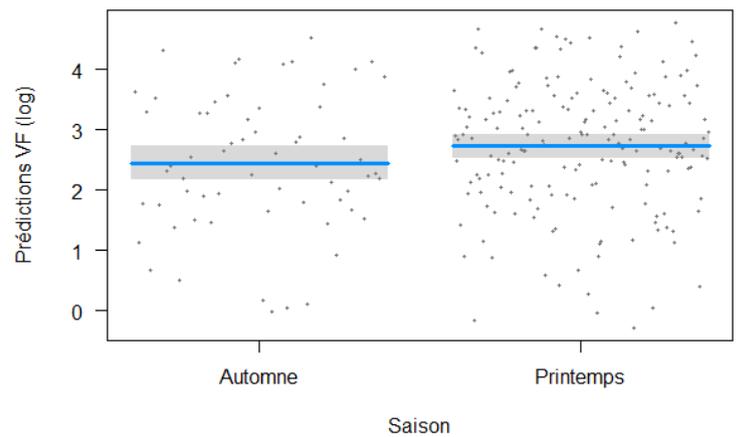
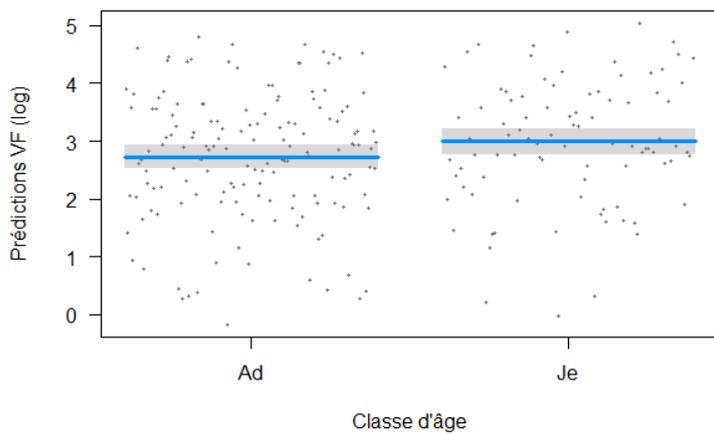
Fixed effects:						
	Estimate	Std. Error	df	t value	Pr(> t )	
(Intercept)	2.56	0.40	242	6.39	8.53e-10	***
Classe d'âge (jeune)	0.26	0.15	242	1.78	0.076	.
Log_DV	0.07	0.09	242	0.77	0.44	
Saison (printemps)	0.28	0.16	242	1.76	0.079	.
Taille_groupe	-0.19	0.05	242	-3.52	0.00051	***



**Tableau 5** : Résumé des résultats (summary) des effets fixes du modèle réalisé sur la distance vigilance-fuite pour les deux saisons

**Figure 5** ; Effet de la taille de groupe du modèle réalisé sur la distance vigilance-fuite pour les deux saisons

Comme attendu, la distance de tolérance diminue avec la taille de groupe (Figure 5). En ce qui concerne la classe d'âge, les jeunes mettent plus de temps à fuir après avoir détecté une menace que les adultes (Figure 6). Puis, les animaux se laissent approcher plus au printemps qu'en automne (qui est une période plus risquée à cause de la chasse) (Figure 7).



**Figure 7** : Effet de la taille de la classe d'âge du modèle réalisé sur la distance vigilance-fuite pour les deux saisons.  
« Ad » = adultes et « Je » = jeunes

**Figure 6** : Effet de la saison du modèle réalisé sur la distance vigilance-fuite pour les deux saisons

L'analyse sur les données d'automne pour les distances de fuite et de tolérance n'apportant pas de résultats supplémentaires aux précédents, elle ne sera pas présentée. En revanche, les résultats pour la distance départ vigilance pour cette saison sont intéressants et sont donc présentés.

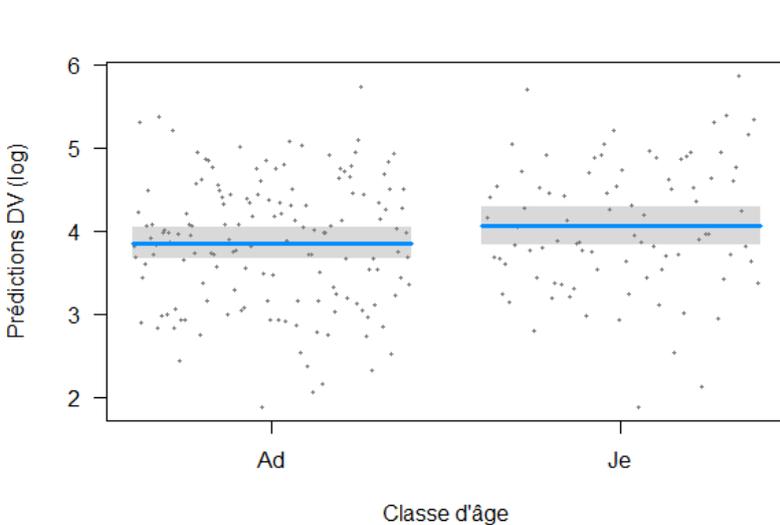
### 3.4. Distance de détection

- Printemps + automne

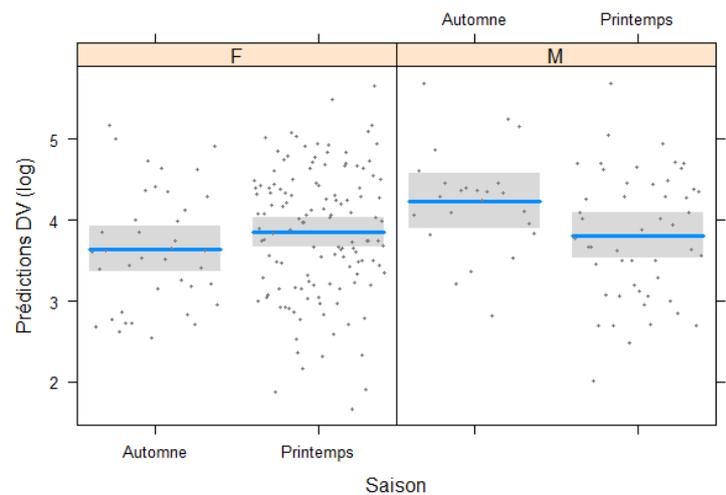
Le meilleur modèle comprend de nombreuses interactions entre les facteurs environnementaux, phénotypiques et la taille de groupe (Tableau 8). La variance expliquée par ce meilleur modèle est de 9% par les effets fixes. Les résidus du modèle ont été étudiés et sont normaux (Shapiro\_Wilk normality test :  $p\_value = 0,2822$ ,  $W = 0,99273$ ,  $N = 242$ ) (voir graphiques en annexe 11).

Fixed effects						
	Estimate	Std. Error	df	t value	Pr(> t )	
(Intercept)	4,37	0.77	241,44	5.69	3.67e-08	***
Classe d'âge (jeunes)	0,21	0.11	70,8	1.89	0.063	.
Log_VA	-0,14	0.15	241,51	-0.93	0.36	
HabitatFID (prairie)	0,14	0.11	204,47	1.28	0.20	
PC1	0,08	0.1	213,62	1.57	0.12	
PC2	0,18	0.05	194,02	1.72	0.09	.
Saison (printemps)	0,18	0.15	137,4	1.21	0.23	
Sexe (mâles)	0,59	0.22	96,61	2.71	0.008	**
HabitatFID (prairie) x PC1	1,18	0.08	200,06	2.13	0.034	*
Saison (printemps) x Sexe (mâles)	-0,63	0.26	150,78	-2.44	0.016	*
PC1 x Saison (printemps)	2,18	0.11	235,64	-2.01	0.045	*

**Tableau 8 :** Résumé des résultats (summary) des effets fixes du modèle réalisé sur la distance départ-vigilance pour les deux saisons



**Figure 9 :** Effet de la taille de la classe d'âge du modèle réalisé sur la distance départ-vigilance pour les deux saisons.  
« Ad » = adultes et « Je » = jeunes



**Figure 10 :** Effet sexe x saison du modèle réalisé sur la distance départ-vigilance pour les deux saisons  
« F » = femelles et « M » = mâles

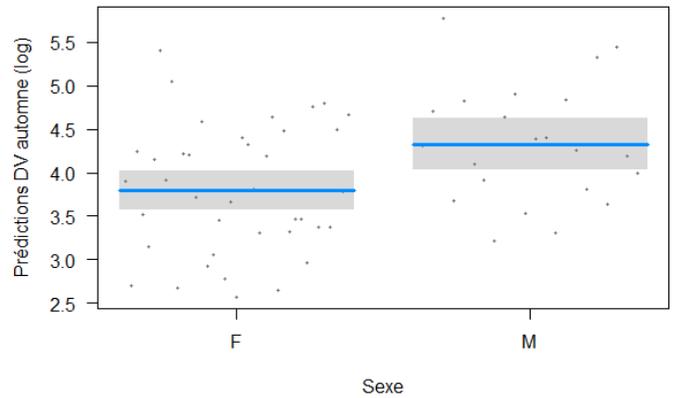
L'effet de la classe d'âge, avec une distance de détection plus longue pour les jeunes, est également retrouvé pour cette distance (Figure 9). L'effet sexe-saison indique une distance de détection plus courte globalement pour les femelles que pour les mâles, et légèrement plus courte en automne. Pour les mâles en revanche, la distance est plus courte au printemps (Figure 10).

- Automne

Le meilleur modèle inclut des effets additifs du sexe et de l'ouverture du paysage. La variance est expliquée à 19% par les effets fixes. Les résidus du modèle ont été étudiés et sont normaux (Shapiro\_Wilk normality test :  $p\_value = 0,3206$ ,  $W = 0,97747$ ,  $N = 61$ ) (voir graphiques en annexe 13).

Fixed effects:						
	Estimate	Std.Error	df	t value	Pr(> t )	
(Intercept)	6.73	1.61	61	4.18	9.38e-05	***
Log_VA	-0.57	0.32	61	-1.79	0.08	.
PC1	0.23	0.09	61	2.61	0.011	*
Sexe (mâles)	0.53	0.19	61	2.73	0.008	**

**Tableau 6** : Résumé des résultats (summary) des effets fixes du modèle réalisé sur la distance départ-vigilance pour les deux saisons



**Figure 11** : Effet sexe x saison du modèle réalisé sur la distance départ-vigilance pour l'automne uniquement « F » = femelles et « M » = mâles

La distance de détection est influencée par le sexe. Elle est plus courte pour les femelles et plus longue pour les mâles. En revanche, le meilleur modèle sélectionné n'inclut pas l'effet du type de groupe, il n'y a donc pas d'effet détecté de la présence d'un jeune dans un groupe sur la distance de détection.

## 4. Discussion

Les espèces animales doivent allouer leur temps disponible de manière judicieuse entre les différentes tâches nécessaires à leur survie. Les proies quant à elles doivent réaliser un compromis particulier entre l'acquisition de ressources et l'évitement du risque de prédation (Lima, 1998). Pour cela, différentes stratégies peuvent être adoptées.

La vigilance fragmente le temps d'alimentation (Fortin et al., 2004) et le fait de fuir équivaut à arrêter l'activité d'alimentation et potentiellement d'abandonner des ressources nutritives de qualité. Cela représente donc un coût important en termes de temps et d'énergie. Ainsi, la détection de la menace et la décision de fuir sont soumises à une évaluation des coûts alimentation/coûts de rester préalable (Creel et al., 2014).

Les distances mesurées lors du risque de prédation provoqué par les FID correspondent à ces temps de détection, d'évaluation et de prise de décision (Stankowich, 2008). Elles dépendent de différents facteurs phénotypiques, sociaux et environnementaux. Elles sont également propres à chaque individu. En effet, selon la personnalité de l'individu, il va avoir tendance à se situer sur un gradient de peureux à curieux. Il est alors qualifié soit de « timide », soit de « téméraire », dans le cadre de la notion de personnalité (Réale et al., 2007).

Le rôle des facteurs environnementaux a été déterminé préalablement chez le chevreuil (Bonnot et al., 2017). Ils ont été inclus ici pour prendre en compte ces effets qui auraient pu être confondants et ne seront pas discutés ici.

#### 4.1. Facteur taille de groupe

La taille de groupe est un effet qui a été démontré dans de nombreuses études (Creel et al., 2014; Reboreda and Fernandez, 2010). Elle est négativement corrélée avec la distance entre la vigilance et la fuite. Cela signifie que plus la taille de groupe augmente plus la distance de tolérance diminue.

En effet, plus la taille d'un groupe augmente, plus il est probable qu'un individu soit vigilant à ce moment-là. D'après l'hypothèse des yeux multiples (Lima, 1995), cet individu pourra alors détecter la menace rapidement et déclencher une fuite générale. Le fait de se regrouper permet de réduire la distance vigilance-fuite, et ainsi de limiter le risque au niveau de l'individu. Par exemple, chez le nandou d'Amérique, le risque de prédation individuel est diminué en profitant de la vigilance de ses congénères, et donc le temps consacré à l'alimentation est augmenté (Reboreda and Fernandez, 2010).

De plus, la personnalité peut également accentuer cet effet. Il est effectivement plus probable de retrouver un individu qualifié de timide (Réale et al., 2007), dans un groupe de plus grande taille (Stankowich, 2008). Ce trait aura pour conséquence de rendre la fuite de l'individu plus rapide après la détection de la menace. Sa fuite déclenchera alors une fuite générale « prématurée ».

#### 4.2. Facteur lié au risque

L'effet saison permet de mettre en évidence une adaptation du comportement associé à un changement dans le paysage de la peur, l'automne représentant un risque de prédation augmenté en raison de la chasse. Il était donc attendu que les individus prennent la décision de fuir plus rapidement en automne. Cela a d'ailleurs été démontré pour un grand nombre d'ongulés dans la méta-analyse de Stankowich (2008).

Ainsi, la distance de tolérance montre une décision de fuite plus rapide en automne qu'au printemps. Cela va dans le sens d'études réalisées sur le sujet, notamment sur le chevreuil (Benhaiem et al., 2008), et de la première hypothèse émise dans cette étude.

De plus il s'agit de la période où les femelles sont suivies de leur jeune. Dans ce cas, les femelles seraient plus attentives afin de protéger le jeune dans lequel elles ont investi (Ciuti et al., 2008).

L'interaction sexe/saison retrouvée dans les modèles expliquant la distance de détection semble en faveur de cette seconde hypothèse. Les femelles ont alors tendance à détecter la menace plus rapidement en automne qu'au printemps, et plus rapidement que les mâles en automne.

En revanche les mâles ont tendance à mettre plus de temps à détecter la menace en automne qu'au printemps, ce qui n'était pas pris en compte dans les prédictions de départ. En effet, les stratégies de reproduction entre mâles et femelles sont totalement différentes. Les mâles maximisent leur condition corporelle pour la protection de leur territoire, alors que les femelles maximisent leur survie et celle de leurs petits (Ciuti et al., 2008; Pelletier et al., 2006). Le printemps correspondant à la mise en place de la territorialité chez les mâles, ils seraient donc plus vigilants envers les autres mâles concurrents. Même si ce n'est pas principalement dans un but d'évitement du risque, cela leur permet tout de même de détecter des menaces éventuelles plus rapidement.

### 4.3. Facteurs phénotypiques

- Effet classe d'âge

Les jeunes montrent une distance de tolérance plus longue, et se laissent approcher plus longtemps avant de fuir que les adultes. Cela pourrait venir d'un manque d'expérience de ces individus (Recarte et al., 1998). En effet, ils n'auraient pas encore appris à reconnaître l'être humain comme une menace. Cela a été démontré chez le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) (Lashley et al., 2014).

De plus, l'interaction classe d'âge/sexe incluse pour expliquer la distance de fuite indique que les femelles ont une distance beaucoup moins plastique que les mâles selon la classe d'âge, et qu'elles conservent une distance relativement identique entre les statuts jeune et adulte. En revanche, les jeunes mâles sont beaucoup plus téméraires et vont se laisser plus approcher que les femelles et mâles adultes. Ces derniers ont dû gagner en expérience et à apprendre à fuir plus rapidement afin de limiter le risque de capture, comme c'est le cas chez le daim (*Dama dama*) (Recarte et al., 1998).

- Effet sexe

Comme attendu, les femelles vont mettre moins de temps à nous détecter que les mâles en automne, d'après l'interaction sexe/saison retrouvée pour la distance de détection pour les deux saisons. Cette interaction provient d'une attention plus prononcée des femelles en automne. Celle-ci pourrait s'expliquer par leur moindre propension à prendre des risques, dans le but de protéger leur investissement maternel, comme présenté précédemment (Li et al., 2012; Ruckstuhl and Neuhaus, 2002). Une réactivité plus marquée pour les femelles suivies a été démontrée chez le mouflon oriental (*Ovis orientalis musimon*) (Ciuti et al., 2008).

#### 4.4. Conclusion

Les deux premières prédictions de départ stipulaient une plus faible tolérance des individus en automne qu'au printemps du fait de la chasse, et une plus grande réactivité des femelles, notamment lorsqu'elles sont accompagnées d'un jeune en automne. Les résultats semblent aller dans le sens de ces prédictions. Les animaux apparaissent effectivement plus tolérants au printemps qu'en automne. De plus, les femelles ont tendance à détecter plus rapidement la menace que les mâles, et notamment en automne.

Les femelles adopteraient cette stratégie afin de protéger leur investissement dans la reproduction et leur propre survie, au détriment de l'acquisition de ressources alimentaires. Les mâles investiraient plutôt dans la reproduction par l'amélioration de leur condition corporelle, qui passe par une maximisation de l'alimentation (Pelletier et al., 2006). Cela montre une réelle différence de stratégie reproductive entre les deux sexes, et ce affectant le compromis entre le risque et l'acquisition des ressources, notamment de manière spatiale et temporelle (Ruckstuhl and Neuhaus, 2002).

En ce qui concerne la troisième prédiction émise, à savoir que la présence d'un jeune dans le groupe induit des différences de comportements, les effets n'ont pas été démontrés. Il était supposé qu'un individu seul ne bénéficierait pas de l'effet de la taille de groupe et devrait donc détecter la menace et fuir plus tardivement. Un groupe, même sans jeune devrait déjà être plus réactif. Puis si un jeune est présent dans le groupe, la mère devrait être très attentive à une éventuelle menace, et réagir vite. Ainsi, elle déclencherait une fuite générale du groupe, de manière plus précoce qu'un groupe sans jeune. Cependant, le modèle nul est retenu pour toutes les distances et n'inclut donc pas la variable « type de groupe », ne démontrant alors pas l'effet de ce facteur sur le comportement de fuite des animaux. D'autre part, une étude sur le mouflon d'Amérique (*Ovis canadensis nelsoni*) a montré qu'il n'existait pas de différence de réaction entre les groupes avec ou sans jeunes, malgré une plus grande réactivité des femelles pendant les périodes où elles sont suivies (Papouchis et al., 2001; Rieucou and Martin, 2008).

Finalement, les meilleurs modèles n'expliquent qu'une assez faible proportion de la variance totale, ce qui suggère que d'autres variables associées ne sont pas connues ou prises en compte dans ces modèles. En effet, les études en milieu naturel présentent un grand manque de contrôle sur les variables, notamment environnementales. Par ailleurs, les effets du sexe en interaction avec la saison n'ont pu apparaître que lorsque la configuration du paysage était prise en compte.

Ce phénomène montre une réelle interaction des différentes variables pouvant influencer le comportement des animaux (Frid, 1997). Il est donc nécessaire de réaliser des modèles exhaustifs, afin d'identifier les variables essentielles. De plus, seulement deux sessions en automne ont été réalisées. Cela ne donne finalement qu'un échantillon d'individus restreint, puisque dans ces sessions, il existe des répétitions. Il serait donc idéal de réaliser d'autres sessions en automne, afin d'avoir un échantillon plus conséquent et de refaire des analyses.

De plus, le statut reproducteur des femelles (suivies/non suivies) n'est disponible que pour un nombre restreint d'individus (N = 8), ne permettant pas de tester cette hypothèse de manière appropriée pour le moment. Savoir si la femelle a son propre jeune ou non puis comparer les comportements de fuite entre ces deux catégories pourrait être un axe de poursuite de cette étude. Par exemple, chez le mouflon canadien (*Ovis canadensis*), les femelles non suivies détectent moins rapidement une éventuelle menace que les femelles suivies (Rieucou and Martin., 2008).

Par ailleurs, des mesures répétées sur l'individu sont disponibles pour les FID. Il serait donc intéressant d'étudier la répétabilité des mesures afin de vérifier leur cohérence entre les individus. En effet, la personnalité est un concept introduit dans de plus en plus d'études, et qui se révèle être un facteur très structurant des comportements, et notamment dans les décisions individuelles (Réale et al., 2007).

## 5. Bibliographie

- Andersen, R., Duncan, P., and Linell, J.D. (1998). The European roe deer: the biology of success. Oslo, Norway ; Scandinavian University Press.
- Benhaiem, S., Delon, M., Lourtet, B., Cargnelutti, B., Aulagnier, S., Hewison, A.J.M., Morellet, N., and Verheyden, H. (2008). Hunting increases vigilance levels in roe deer and modifies feeding site selection. *Anim. Behav.* 76, 611–618.
- Blumstein, D.T. (2003). Flight-Initiation Distance in Birds Is Dependent on Intruder Starting Distance. *J. Wildl. Manag.* 67, 852–857.
- Bonnot, N.C., Hewison, A.J.M., Morellet, N., Gaillard, J.-M., Debeffe, L., Couriot, O., Cargnelutti, B., Chaval, Y., Lourtet, B., Kjellander, P., et al. (2017). Stick or twist: roe deer adjust their flight behaviour to the perceived trade-off between risk and reward. *Anim. Behav.* 124, 35–46.
- Bowyer, R.T. (2004). Sexual segregation in ruminants: definitions, hypotheses, and implications for conservation and management. *J. Mammal.* 85, 1039–1052.
- Brown, J.S. (1999). Vigilance, patch use and habitat selection: Foraging under predation risk. *Evol. Ecol. Res.* 1, 49–71.
- Brown, J.S., Laundre, J.W., and Gurung, M. (1999). The Ecology of Fear: Optimal Foraging, Game Theory, and Trophic Interactions. *J. Mammal.* 80, 15.
- Ciuti, S., Pipia, A., Ghiandai, F., Grignolio, S., and Apollonio, M. (2008). The key role of lamb presence in affecting flight response in Sardinian mouflon (*Ovis orientalis musimon*). *Behav. Processes* 77, 408–412.

- Creel, S., Schuette, P., and Christianson, D. (2014). Effects of predation risk on group size, vigilance, and foraging behavior in an African ungulate community. *Behav. Ecol.* *25*, 773–784.
- Fortin Daniel, Boyce Mark S., Merrill Evelyn H., and Fryxell John M. (2004). Foraging costs of vigilance in large mammalian herbivores. *Oikos* *107*, 172–180.
- Frid, A. (1997). Vigilance by female Dall's sheep: interactions between predation risk factors. *Anim. Behav.* *53*, 799–808.
- Johnson, J.B., and Omland, K.S. (2004). Model selection in ecology and evolution. *Trends Ecol. Evol.* *19*, 101–108.
- Lashley, M.A., Chitwood, M.C., Biggerstaff, M.T., Morina, D.L., Moorman, C.E., and DePerno, C.S. (2014). White-Tailed Deer Vigilance: The Influence of Social and Environmental Factors. *PLOS ONE* *9*, e90652.
- Laundré, J.W., Hernández, L., and Altendorf, K.B. (2001). Wolves, elk, and bison: reestablishing the “landscape of fear” in Yellowstone National Park, U.S.A. *Can. J. Zool.* *79*, 1401–1409.
- Li, C., Jiang, Z., Li, L., Li, Z., Fang, H., Li, C., and Beauchamp, G. (2012). Effects of Reproductive Status, Social Rank, Sex and Group Size on Vigilance Patterns in Przewalski's Gazelle. *PLOS ONE* *7*, e32607.
- Lima, S.L. (1995). Back to the basics of anti-predatory vigilance: the group-size effect. *Anim. Behav.* *49*, 11–20.
- Lima, S.L. (1998). Nonlethal Effects in the Ecology of Predator-Prey Interactions. *BioScience* *48*, 25–34.
- Lima, S.L., and Dill, L.M. (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Can. J. Zool.* *68*, 619–640.
- Papouchis, C.M., Singer, F.J., and Sloan, W.B. (2001). Responses of Desert Bighorn Sheep to Increased Human Recreation. *J. Wildl. Manag.* *65*, 573–582.
- Pelletier, F., Hogg, J.T., and Festa-Bianchet, M. (2006). Male mating effort in a polygynous ungulate. *Behav. Ecol. Sociobiol.* *60*, 645–654.
- Réale, D., Reader, S.M., Sol, D., McDougall, P.T., and Dingemanse, N.J. (2007). Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biol. Rev.* *82*, 291–318.
- Reboreda Juan C., and Fernandez Gustavo J. (2010). Sexual, Seasonal and Group Size Differences in the Allocation of Time between Vigilance and Feeding in the Greater Rhea, *Rhea americana*. *Ethology* *103*, 198–207.
- Recarte, J.M., Vincent, J.P., and Hewison, A.J.M. (1998). Flight responses of park fallow deer to the human observer. *Behav. Processes* *44*, 65–72.
- Rieucou Guillaume, and Martin Julien G. A. (2008). Many eyes or many ewes: vigilance tactics in female bighorn sheep *Ovis canadensis* vary according to reproductive status. *Oikos* *117*, 501–506.
- Ruckstuhl, K.E., and Neuhaus, P. (2002). Sexual segregation in ungulates: a comparative test of three hypotheses. *Biol. Rev.* *77*, 77–96.
- Stankowich, T. (2008). Ungulate flight responses to human disturbance: A review and meta-analysis. *Biol. Conserv.* *141*, 2159–2173.
- Stankowich, T., and Blumstein, D.T. (2005). Fear in animals: a meta-analysis and review of risk assessment. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* *272*, 2627–2634.
- Steiner, U.K., and Pfeiffer, T. (2007). Optimizing Time and Resource Allocation Trade-Offs for Investment into Morphological and Behavioral Defense. *Am. Nat.* *169*, 118–129.
- Symonds, M.R.E., and Moussalli, A. (2011). A brief guide to model selection, multimodel inference and model averaging in behavioural ecology using Akaike's information criterion. *Behav. Ecol. Sociobiol.* *65*, 13–21.

## 6. Annexes

- Exemple d'une fiche de FID (distance de fuite)

**Annexe 1** : Fiche de vigilance et FID n°F51 (issue d'observations réelles), partie 1

FICHE N°	F51	AUDIO : Dictaphone N°	4	Piste N°	29 A
COMPORTEMENT	Vigilance <input checked="" type="checkbox"/>	FID (N° Fiche)	F51		
DATE	28/03/2018	MATIN <input type="checkbox"/>	SOIR <input checked="" type="checkbox"/>	HEURE	19h35
OBSERVATEUR	Lucie	GPS OBSERVATEUR	GPS N° 2		
LIEU	Maairie Peyrissas	LAT	43.28501	Point N°	2
		LONG	000.3102		
ANIMAL N°	M80 Fj 3008	JEUNE <input checked="" type="checkbox"/>	ADULTE <input type="checkbox"/>		
TAILLE DU GROUPE	1	MALE <input type="checkbox"/>	FEMELLE <input checked="" type="checkbox"/>		
COMPOSITION	ADULTE : MALE <input type="checkbox"/>	FEMELLE <input type="checkbox"/>	IND <input type="checkbox"/>		
	JEUNE : MALE <input type="checkbox"/>	FEMELLE <input checked="" type="checkbox"/>	IND <input type="checkbox"/>		
	Indéterminé : MALE <input type="checkbox"/>	FEMELLE <input type="checkbox"/>			
	RQ :				
LUMINOSITE	Bonne	COUVERT NUAGEUX	90%	METEO	Belle
VENT	Moyen	ORIENTATION	Côté	T°C	OK
TYPE HABITAT	Prairie <input checked="" type="checkbox"/>	Friche <input type="checkbox"/>	Haie <input type="checkbox"/>	Forêt <input type="checkbox"/>	Champ <input type="checkbox"/>
	en lisière pour la FID				
VISIBILITE Observateur / Animal	100%	POSITION animal (dessus/dessous/=)	=		
DISTANCE Observateur / Animal	406 m	SOLEIL	Ø		
DISTANCES AU COUVERT	0 m → pour la FID	GPS ANIMAL	Point N°	Google Map	
	→ sur PC	LAT	43.28158		
DISTANCE A LA ROUTE		LONG	000.31002		
DISTANCE A UNE HAIE					
DISTANCE AU DEPENDANCE					
PERTURBATION pdt obs	CHIEN <input type="checkbox"/>	HOMME <input type="checkbox"/>	CHASSE <input type="checkbox"/>	TRAFIC <input type="checkbox"/>	RIEN <input checked="" type="checkbox"/>
	Autre _____				
Faire un schéma au dos					

Annexe 2 : Fiche de vigilance et FID n°F51 (issue d'observations réelles), partie 2

**DISTANCE DE FUITE**

Piquet 1 = Départ  
 Piquet 2 = 1er ind en vigilance  
 Piquet 3 = ind marqué en vigilance  
 Piquet 4 = début de la fuite  
 Piquet 5 = lieu de l'ind marqué

ANIMAL N° U30 FICHE N° F51  
 DATE 28/03/18 HEURE 20h00  
 Dictaphone N° 6 Piste N° 14

---

**I. APPROCHE**

OBSERVATEUR / APPROCHE Marion, Lucie

COMPOREMENT Avant l'approche  
 Activité  Alim  Repos  / Couché  Debout

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

GPS OBSERVATEUR  
 LAT 43.28350 VISIBILITE Approche 100%  
 LONG 000.9117  
 GPS N° 2 Point N°       
 POSITION animal (dessus/ dessous/ =) Egale / tête profil / Dos corps  
 Et Profil/ Face/ Dos à l'approche

---

Piquet 1 Point N° <u>S3</u>	Piquet 2 Point N° <u>S2</u>	Piquet 3 Point N° <u>S1</u>
LAT <u>43.28249</u>	LAT <u>43.28205</u>	LAT <u>43.28176</u>
LONG <u>000.90198</u>	LONG <u>000.90860</u>	LONG <u>000.90281</u>

Piquet 4 Point N° <u>S0</u>	Piquet 5 Point N° <u>    </u>	Piquet 6 Point N° <u>    </u>
LAT <u>43.28249</u>	LAT <u>    </u>	LAT <u>    </u>
LONG <u>000.90971</u>	LONG <u>    </u>	LONG <u>    </u>

(repositionné)

---

Piquet 1 = <u>Départ</u>	DISTANCE	Piquet 1 / Piquet 2	<u>82 m</u>
Piquet 2 = <u>Vigilance</u>		Piquet 2 / Piquet 3	<u>45 m</u>
Piquet 3 = <u>Fuite</u>		Piquet 3 / Piquet 4	<u>88 m</u>
Piquet 4 = <u>Point animal</u>		Piquet 4 / Piquet 5	<u>    </u>
Piquet 5 = <u>    </u>		Piquet 5 / Piquet 6	<u>    </u>
Piquet 6 = <u>    </u>			

IDENTITE VIGILANCE 1 zeule donc U30

- Normalité des distances

**Annexe 3**: Etude de la normalité des distances transformées en log + 1, grâce au test de Shapiro-Wilk. Les W value, les p\_value, et la taille de l'échantillon sont renseignées.

Distance (log +1)	W value	P_value	N (taille échantillon)
FA (fuite-animal)	0.99	0.75	242
VA (vigilance-animal)	0.99	0.026	242
VF (vigilance-fuite)	0.97	0.00014	242
DV (départ-vigilance)	0.99	0.092	242
DV automne	0.98	0.2	61

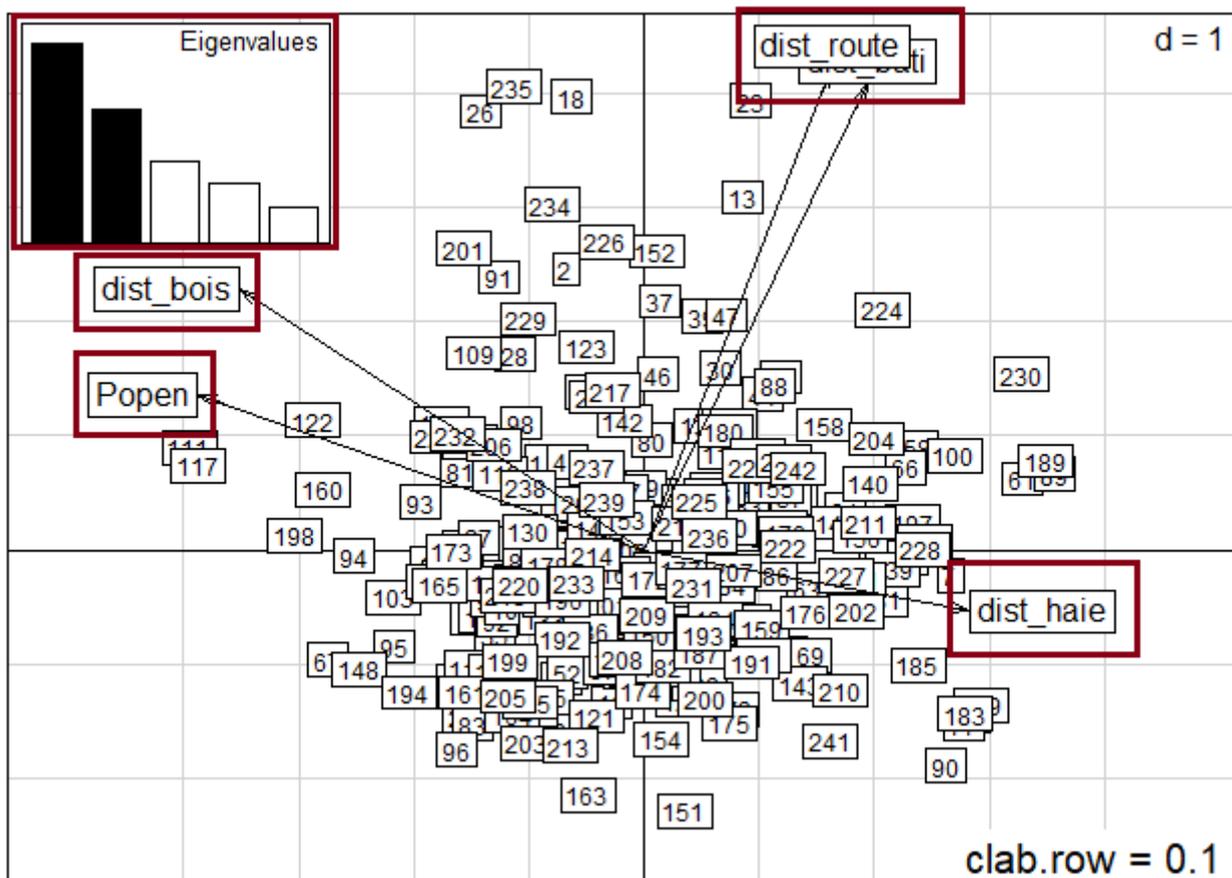
Les p\_value des distances VA et VF ne sont pas supérieures à 0,05, mais les W value, et les histogrammes de distribution de ces variables indiquent qu'elles peuvent être considérées comme normales. D'autre part, les résidus des modèles sont étudiés a posteriori afin de vérifier leur robustesse.

- Réalisation de l'ACP

➤ Valeurs propres : 1.9633923 - 1.3174384 - 0.7920606 - 0.5815881 - 0.3455207

	Composante 1	Composante 2
Distance au bâtiment	0.42	-0.73
Distance au bois	-0.76	-0.40
Distance à la haie	0.61	0.1
Distance à la route	0.35	-0.75
Ouverture du paysage	-0.84	-0.24

Annexe 4 : Composition des 2 axes par les variables



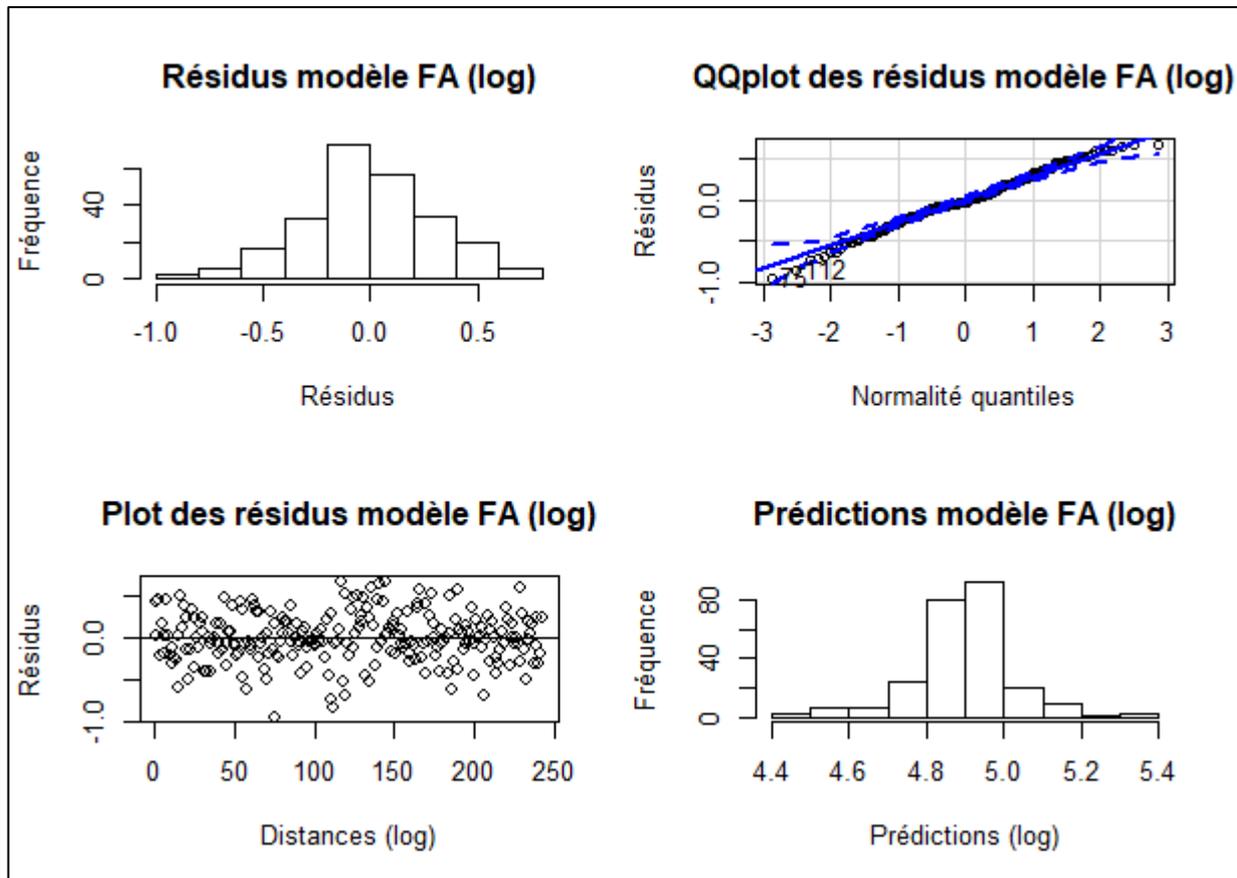
Annexe 5 : Scatter de l'ACP. Représentation des 2 axes (deux premières valeurs propres) de l'ACP choisies grâce à la méthode de rupture de pente. Ils sont représentés par les variables ouverture du paysage (Popen), distance au bois (dist\_bois), distance à la haie (dist\_haie), distance à la route (dist\_route) et distance aux bâtiments (dist\_bati). Les numéros des FID sont également représentés.

- Modèle expliquant la distance de fuite « fuite-animal – FA » (jeu de données = printemps + automne)

**Annexe 6** : Sélection des 10 premiers modèles à partir du modèle complet, le premier ( $\Delta AIC = 0$ ) étant le modèle conservé pour expliquer les effets sur la distance fuite-animal (pour les deux saisons)

Variable réponse	Variables explicatives												Critères de sélection				
	Age	Habitat FID	log_DV	PC1	PC2	Sexe	Taille_groupe	Age*Sexe	habitatFID*PC1	habitatFID*PC2	PC1*Sexe	PC2*Sexe	df	logLik	AICc	delta	weight
Log (FA + 1)	+	+	+	+	+	+		+			+	+	12	-57.06	139.5	0.00	0.110
	+	+	+	+	+	+		+			+		11	-58.36	139.9	0.38	0.091
	+		+	+	+	+		+			+	+	11	-58.7	140.6	1.06	0.065
	+		+	+	+	+		+			+		10	-60.07	141.1	1.59	0.050
	+	+	+	+	+	+		+	+		+	+	13	-56.74	141.1	1.59	0.050
		+	+	+	+	+					+	+	10	-60.18	141.3	1.83	0.044
	+	+	+	+	+	+		+	+		+		12	-58.04	141.4	1.95	0.042
	+	+	+	+	+	+					+	+	11	-59.19	141.5	2.04	0.040
	+	+	+	+	+	+		+		+	+	+	13	-57.04	141.7	2.18	0.037

**Annexe 7** : Etude des résidus du modèle et des prédictions pour la distance fuite-animal (pour les deux saisons)

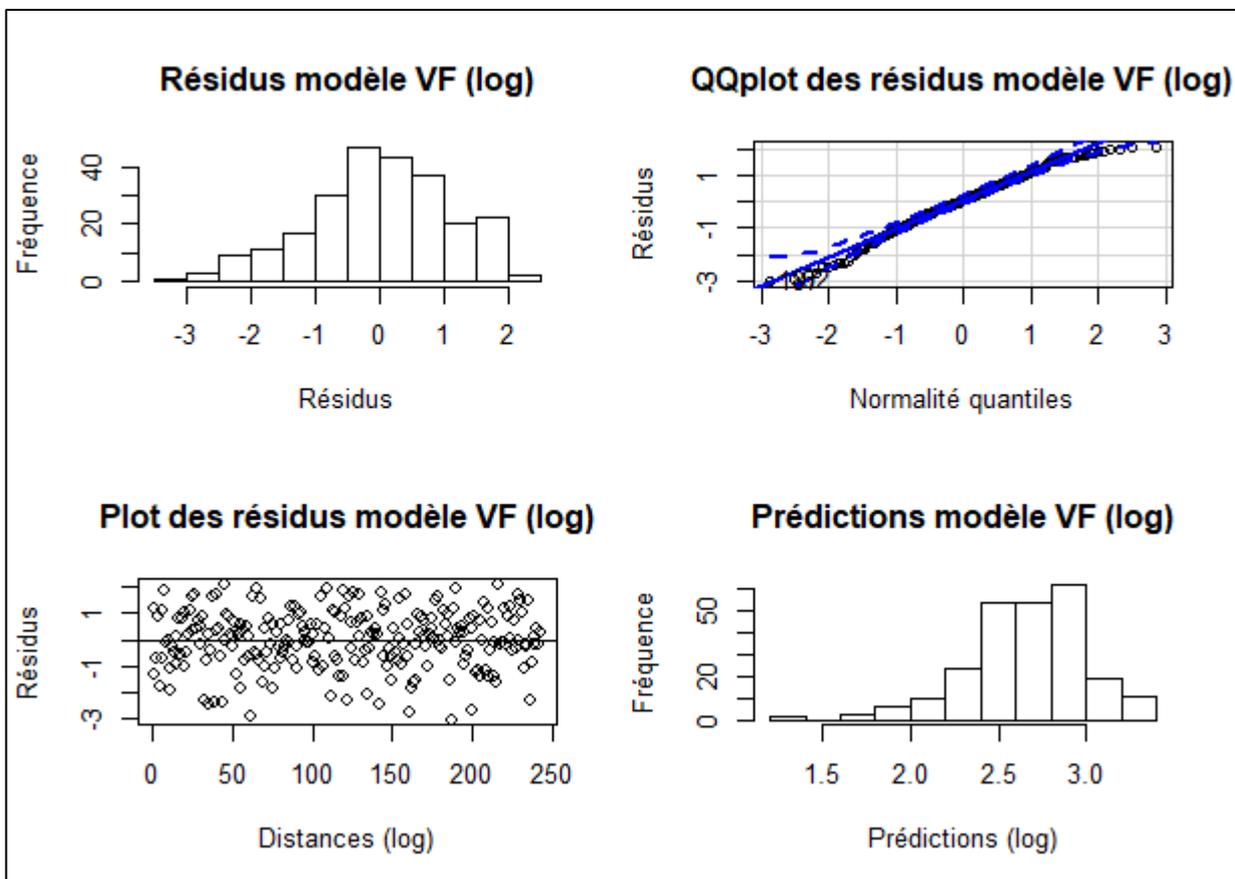


- Modèle expliquant la distance de tolérance « vigilance-fuite – VF » (jeu de données = printemps + automne)

**Annexe 8** : Sélection des 10 premiers modèles à partir du modèle complet, le premier ( $\Delta AIC = 0$ ) étant le modèle conservé pour expliquer les effets sur la distance-vigilance fuite (pour les deux saisons)

Variable réponse	Variables explicatives							Critères de sélection				
	Age	Log_DV	PC1	PC2*Saison	Saison	Sexe	Taille_groupe	df	LogLik	AICc	delta	weight
Log (VF + 1)	+	+					+	7	-363.82	742.1	0.00	0.169
	+	+					+	6	-365.36	743.1	0.97	0.104
		+				+	+	6	-365.39	743.1	1.03	0.101
	+	+		+	+		+	8	-363.55	743.7	1.61	0.075
	+	+	+		+		+	8	-363.69	744.0	1.88	0.066
	+	+			+	+	+	8	-363.78	744.2	2.07	0.060
		+	+		+		+	7	-365.14	744.8	2.65	0.045
	+	+	+				+	7	-365.17	744.8	2.70	0.044
		+		+	+		+	7	-365.18	744.8	2.73	0.043
	+	+		+			+	7	-365.27	745.0	2.90	0.040

**Annexe 9** : Etude des résidus du modèle et des prédictions pour la distance vigilance-fuite pour les deux saisons

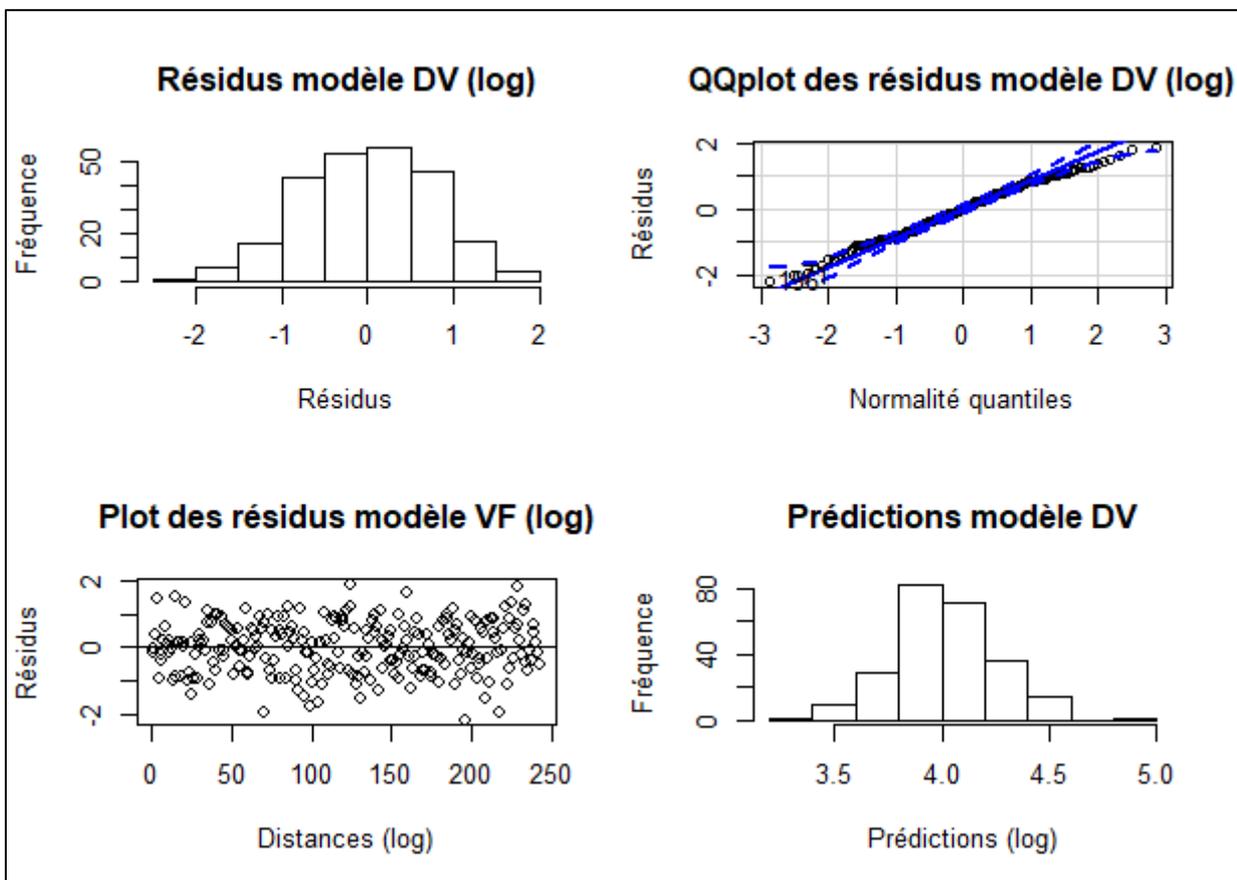


- Modèle expliquant la distance de détection « départ-vigilance – DV » (jeu de données = printemps + automne)

**Annexe 10** : Sélection des 10 premiers modèles à partir du modèle complet, le premier ( $\Delta AIC = 0$ ) étant le modèle conservé pour expliquer les effets sur la distance départ-vigilance (pour les deux saisons)

Variable réponse	Variables explicatives														Critères de sélection				
	Age	HabitatFID	Log_VA	PC1	PC2	Saison	Sexe	Taille_groupe	HabitatFID*PC1	PC*Saison	PC1*Sexe	PC2*Saison	Saison*Sexe	df	LogLik	AICc	delta	weight	
Log (DV + 1)	+	+	+	+	+	+	+		+	+		+		13	-283.94	595.5	0.00	0.014	
		+	+	+	+				+					8	-289.48	595.5	0.07	0.013	
	+	+	+	+	+	+	+		+	+		+	+	14	-282.91	595.7	0.20	0.013	
	+	+	+	+	+				+					9	-288.54	595.9	0.39	0.011	
	+	+	+	+		+	+		+	+		+		12	-285.41	596.2	0.71	0.010	
		+	+	+	+			+	+					9	-288.74	596.3	0.79	0.009	
	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+		14	-283.22	596.3	0.83	0.009	
		+	+	+	+				+	+				6	-291.99	596.3	0.86	0.009	
			+	+										5	-293.05	596.4	0.89	0.009	
		+	+	+	+									7	-291.02	596.5	1.06	0.008	

**Annexe 11**: Etude des résidus du modèle et des prédictions pour la distance départ-vigilance (pour les deux saisons)



- Modèle expliquant la distance de détection « départ vigilance – DV » (jeu de données = automne)

**Annexe 12** : Sélection des 10 premiers modèles à partir du modèle complet, le premier ( $\Delta AIC = 0$ ) étant le modèle conservé pour expliquer les effets sur la distance départ-vigilance (automne uniquement)

Variable réponse	Variable explicative							Critères de sélection				
	Age	Log_VA	PC1	PC2	Sexe	Taille_groupe	PC1*Sexe	df	LogLik	AICc	delta	weight
Log (DV + 1)		+	+		+			6	-65.42	144.4	0.00	0.276
		+	+		+		+	7	-64.39	144.9	0.50	0.215
		+	+		+	+		7	-65.14	146.4	2.01	0.101
		+	+	+	+			7	-65.29	146.7	2.31	0.087
	+	+	+		+			7	-65.32	146.8	2.37	0.084
		+	+		+	+	+	8	-64.17	147.1	2.72	0.071
		+	+	+	+		+	8	-64.25	147.3	2.87	0.066
	+	+	+		+		+	8	-64.29	147.3	2.96	0.063
		+	+		+			5	-68.64	148.4	3.99	0.038

**Annexe 13** : Etude des résidus du modèle et des prédictions pour la distance départ-vigilance (automne uniquement)

