



ETUDE DE LA RELATION ENTRE CONSANGUINITÉ ET VALEUR SÉLECTIVE CHEZ LE CHEVREUIL (*CAPREOLUS CAPREOLUS*) EN AGROSYSTEME

Rapport de stage

Julie Bosca

M1 BEE – Biologie et Ecologie Evolutive



Janvier – Mai 2019

Université Toulouse III Paul Sabatier

Responsables : Erwan Quéméré et Laura Gervais

Laboratoire Comportement et Ecologie de la Faune Sauvage de l'INRA (31)

Sommaire

Résumé	3
Remerciements	4
1. Introduction	5
2. Matériel et méthodes	8
2.1. Site de l'étude	8
2.2. Espèce modèle	8
2.3. Récolte des données.....	9
2.4. Estimation de la consanguinité	10
2.5. Analyses statistiques.....	11
3. Résultats	14
3.1. L'indice de consanguinité F_{GRM}	14
3.2. Analyse des modèles statistiques.....	14
4. Discussion	18
4.1. Dépression de consanguinité et masse corporelle	18
4.2. Dépression de consanguinité et soins parentaux	19
4.3. Perspectives quant à la connectivité des habitats	20
Références	21
Annexes	25

Résumé

La relation entre le niveau de consanguinité d'un individu et sa valeur sélective (définie comme le nombre de descendant qu'il parviendra à produire avant sa mort) est très étudiée depuis la fin du siècle dernier. Cette étude s'intéresse à cette relation chez des chevreuils européens (*Capreolus capreolus*) issus d'une population naturelle ouverte évoluant dans un agrosystème hétérogène fragmenté. Il est d'abord question de comprendre la relation entre niveau de consanguinité individuel (estimé à partir de marqueurs génétiques) et masse corporelle chez les juvéniles et les adultes, puis le lien entre la consanguinité des mères et la qualité des soins qu'elles apportent à leurs faons (estimée à partir de la masse corporelle des faons de moins d'un mois). Les résultats obtenus confirment les attendus en montrant un effet négatif de la consanguinité individuelle sur la masse des juvéniles, avec également un résultat marginalement significatif chez les adultes. Aucune relation n'est détectée pour ce qui concerne les soins maternels. La connectivité des paysages est censée limiter les accouplements entre individus apparentés et de ce fait prévenir l'augmentation du taux de consanguinité, c'est pourquoi son déclin actuel représente un des défis majeurs en termes de préservation des habitats.

Mots-clés : Dépression de consanguinité, valeur sélective, masse corporelle, chevreuil européen, connectivité des paysages.

Abstract

The relation between the level of inbreeding of an individual and its fitness (defined as the offspring it will be able to produce before its death) has been very studied since the end of the last century. This study focuses on the effect of individual inbreeding on performance. The individuals studied are European roe deer (*Capreolus capreolus*) from an open natural population living in a fragmented heterogeneous agricultural system. First, the study focuses on the relationship between the level of individual inbreeding (estimated from genetic markers) and body mass in juveniles and adults. Then the link between the mothers' inbreeding level and the quality of care they provide to their fawns is evaluated. The quality of maternal care is estimated from the body weight of fawns (less than one month old). The results obtained confirm the primary expectations by showing a negative effect of individual inbreeding on juvenile body mass, with also a marginally significant result in adults. No relationship is detected for maternal care. Landscape connectivity is supposed to limit mating between related individuals and thus prevent the increase of inbreeding rate, which is why its current decline represents one of the major challenges in terms of habitat preservation.

Keywords: Inbreeding depression, fitness, body mass, roe deer, landscape connectivity.

Remerciements

Je remercie tout d'abord mes responsables Erwan Quéméré et Laura Gervais, pour les connaissances et les capacités qu'ils m'ont aidé à acquérir, ainsi que pour leur aide et leur soutien jusqu'à la dernière minute malgré la pression des délais.

Je tenais également à remercier l'ensemble du laboratoire Comportement et Ecologie de la Faune Sauvage, pour leur accueil et leurs conseils tant en méthodologie qu'en statistiques, merci tout particulièrement à Mark Hewison pour ses commentaires pendant les réunions qui m'ont été très utiles.

Merci enfin à Pascale Dufour pour sa patience lorsqu'il a été question d'établir la convention de stage, j'espère que mes nombreux allers-retours et la multitude de modifications qu'il a fallu y apporter ne l'ont pas trop agacée.

1. Introduction

La valeur sélective d'un individu est souvent décrite comme étant son succès reproducteur, c'est-à-dire le nombre de descendants qu'il parviendra à produire avant sa mort (Saether & Engen 2015). C'est une notion centrale en évolution puisqu'elle détermine quelles caractéristiques génétiques et phénotypiques seront transmises aux générations suivantes. Une des questions majeures en écologie consiste à essayer de comprendre les mécanismes génétiques influençant la valeur sélective (Ellegren & Scheldon 2008). L'une des approches les plus populaires depuis le début du siècle consiste à étudier le lien entre la valeur sélective d'un individu et son niveau général d'homozygotie comme proxy du niveau de consanguinité, ou HFC (Hétérozygosity-Fitness Correlation, Chapman *et al.* 2009). En effet, le fait d'hériter d'allèles identiques par ascendance multiplie le risque d'être homozygote pour des allèles récessifs rares et délétères (Keller *et al.* 2002) réduisant la valeur sélective des individus.

Récemment, partout en France et en Europe, la connectivité des paysages subit une réduction qui impacte la capacité de nombreuses espèces à disperser (Fahrig 2003). Il a été montré que ce phénomène peut conduire à la détérioration des flux de gènes entre les populations, menant à une augmentation des reproductions entre apparentés et à une hausse globale de l'homozygotie des individus (Woodworth *et al.* 2002). De nombreuses espèces présentent des mécanismes d'évitement de la consanguinité qui, même si leur fonctionnement est encore mal compris car très complexe et multifactoriel (Banks *et al.* 2014), sont connus pour limiter les accouplements entre individus apparentés (Pusey & Wolf 1996). Or la plupart de ces mécanismes sont basés sur la dispersion d'au moins l'un des deux sexes (Pusey 1987). Si cette dispersion n'éloigne plus efficacement les individus apparentés les uns des autres, le niveau de consanguinité global de la population peut rapidement augmenter (Vanpé *et al.* 2015 ; Archie *et al.* 2007). Dans ce contexte, il est important d'évaluer l'effet de cette hausse du niveau de consanguinité sur la santé et la reproduction des populations et espèces vivant dans des habitats fragmentés (Woodworth *et al.* 2002).

Cette relation entre hétérozygotie et valeur sélective a beaucoup été étudiée en laboratoire ou en élevage (Jimenez *et al.* 1994 ; Meagher *et al.* 2000), ainsi que dans des petites populations « fermées » comme les îles ou les enclos (Huisman *et al.* 2016). Or ces habitats sont peu représentatifs de ce que l'on observe classiquement en populations naturelles circulant librement. Dans ces systèmes, les individus peuvent disperser et les flux de gènes au sein et

entre les populations sont modelés par la connectivité de l'habitat. C'est aussi le cas pour la variation génétique, et la variation de consanguinité qui en découle. Aussi, l'effet de la hausse du niveau consanguinité sur la valeur sélective des individus est important à comprendre.

Traditionnellement, les mesures de consanguinité étaient extraites d'un pédigrée, c'est-à-dire des informations concernant les liens de parentés connus entre les ancêtres d'un individu (Marshall *et al.* 2002). Or, la plupart des populations sont difficiles à échantillonner sur le long terme et avec l'intensité nécessaire à la reconstruction d'un pédigrée, ce qui impose une forte limitation sur le type d'organisme ou de système étudié. De plus, sans un pédigrée complet et profond, la mesure du taux d'homozygotie est très souvent faussée (Kardos *et al.* 2016).

Ainsi, il a été montré que les estimations basées sur des marqueurs génétiques donnent souvent un meilleur indice du taux de consanguinité que ceux issus de pédigrées (Kardos *et al.* 2015). Les marqueurs microsatellites, des portions fortement répétées du génome, ont longtemps été la façon optimale de mesurer la consanguinité en population naturelle, lorsqu'aucun pédigrée n'était disponible (Coltman *et al.* 2003). Cependant, cette approche a été récemment remise en question, puisque malgré la forte variabilité de ces marqueurs, le fait qu'ils soient en nombre très réduit (souvent moins de 15) et qu'ils soient relativement localisés dans le génome peut entraver leur capacité à refléter la diversité génomique globale d'un individu (Vali *et al.* 2008 ; Ljungqvist *et al.* 2010).

Plusieurs études récentes ont montré que le polymorphisme des marqueurs SNPs (Single Nucleotide Polymorphisms) densément répartis sur le génome permet une mesure plus précise du niveau de consanguinité que l'utilisation du pédigrée ou des microsatellites (Hoffman *et al.* 2014 ; Huisman *et al.* 2016). En effet, les SNPs présentent plusieurs avantages en termes de qualité de l'information génétique : ils ont une forte stabilité génétique chez les mammifères (Aitken *et al.* 2004), ils ont un faible taux d'erreur lors du génotypage (Wang *et al.* 1998) et ils sont très abondants dans le génome (Heaton *et al.* 2005). Le séquençage haut débit, également connu sous le nom de séquençage nouvelle génération (NGS), est une technologie développée depuis près d'une dizaine d'années permettant notamment de séquencer des milliers de SNPs à travers tout le génome (Heaton *et al.* 2002).

La relation entre consanguinité et valeur sélective est intéressante à étudier chez les jeunes non matures, puisqu'il s'agit de la « période critique », durant laquelle ils sont le plus sensibles à la sélection viabilisante (Lindström 1999). Pour atteindre l'âge adulte, les jeunes subissent en effet

un filtre de sélection lié à plusieurs facteurs, comme la qualité du milieu ou des soins parentaux, mais également à la qualité des individus, qui peut être en partie déterminée par leur niveau de consanguinité (Keller *et al.* 1998). Les adultes très consanguins sont donc relativement rares (Keller *et al.* 2002). Cependant, la consanguinité peut également avoir des effets sur des traits qui ne s'expriment qu'à l'âge adulte, comme ceux liés à la reproduction par exemple. Il peut donc être intéressant de comprendre l'effet de la consanguinité chez les adultes, même si on s'attend à ce qu'il soit moins prononcé que chez les jeunes.

L'effet de la consanguinité d'un individu sur sa valeur sélective est également possible à quantifier grâce aux soins qu'il prodigue à ses petits (Smith *et al.* 1998). Par exemple, il a été observé qu'une femelle plus consanguine produit comparativement un lait maternel moins riche en nutriments et moins abondant qu'une femelle peu consanguine (Mc Parland *et al.* 2007). Il a également été démontré que la fertilité des adultes (Wall *et al.* 2005) et la survie des jeunes (Sewalem *et al.* 2006) sont réduites dans le cas de parents très apparentés. Aussi, la masse corporelle d'un jeune peut servir de proxy à sa croissance et sa santé globale, ce qui va permettre l'étude du lien entre la condition d'une mère et la qualité de ses soins maternels (Cheynel *et al.* 2019).

Dans le cadre de cette étude, il a été question de s'intéresser à l'impact de la consanguinité sur la masse corporelle du chevreuil européen (*Capreolus capreolus*) dans un paysage agricole hétérogène. Il a été démontré dans plusieurs études que la masse corporelle est un bon indice pour quantifier la valeur sélective des individus, puisqu'elle influence leur survie et leurs performances dans de nombreuses espèces (chez plusieurs espèces d'araignées dans Jakob *et al.* 1996 ; chez plusieurs grands mammifères dans Hamel *et al.* 2009 ou encore chez le chevreuil dans Gaillard *et al.* 2000).

L'hypothèse de l'existence d'une corrélation négative entre consanguinité et valeur sélective a été testée, via (1) l'effet du niveau de consanguinité individuel sur la masse corporelle des juvéniles, puis (2) sur la masse corporelle des adultes, et enfin (3) l'effet du niveau de consanguinité d'une mère sur la qualité de ses soins maternels, au travers de la masse corporelle de son faon.

Il était attendu que le niveau de consanguinité des chevreuils ait un impact négatif sur leur masse corporelle, comme c'est le cas par exemple pour le cerf élaphe *Cervus elaphus* (Huisman *et al.*) ou le phoque commun *Phoca vitulina* (Hoffman *et al.*).

Cet effet est suspecté d'être plus important chez les juvéniles que les adultes, puisque les neuf premiers mois d'un individu correspondent à sa « période critique », où il est le plus sensible aux conditions environnementales. De même, il était attendu que la masse des faons issus de mères consanguines soient également les plus légers (Huisman *et al.* 2016), du fait de la qualité de leur soin maternel certainement moindre par rapport aux femelles moins consanguines.

2. Matériel et méthodes

2.1. Site de l'étude

Cette étude a été menée dans le Sud de la France, dans le canton d'Aurignac au Sud-Ouest de Toulouse, en Haute Garonne (voir détails en Annexe 1). Il s'agit d'un milieu très hétérogène au niveau de l'occupation du sol. Deux grandes forêts principales sont entourées par des champs cultivés, des prairies et des bâtiments construits. La distinction entre trois types d'habitats a été faite : les milieux ouverts désignent les espaces cultivés et les prairies, les milieux fermés les zones boisées, et les milieux mixtes désignent les zones intermédiaires, où l'habitat boisé occupe environ un tiers de la surface, sous la forme de petits bosquets plus ou moins reliés par un réseau de haies.

2.2. Espèce modèle

Le chevreuil européen, *Capreolus capreolus*, est un cervidé très répandu en Europe se nourrissant principalement d'herbages, de feuilles et de jeunes branchages de forêts mixtes ou de feuillus. Les chevreuils comptent parmi les grands herbivores les plus abondants d'Europe, leur densité dans la région étudiée est estimée à environ 20 individus pour 100 hectares de forêt, et 10 pour les milieux fragmentés.

Les individus présentent peu de dimorphisme sexuel, et les femelles donnent naissance à un à trois petits par an. Le chevreuil est dit « *income breeder* », c'est-à-dire qu'il ajuste la quantité de nourriture ingérée en fonction des ressources disponibles et nécessaires à sa survie, mais surtout à sa reproduction, sans emmagasiner de réserves (Andersen *et al.* 2000). Les chevreuils dépendent donc fortement de la qualité nutritive de leur habitat pour survivre et élever leurs faons.

Cette stratégie présente un avantage lorsque les ressources sont abondantes et que l'environnement est relativement stable, puisque former des réserves peut parfois engendrer un certain nombre de coûts énergétiques liées aux processus de stockage des ressources. Les espèces qui accumulent des réserves, comme le cerf par exemple, sont dits « *capital breeder* » et sont moins sensibles aux variations interannuelles des conditions environnementales (Jönsson 1997).

Enfin, l'accumulation de consanguinité dans une population est intimement liée à ses stratégies de dispersion et de reproduction. Chez le chevreuil, environ les deux tiers des individus sont philopatrics et établissent leur domaine vital (c'est-à-dire l'aire dans laquelle il se nourrit et se reproduit) à proximité de ceux de leurs parents, tandis que le tiers restant peut parcourir jusqu'à plusieurs dizaines de kilomètres avant de choisir un domaine (Debeffe *et al.* 2012). Une fois qu'un chevreuil a établi son domaine vital, celui-ci reste relativement stable tout au long de sa vie (McLoughlin *et al.* 2007).

2.3. Récolte des données

2.3.1. Données phénotypiques

Les captures hivernales de chevreuils juvéniles et adultes s'effectuent entre janvier et février, en tendant des filets verticaux sur cinq sites, les mêmes d'une année sur l'autre (Annexe 1). Ils ont été choisis de manière à prospecter différents types d'habitats (ouvert, mixte et fermé). Au cours de chaque session, 4 à 5 km de filets sont positionnés autour et dans la zone de capture et serviront à capturer les chevreuils dirigés vers les pièges par une battue. Une fois capturés, les individus sont placés dans des caisses de contention et tranquilisés pour limiter le stress (avec une injection intramusculaire d'acépromazine, 3 cc). Ils sont alors pesés (avec une précision de 0,1 kg), sexés, et la classe d'âge à laquelle ils appartiennent est notée (juvéniles entre 8 et 9 mois ou adultes de plus d'un an). Puis un petit bout de peau est prélevé pour les analyses génétiques, et ils sont marqués avec des étiquettes auriculaires métalliques. Après cela les individus sont relâchés dans le milieu où ils ont été capturés.

Les captures de faons sont réalisées depuis 2004 chaque année au printemps. Les faons capturés à la main et sont également pesés (à 50 grammes près), sexés, âgés et marqués, et ils sont équipés d'un collier radio VHF (Very High Frequency) extensible. L'âge des faons est établi en fonction de l'apparence de la mère (taille du ventre et des mamelles), de son comportement

(réaction à un sifflement imitant l'appel d'un faon) et d'observations morphologiques faites sur le faon (présence d'un cordon ombilical). Un même faon peut être capturé entre une et deux fois dans une même saison, l'ensemble des données seront prélevées dans tous les cas à chaque capture.

2.3.2. Données génétiques

L'ADN de 301 individus (juvéniles : N = 110 et adultes : N = 191) a été extrait à partir de prélèvements de peau, qui ont été génotypés pour 14 887 SNPs, identifiés grâce à la méthode de génotypage par séquençage haut-débit « ddRAD » (Double Digest RAD Sequencing, Peterson *et al.* 2012), selon le protocole détaillé dans Gervais *et al.* 2019. Les données collectées ont permis l'extraction d'informations sur l'homozygotie globale de chaque individu, à partir de laquelle l'indice de consanguinité a pu être créé (voir détails dans Gervais *et al.* 2019).

2.4. Estimation de la consanguinité

L'indice de consanguinité basé sur les données SNPs a été calculé avec le logiciel PLINK (Purcell *et al.* 2007), qui calcule trois coefficients de consanguinité (Fhat1, Fhat2 et Fhat3) pour chaque échantillon. Une comparaison à partir de simulations de ces trois indices a été faite, et l'estimateur « *low sampling variance* » (Fhat3), qui donne plus de poids à l'homozygotie des allèles rares, est le plus précis (Kardos *et al.* 2015). Il est souvent cité comme étant F_{GRM} (pour *Genomic Relatedness Matrix* ; Huisman *et al.*, 2016, *SI Materials and Methods*), et c'est lui qui sera utilisé ici. Il est défini comme étant

$$F_{GRM} = \frac{1}{L} \sum_i^L \frac{x_i^2 - (1 + 2p_i) x_i + 2p_i^2}{2p_i(1 - p_i)}$$

où L est le nombre de SNPs génotypés, p_i la fréquence allélique au locus i et x_i le nombre de copies de cet allèle (0,1 ou 2).

Pour pouvoir tester l'effet de la consanguinité sur la masse corporelle, il faut que cette variable ait une variance suffisamment élevée pour être statistiquement utilisable (Csilléry *et al.* 2006). Pour vérifier cela, la variance de F_{GRM} a été qualitativement comparée à celle obtenue dans une étude semblable (Huisman *et al.*, 2016).

2.5. Analyses statistiques

L'étude de la relation entre consanguinité et valeur sélective s'est faite au travers de l'écriture de modèles, décrivant la variation de la masse corporelle des individus en fonction de leur niveau de consanguinité.

La masse corporelle est une variable très corrélée à l'âge des individus, dans le sens où plus un individu prend de l'âge, plus sa masse augmente, jusqu'à l'âge adulte où sa masse varie selon – entre autres – les ressources disponibles (Andersen *et al.* 1998). Aussi, trois analyses distinctes ont été faites : une pour la masse des juvéniles (entre 8 et 9 mois), une pour celle des adultes (de plus d'un an), et une pour la qualité des soins maternels, au travers de la masse des faons (de moins d'un mois). Plusieurs variables ont été ajoutées aux modèles pour prendre en compte les déterminants non génétiques biologiques et environnementaux, elles sont décrites ci-dessous :

2.5.1. Le modèle juvénile (M1)

La variable dépendante, la masse des juvéniles, a été standardisée par le sexe pour s'affranchir des différences de masse qui y sont liées (voir détails en Annexe 2). Puisque les jeunes de moins de 9 mois continuent de grandir au cours de la saison de capture, il a également fallu la standardiser par la date à laquelle ils ont été capturés. Pour cela, la régression linéaire entre la masse et la date de capture a servi à quantifier la croissance moyenne des individus durant cette période, et chaque masse a été ramenée à une même date unique pour tous les individus (voir détails en Annexe 3).

Puis le type d'habitat (ouvert, mixte ou fermé, voir Matériel et méthodes partie 2.1. et Annexe 3) et la qualité de l'année (indexée par la masse moyenne des jeunes et des faons de chaque année, voir détails en Annexe 4) ont été ajoutés en tant qu'effets fixes : on peut supposer que l'effet de la consanguinité sur la masse peut être atténuée ou au contraire amplifiée en fonction de la disponibilité des ressources pour les individus (Quéméré *et al.* 2018). C'est pourquoi les interactions entre le taux de consanguinité F_{GRM} et les deux variables de qualité du milieu ont été ajoutées à tous les modèles, et l'année de capture a été incluse comme effet aléatoire afin de s'affranchir de la pseudo-réplication liée à la qualité de l'année (voir détails dans Gillies 2006).

Les captures n'ayant lieu qu'une fois par an, il n'y a pas d'identifiant répété chez les juvéniles : les individus recapturés après leurs 9 mois ont été considérés comme adultes. La formule du le modèle linéaire pour juvéniles est donc la suivante :

M1 : Masse standardisée $\sim F_{\text{GRM}} * (\text{habitat} + \text{qualité de l'année}) + (1|\text{année de capture})$

2.5.2. Le modèle adulte (M2)

Pour les mêmes raisons que chez les juvéniles, la variable dépendante, la masse des adultes, a tout d'abord été standardisée par le sexe (Annexe 2), et les variables type d'habitat et qualité de l'année (Annexe 4) ont été rajoutées au modèle comme effets fixes.

Les adultes ont été capturés entre une et trois fois, c'est pourquoi l'identifiant des individus a été inclus au modèle comme effet aléatoire sur l'intercept, afin de s'affranchir de la pseudo-réplication (voir détails dans Gillies 2006). Il en est de même pour l'année de capture. La formule du modèle linéaire mixte pour les adultes est la suivante :

M2 : Masse standardisée $\sim F_{\text{GRM}} * (\text{habitat} + \text{qualité de l'année}) + (1|\text{identifiant}) + (1|\text{année})$

2.5.3. Le modèle faon (M3)

Ce modèle a pour but d'étudier la masse des faons de moins d'un mois, qui sert de proxy de la capacité d'une mère à s'occuper de son petit. Pour les mêmes raisons que précédemment, la masse des faons a été standardisée par le sexe (Annexe 2). Elle a également été standardisée par leur âge, puisqu'un faon peut prendre jusqu'à 20 grammes par jour au cours de ses premiers jours de vie (Hewison *et al.* 2002), en utilisant une régression linéaire comme précédemment, entre la masse corporelle des faons et leur âge (voir détails en Annexe 5). Enfin, il a été démontré que la date julienne (c'est-à-dire reportée en nombre de jours écoulés depuis le premier janvier) à laquelle ils sont nés peut faire varier leur masse (Gaillard *et al.* 1993), donc la masse des faons a été standardisée par leur date de naissance de la même façon que pour la date de capture des juvéniles (Annexe 4).

Ici aussi le type de milieu et la qualité de l'année ont été ajoutés au modèle en effets fixes, et l'année de capture en effet aléatoire. La formule de ce modèle est donc la suivante :

M3 : Masse standardisée $\sim F_{\text{GRM}} * (\text{habitat} + \text{qualité de l'année}) + (1|\text{année de capture})$

2.5.4. Les tests statistiques

Dans tous les modèles décrits ci-dessus, les variables de masses corporelles standardisées suivent une loi normale (Shapiro-Wilk normality tests, juvéniles : p-value = 0.379, adultes : p-value = 0.019, faons : p-value = 0.283), ce qui a permis l'utilisation de méthodes paramétriques, c'est-à-dire des modèles linéaires mixtes.

Afin de savoir si une variable a un effet sur la variable dépendante, chaque modèle a subi une sélection de modèle en utilisant le critère d'information d'Akaike (AIC). Cette méthode a été appliquée en comparant le Δ AIC de chaque modèle, c'est-à-dire la différence d'AIC entre un modèle donné et le meilleur modèle retenu par la sélection, de façon à ne conserver que ceux dont le Δ AIC était inférieur à 3. Ces modèles sélectionnés correspondent au meilleur compromis entre complexité et précision (Anderson *et al.* 1998).

Puis les paramètres moyens pour chaque variable ont été estimés en utilisant leur erreur standard, leurs intervalles de confiance à 95% et leur importance relative (ou *weight*), en appliquant la méthode du *model averaging*. Cette technique permet d'obtenir, en plus des paramètres estimés, une p-value correspondant à la significativité de l'inclusion de chaque variable dans le modèle (voir détails dans Claeskens *et al.* 2008).

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées sous R (version 3.6.0), en utilisant les packages de base pour les tests de corrélation de Spearman, « lme4 » pour les modèles linéaires mixtes, « MuMIn » pour la sélection de modèle et « AICcmodavg » pour le *model averaging*.

Des tables d'AIC ont été dressées pour présenter les résultats des sélections de modèles, réalisées en utilisant le Δ AIC. Les variables présentes dans chaque modèle sont désignées par un « + » pour les variables qualitatives, et par la valeur du paramètre estimé pour ce modèle pour les variables quantitatives. *Df* correspond aux degrés de liberté du modèle (*Degrees of freedom*). Le poids (*Weight*) est une mesure de la vraisemblance selon laquelle ce modèle est le meilleur parmi d'autres.

Ces tables d'AIC montrent uniquement les modèles sélectionnés (c'est-à-dire ceux dont le Δ AIC est inférieur à 3), les tables complètes sont présentées en Annexe 6.

3. Résultats

3.1. L'indice de consanguinité F_{GRM}

Le taux de consanguinité F_{GRM} dans cette étude varie de -0.05 à 0.26, avec une variance de 0.001189 et la majorité des effectifs se situant entre -0.05 et 0.05 (Figure 1) ; ce qui est également le cas dans l'étude d'Huisman *et al.* sur le cerf élaphe en 2016, où la variance de F_{GRM} est de 0.00114.

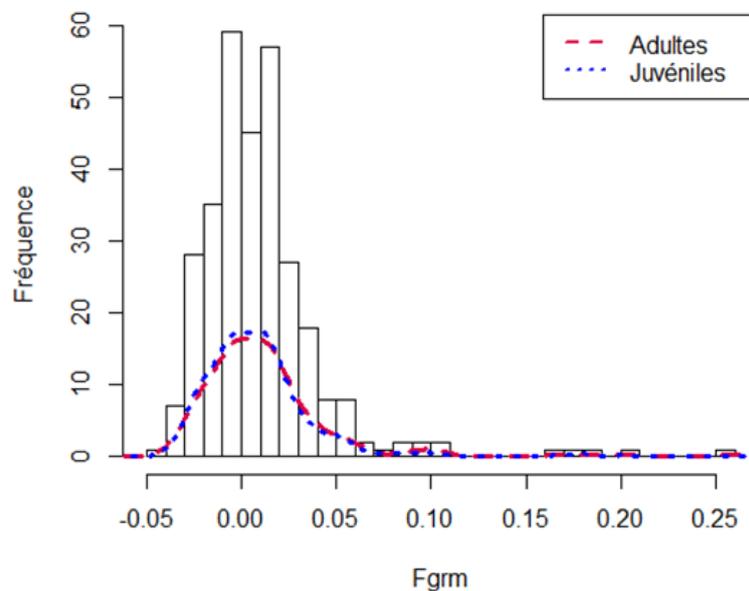


Figure 1 : Histogramme de la distribution de l'indice de consanguinité F_{GRM}

3.2. Analyse des modèles statistiques

M1 : Masse standardisée des juvéniles en fonction de leur niveau de consanguinité F_{GRM} , du type de habitat (Habitat) et de la qualité de l'année (Qualité) :

La sélection de modèle n'a révélé qu'un seul modèle dont le delta d'AIC était inférieur à 3, il s'agit du modèle complet, comprenant l'indice de consanguinité F_{GRM} , le type d'habitat, la qualité de l'année et les interactions entre l'indice de consanguinité F_{GRM} et ces deux dernières variables (voir Matériel et méthodes partie 2.5.1).

La présence de la variable F_{GRM} fait nettement diminuer l'AIC des modèles, il semble donc qu'elle ait un effet sur la masse corporelle des juvéniles (Table 1, Figure 2, sélection de modèle sur M1, coefficient estimé de l'effet de F_{GRM} sur la masse corporelle = -11.06).

Les juvéniles consanguins dont $F_{GRM} = 0.125$ (qui correspondent théoriquement aux individus issus de parents demi-frère et sœur) sont 0.1805 ± 0.117 kg plus légers que les juvéniles non consanguins (considérés comme ayant $F_{GRM} = 0$).

Ici pour plus de clarté, tous les premiers modèles jusqu'au premier modèle non génétique (dont $\Delta AIC = 18.98$) sont présentés, en plus du seul modèle dont le ΔAIC est inférieur à 3. Le modèle de référence (contenant toutes les variables indépendantes), est mis en évidence en gras.

Intercept	F_{GRM}	Habitat	Qualité année	Hab: F_{GRM}	Qual: F_{GRM}	Df	AIC	ΔAIC	Weight
-13.25	-11.06	+	0.6551	+	6.066	10	417.5	0.00	0.857
-13.15	-9.042	+	0.6488	+		9	422.3	4.82	0.077
-2.353	-11.88	+		+		8	433.8	5.28	0.061
-13.36	-139.4	+	0.6615		7.919	8	428.0	10.51	0.004
-13.34	-3.933	+	0.6595			7	432.9	15.45	0.000
-2.353	-3.631	+				6	433.6	16.14	0.000
-13.10		+	0.6464			6	436.5	18.98	0.000

Table 1 : Sélection de modèle réalisée sur le modèle juvéniles (M2). Effet aléatoire (pour tous les modèles) : année de capture. Hab: F_{GRM} = interaction entre les variables « type d'habitat » et « F_{GRM} ». Qual: F_{GRM} = interaction entre les variables « qualité de l'année » et « F_{GRM} ».

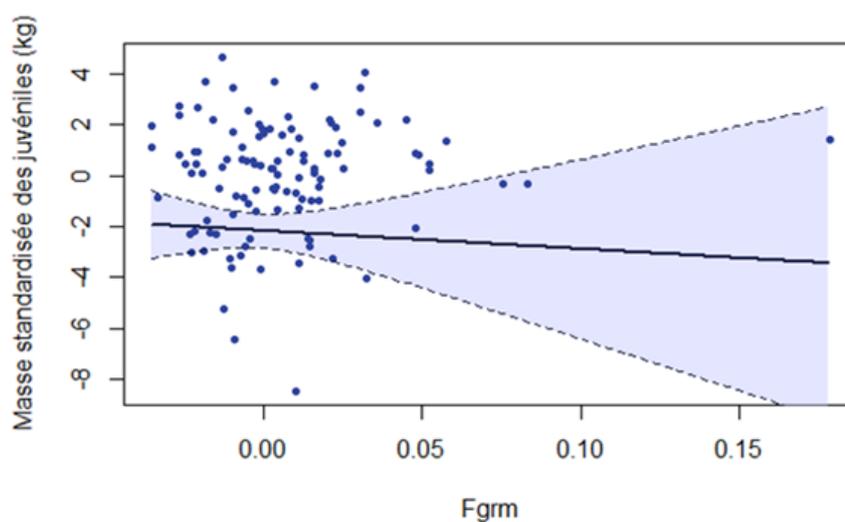


Figure 2 : Relation entre la masse standardisée des juvéniles et leur indice de consanguinité F_{GRM} . Les points correspondent aux valeurs brutes, la ligne continue aux prédictions du modèle, et les pointillés aux intervalles de confiance à 95%.

M2 : Masse standardisée des adultes en fonction de leur niveau de consanguinité (F_{GRM}), du type d'habitat et de la qualité de l'année :

Les adultes les plus consanguins ont tendance à être plus légers, avec un résultat marginalement significatif (Table 2, Figure 3, sélection de modèle sur M2 et *model averaging* : p-value du *model averaging* = 0.0596, coefficient estimé de l'effet de F_{GRM} sur la masse = -7.587, intervalle de confiance 2.5% = -15.48 ; 97.5% = 0.31). Les adultes consanguins dont $F_{GRM} = 0.125$ sont 0.8906 ± 0.722 kg plus légers que les adultes non consanguins (dont $F_{GRM} = 0$).

Intercept	F_{GRM}	Habitat	Qualité année	Hab: F_{GRM}	Qual: F_{GRM}	Df	AIC	Δ AIC	Weight
-0.3828	-7.673	+				7	1131.2	0.00	0.228
-0.1551	-7.623					5	1131.6	0.34	0.193
-2.3520	-7.479	+	0.1170			8	1132.5	1.32	0.118
-0.4446		+				6	1132.8	1.56	0.104
2.0970	-7.447		0.1147			6	1132.9	1.66	0.100
-0.2478						4	1133.0	1.81	0.092
-2.6290		+	0.1299	+		9	1133.9	2.68	0.060
-0.4794	4.468	+		+		9	1134.1	2.93	0.053
-2.3850			0.1264			5	1134.2	2.95	0.052

Table 2 : Sélection de modèle réalisée sur le modèle adulte (M2). Effets aléatoires (pour tous les modèles) : année de capture et identifiant de l'individu. Hab: F_{GRM} correspond à l'interaction entre les variables « type d'habitat » et « F_{GRM} ». Qual: F_{GRM} correspond à l'interaction entre les variables « qualité de l'année » et « F_{GRM} ».

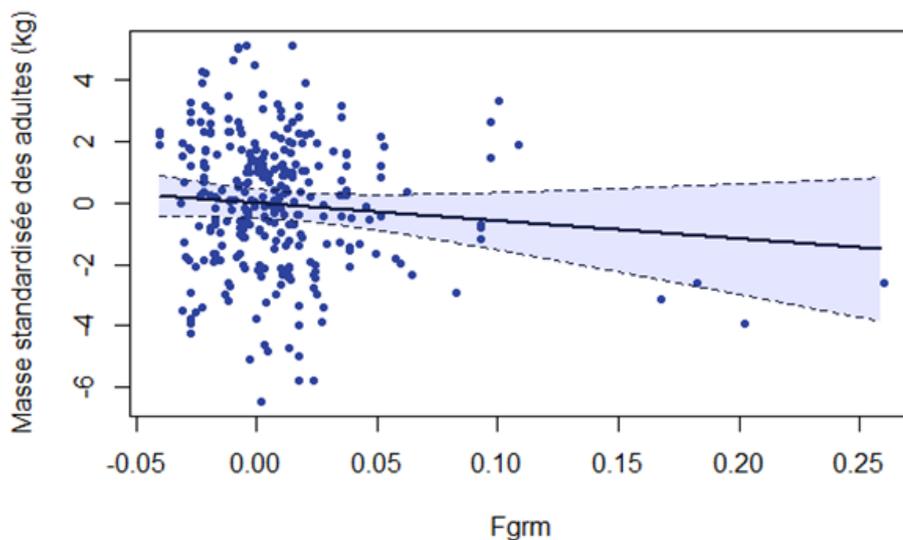


Figure 3 : Relation entre la masse standardisée des adultes et leur indice de consanguinité F_{GRM} . Les points correspondent aux valeurs brutes, la ligne continue aux prédictions du modèle, et les pointillés aux intervalles de confiance à 95%.

M3 : Masse standardisée des faons en fonction du niveau de consanguinité F_{GRM} de leur mère, du type d'habitat et de la qualité de l'année :

Le modèle non génétique semble être le plus parcimonieux, et le *model averaging* a révélé que l'effet de F_{GRM} des mères sur la masse standardisée des faons ne semble pas significatif (Table 3, Figure 4, sélection de modèle sur M3 et *model averaging* : p-value = 0.2761).

Intercept	F_{GRM}	Habitat	Qualité année	Hab: F_{GRM}	Qual: F_{GRM}	Df	AIC	Δ AIC	Weight
0.2681		+				5	154.6	0.00	0.423
0.2126	1.801	+				6	155.6	1.04	0.251
-1.6810		+	0.1116			6	156.0	1.44	0.205
-1.7530	1.811	+	0.1125			7	157.1	2.51	0.121

Table 3 : Sélection de modèle réalisée sur le modèle faons (M2). Effet aléatoire (pour tous les modèles) : année de capture. Hab: F_{GRM} = interaction entre les variables « type d'habitat » et « F_{GRM} », et Qual: F_{GRM} = interaction entre les variables « qualité de l'année » et « F_{GRM} ».

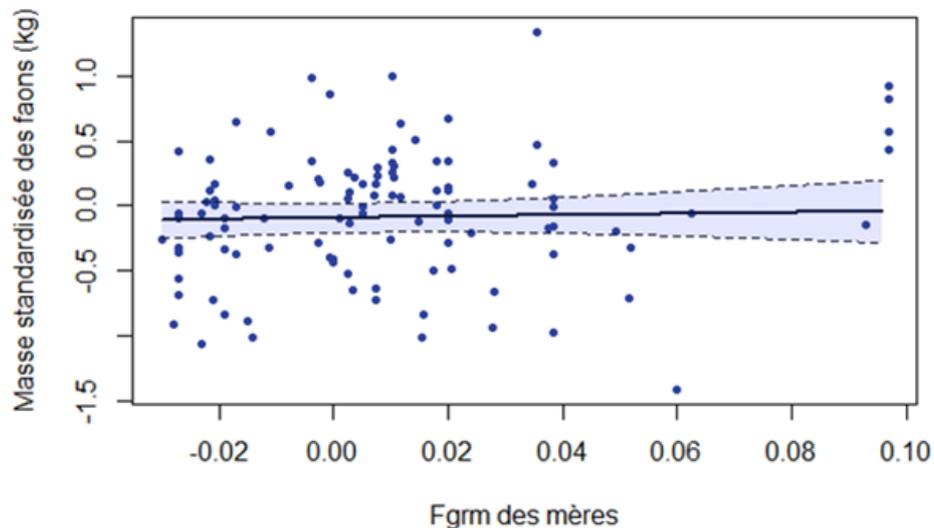


Figure 4 : Relation entre la masse standardisée des faons et l'indice de consanguinité F_{GRM} des mères. Les points correspondent aux valeurs brutes, la ligne continue aux prédictions du modèle, et les pointillés aux intervalles de confiance à 95%.

4. Discussion

De manière générale, on s'attend à ce que la consanguinité ait un effet néfaste sur les traits morphologiques des individus (chez la souris dans Jiménez *et al.* 1994 ; chez le mandrill dans Charpentier *et al.* 2006 ; ou encore chez le phoque dans Hoffman *et al.* 2014). Cette étude a donné des résultats en accord avec cette hypothèse pour ce qui est de la masse corporelle, de façon significative chez les juvéniles, et avec une tendance marginale chez les adultes. Ainsi, dans cette population du Sud de la France, il semblerait qu'en moyenne plus un individu est consanguin, plus sa masse, donc potentiellement sa valeur sélective, est faible. Aucune corrélation n'a cependant été trouvée en ce qui concerne l'effet de la consanguinité des mères sur la masse de leurs faons.

4.1. Dépression de consanguinité et masse corporelle

Chez les juvéniles, l'effet trouvé ici est relativement fort (entre 0.06 et 0.30 kg de moins pour les individus issus de demi-frères et sœurs par rapport aux individus non consanguins). Ce résultat rejoint ceux trouvés pour le cerf élaphe chez qui les faons issus de demi-frères et sœurs avaient entre 0.19 et 0.38 kg de moins que les non-consanguins (Huisman *et al.* 2016). Il s'agissait cependant d'une étude centrée sur des faons (nouveau-nés) dans une population « fermée » (vivant sur l'île de Rum) qui a montré que la variance du niveau de consanguinité diminue avec l'âge, en raison de la sélection viabilisante. Or, ici les juvéniles sont tous plus ou moins en fin de croissance, la période vraiment critique de leur vie touche à sa fin. Il est donc possible que la variance de consanguinité chez ces individus soit plus faible que chez les faons (pour lesquels l'ADN n'a pas été prélevée), et que cette étude manque une part de la variance de la masse corporelle et de la consanguinité, du fait de la sélection viabilisante qui agit sur les individus les plus faibles. Cela peut être le cas si par exemple les individus les plus consanguins meurent avant les sessions de captures, qui ont lieu en hiver, soit 7 à 9 mois après leur naissance.

Le fait que les adultes aient donné des résultats moins significatifs que les juvéniles était aussi attendu. En effet, ces individus ont également passé le filtre qui contre-sélectionne les individus les plus homozygotes, ne sont donc capturés que les individus ayant survécu à leur « période critique », et qui sont de ce fait potentiellement les moins consanguins.

La variance du niveau de consanguinité parmi les juvéniles et les adultes était cependant suffisante pour pouvoir détecter un effet néfaste de la consanguinité sur leur masse corporelle. Il est possible qu'un effet plus important encore soit détectable en utilisant directement le niveau de consanguinité des faons à la naissance, qui n'était pas disponible pour cette étude.

4.2. Dépression de consanguinité et soins parentaux

Il peut y avoir plusieurs raisons à l'absence de lien entre la consanguinité d'une mère et la masse corporelle de son petit. Premièrement, il se pourrait aussi que les traits purement morphologiques soient moins sensibles à la dépression de consanguinité que les traits d'histoire de vie comme la survie ou la fécondité (DeRose *et al.* 1999, où les traits d'histoire de vie ont été réduits d'environ 11.8 % à cause de la dépression de consanguinité, contre seulement 2.2 % pour les traits morphologiques). L'effet de la consanguinité d'une mère pourrait donc être plus visible au niveau de la survie de ses faons que de leur masse, qui dépend surtout des ressources disponibles. Or, la survie durant la première année de vie des individus fluctue plus fortement que durant toute la vie adulte (Clutton-Brock & Pemberton 2004). Dans cette population, la chasse, le fauchage par des véhicules agricoles ou la mauvaise qualité de la nourriture disponible en milieux forestiers peut réduire le taux de survie des faons quel que soit leur niveau de consanguinité, ce qui rend complexe l'étude de ce trait.

Il est également possible que le niveau de la consanguinité des mères ne soit pas le facteur principal déterminant la masse des faons. Les chevreuils sont des « *income breeders* », ils n'accumulent pas de réserves sous forme de graisse, et leur masse est largement déterminée par la qualité du milieu (Jönsson 1997). En effet, que ce soit pour les juvéniles ou les faons, les variables « type d'habitat » et « qualité de l'année » ont eu dans la majorité des modèles un effet significatif sur la masse corporelle (voir Résultats). Il est donc possible que dans cette espèce, la qualité des soins maternels soient trop dépendants de la qualité nutritive de l'habitat pour laisser paraître l'effet de la consanguinité des mères.

Par ailleurs, Huisman et ses collaborateurs ont également étudié le succès reproducteur des individus sur l'ensemble de leur vie chez le cerf élaphe (Huisman *et al.* 2016). Chez le cerf, qui est « *capital breeder* », la capacité des individus à faire des réserves (ou à les régénérer à la suite d'une année dont les ressources nutritives étaient pauvres) va avoir un effet sur le long terme (Huisman *et al.* 2016). Cela va se répercuter sur leur valeur sélective en réduisant potentiellement le nombre de descendants produits, tandis que chez le chevreuil, l'effet d'une

mauvaise année sera bien plus réduit dans le temps. En effet, un chevreuil qui subit des variations de masse corporelle à cause d'une bonne ou d'une mauvaise année aura tendance à récupérer plus rapidement, ce qui lui permettra de produire des petits l'année suivante si les conditions le permettent. Aussi, puisque l'effet de l'environnement sur la valeur sélective des individus n'est pas la même chez ces deux espèces, il serait intéressant d'étudier le succès reproducteur des chevreuils sur l'ensemble de leur vie. Cela pourrait donner un indice différent de leur valeur sélective, qui intégrerait plus de paramètres, à la fois environnementaux (qualité du domaine vital et des années vécues) et individuels (niveau de consanguinité, qualité des soins maternels, succès reproducteur, etc...).

4.3. Perspectives quant à la connectivité des habitats

Cette étude a démontré l'impact que peut avoir la dépression de consanguinité sur un traits fortement relié à la valeur sélective d'un individu, et ce dans une population ouverte dont les capacités de dispersion sont encore importantes.

Le fait que la variance du niveau de consanguinité chez le chevreuil en milieu ouvert soit quasiment la même que la population insulaire étudiée par Huisman *et al.* en 2016 montre que même de grandes capacités de dispersion peuvent ne pas suffire à maintenir un niveau d'hétérozygotie élevé dans la population. Cela souligne le fait que la connectivité des paysages est un paramètre crucial pour ce qui est de la pérennité des espèces, même pour une espèce aussi abondante et relativement adaptée à l'activité humaine que le chevreuil.

Il serait intéressant de pouvoir étudier directement les mécanismes d'évitement de consanguinité, qui jouent certainement un rôle dans la proportion d'individus consanguins d'une population (Szulkin & Sheldon 2008). Cela reste cependant complexe à mettre en œuvre en population naturelle sans un taux de capture très important, puisqu'il est nécessaire de pouvoir différencier les phénotypes mâles disponibles et ceux qui sont choisis par les femelles. Cependant, il peut être possible d'étudier indirectement l'évitement de consanguinité par le biais de la dispersion, qui est soupçonnée d'y tenir un rôle important chez les ongulés comme chez d'autres mammifères (Pusey 1987 ; Coulon *et al.* 2004 ; Banks *et al.* 2014). Ainsi, on pourrait par exemple étudier le lien entre le niveau de consanguinité des juvéniles et leur propension à disperser (Vanpé *et al.* 2016).

Cette étude s'inscrit dans le cadre de la compréhension globale de la dépression de consanguinité dans les populations naturelles. Elle prouve que de nombreuses espèces sont impactées, indirectement ou non par l'activité humaine, et ce sur de nombreux plans. Si rien n'est fait, la fragmentation croissante des habitats ces dernières décennies risque d'entraîner une augmentation du niveau global de consanguinité chez de nombreuses espèces.

Références

- Abbas, F., Morellet, N. and Hewison, A.J.M. (2011) Landscape fragmentation generates spatial variation of diet composition and quality in a generalist herbivore. *Oecologia*, 167(2), 401-411.
- Aitken, N., Smith, S., Schwarz, C., & Morin, P. A. (2004). Single nucleotide polymorphism (SNP) discovery in mammals: a targeted-gene approach. *Molecular ecology*, 13(6), 1423-1431.
- Andersen, R., Duncan, P. and Linnell, D.C. (1998), The European roe deer: the biology of success. *Scandinavian University Press*, 376.
- Andersen, R., Gaillard, J., Linnell, J. D. and Duncan, P. (2000), Factors affecting maternal care in an income breeder, the European roe deer. *Journal of Animal Ecology*, 69, 672-682.
- Anderson, D. R., Burnham, K. P., & White, G. C. (1998). Comparison of Akaike information criterion and consistent Akaike information criterion for model selection and statistical inference from capture-recapture studies. *Journal of Applied Statistics*, 25(2), 263-282.
- Archie, E. A., Hollister-Smith, J. A., Poole, J. H., Lee, P. C., Moss, C. J., Maldonado, J. E., ... & Alberts, S. C. (2007). Behavioural inbreeding avoidance in wild African elephants. *Molecular Ecology*, 16(19), 4138-4148.
- Banks, S. C., & Lindenmayer, D. B. (2014). Inbreeding avoidance, patch isolation and matrix permeability influence dispersal and settlement choices by male agile antechinus in a fragmented landscape. *Journal of animal ecology*, 83(2), 515-524.
- Chapman, J. R., Nakagawa, S., Coltman, D. W., Slate, J., & Sheldon, B. C. (2009). A quantitative review of heterozygosity–fitness correlations in animal populations. *Molecular ecology*, 18(13), 2746-2765.
- Charpentier, M., Setchell, J. M., Prugnolle, F., Wickings, E. J., Peignot, P., Balloux, F., & Hossaert-McKey, M. (2006). Life history correlates of inbreeding depression in mandrills (*Mandrillus sphinx*). *Molecular Ecology*, 15(1), 21-28.
- Cheyne, L., Gilot-Fromont, E., Rey, B., Quéméré, E., Débias, F., Duhayer, J., Pardonnet, S., Pellerin, M., Gaillard, J. M., & Lemaître, J. F. (2019 *in press*). Maternal effects shape offspring physiological condition but do not senesce in a wild mammal.
- Claeskens, G., & Hjort, N. L. (2008). *Model selection and model averaging*. Cambridge University Press.
- Clutton-Brock, T. H., & Pemberton, J. M. (Eds.). (2004). *Soay sheep: dynamics and selection in an island population*. Cambridge University Press.
- Coltman, D. W., & Slate, J. (2003). Microsatellite measures of inbreeding: a meta-analysis. *Evolution*, 57(5), 971-983.

- Coulon, A., Cosson, J. F., Angibault, J. M., Cargnelutti, B., Galan, M., Morellet, N., Petit, E., Aulagnier, S. and Hewison, A. J. (2004), Landscape connectivity influences gene flow in a roe deer population inhabiting a fragmented landscape: an individual-based approach. *Molecular Ecology*, 13, 2841-2850
- Csilléry, K., Johnson, T., Beraldi, D., Clutton-Brock, T., Coltman, D., Hansson, B., ... & Pemberton, J. M. (2006). Performance of marker-based relatedness estimators in natural populations of outbred vertebrates. *Genetics*, 173(4), 2091-2101.
- Debeffe, L., Morellet, N., Cargnelutti, B., Lourtet, B., Bon, R., Gaillard, J. M., & Hewison, A. M. (2012). Condition-dependent natal dispersal in a large herbivore: heavier animals show a greater propensity to disperse and travel further. *Journal of Animal Ecology*, 81(6), 1327-1327.
- DeRose, M. A., & Roff, D. A. (1999). A comparison of inbreeding depression in life-history and morphological traits in animals. *Evolution*, 53(4), 1288-1292.
- Ellegren, H., & Sheldon, B.C. (2008). Genetic basis of fitness differences in natural populations. *Nature*, 452, 169-175.
- Fahrig L. (2003). Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 487-515.
- Gaillard, J., Delorme, D., & Jullien, J. (1993). Effects of Cohort, Sex, and Birth Date on Body Development of Roe Deer (*Capreolus capreolus*) Fawns. *Oecologia*, 94(1), 57-61.
- Gaillard, J., Festa-Bianchet, M., Delorme, D., & Jorgenson, J. (2000). Body Mass and Individual Fitness in Female Ungulates: Bigger Is Not Always Better. *Proceedings: Biological Sciences*, 267(1442), 471-477.
- Gervais, L., Perrier, C., Bernard, M., Merlet, J., Pemberton, J., Pujol, B., Quéméré, E. (2019, *in press*). RAD-sequencing for estimating GRM-based heritability in the wild: a case study in roe deer. *Molecular Ecology Resources*. 18-0406
- Gillies, C. S., Hebblewhite, M., Nielsen, S. E., Krawchuk, M. A., Aldridge, C. L., Frair, J. L., Saher, D. J., Stevens, C. E. and Jerde, C. L. (2006), Application of random effects to the study of resource selection by animals. *Journal of Animal Ecology*, 75, 887-898.
- 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*, 78(1), 143-151.
- Heaton, M. P., Harhay, G. P., Bennett, G. L., Stone, R. T., Grosse, W. M., Casas, E., ... & Laegreid, W. W. (2002). Selection and use of SNP markers for animal identification and paternity analysis in US beef cattle. *Mammalian genome*, 13(5), 272-281.
- Heaton, M. (2005). Bovine single nucleotide polymorphisms (SNPs) and their use in animal identification, parentage testing, and traceback. *Midwestern Section of the American Society of Animal Science*, 8.
- Hewison, A. J. M., Gaillard, J. M., Angibault, J. M., Van Laere, G., & Vincent, J. P. (2002). The influence of density on post-weaning growth in roe deer *Capreolus capreolus* fawns. *Journal of Zoology*, 257(3), 303-309.
- Hewison, A. M., Morellet, N., Verheyden, H., Daufresne, T., Angibault, J. M., Cargnelutti, B., ... & Lourtet, B. (2009). Landscape fragmentation influences winter body mass of roe deer. *Ecography*, 32(6), 1062-1070.
- Hoffman, J. I., Simpson, F., David, P., Rijks, J. M., Kuiken, T., Thorne, M. A., ... & Dasmahapatra, K. K. (2014). High-throughput sequencing reveals inbreeding depression in a natural population. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(10), 3775-3780.

- Huisman, J., Kruuk, L. E., Ellis, P. A., Clutton-Brock, T., & Pemberton, J. M. (2016). Inbreeding depression across the lifespan in a wild mammal population. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *113*(13), 3585-3590.
- Jakob, E. M., Marshall, S. D., & Uetz, G. W. (1996). Estimating fitness: a comparison of body condition indices. *Oikos*, *77*(1), 61-67.
- Jimenez, J. A., Hughes, K. A., Alaks, G., Graham, L., & Lacy, R. C. (1994). An experimental study of inbreeding depression in a natural habitat. *Science*, *266*(5183), 271-273.
- Jönsson, K. I. (1997). Capital and income breeding as alternative tactics of resource use in reproduction. *Oikos*, 57-66.
- Kardos, M., Luikart, G., & Allendorf, F. W. (2015). Measuring individual inbreeding in the age of genomics: marker-based measures are better than pedigrees. *Heredity*, *115*(1), 63.
- Kardos, M., Taylor, H. R., Ellegren, H., Luikart, G., & Allendorf, F. W. (2016). Genomics advances the study of inbreeding depression in the wild. *Evolutionary applications*, *9*(10), 1205-1218.
- Keller, L. F. (1998). Inbreeding and its fitness effects in an insular population of song sparrows (*Melospiza melodia*). *Evolution*, *52*(1), 240-250.
- Keller, L. F., & Waller, D. M. (2002). Inbreeding effects in wild populations. *Trends in ecology & evolution*, *17*(5), 230-241.
- Kjellander, P., Gaillard, J. M., & Hewison, A. M. (2006). Density-dependent responses of fawn cohort body mass in two contrasting roe deer populations. *Oecologia*, *146*(4), 521-530.
- Lindström, J. (1999). Early development and fitness in birds and mammals. *Trends in Ecology & Evolution*, *14*(9), 343-348.
- Ljungqvist, M., Åkesson, M., & Hansson, B. (2010). Do microsatellites reflect genome-wide genetic diversity in natural populations? A comment on Väli et al.(2008). *Molecular Ecology*, *19*(5), 851-855.
- Marshall, T. C., Coltman, D. W., Pemberton, J. M., Slate, J., Spalton, J. A., Guinness, F. E., ... & Clutton-Brock, T. H. (2002). Estimating the prevalence of inbreeding from incomplete pedigrees. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *269*(1500), 1533-1539.
- McLoughlin, P. D., Gaillard, J. M., Boyce, M. S., Bonenfant, C., Messier, F., Duncan, P., ... & Klein, F. (2007). Lifetime reproductive success and composition of the home range in a large herbivore. *Ecology*, *88*(12), 3192-3201.
- McParland, S., Kearney, J. F., Rath, M., & Berry, D. P. (2007). Inbreeding effects on milk production, calving performance, fertility, and conformation in Irish Holstein-Friesians. *Journal of Dairy Science*, *90*(9), 4411-4419.
- Meagher, S., Penn, D. J., & Potts, W. K. (2000). Male-male competition magnifies inbreeding depression in wild house mice. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *97*(7), 3324-3329.
- Peterson, B. K., Weber, J. N., Kay, E. H., Fisher, H. S., & Hoekstra, H. E. (2012). Double digest RADseq: an inexpensive method for de novo SNP discovery and genotyping in model and non-model species. *PLoS one*, *7*(5), e37135.
- Purcell, S., Neale, B., Todd-Brown, K., Thomas, L., Ferreira, M. A., Bender, D., ... & Sham, P. C. (2007). PLINK: a tool set for whole-genome association and population-based linkage analyses. *The American journal of human genetics*, *81*(3), 559-575.
- Pusey, A. E. (1987). Sex-biased dispersal and inbreeding avoidance in birds and mammals. *Trends in ecology & evolution*, *2*(10), 295-299.

- Pusey, A., & Wolf, M. (1996). Inbreeding avoidance in animals. *Trends in ecology & evolution*, 11(5), 201-206.
- Quéméré, E., Gaillard, J. M., Galan, M., Vanpé, C., David, I., Pellerin, M., ... & Pemberton, J. M. (2018). Between-population differences in the genetic and maternal components of body mass in roe deer. *BMC evolutionary biology*, 18(1), 39.
- Sæther, B. E., & Engen, S. (2015). The concept of fitness in fluctuating environments. *Trends in ecology & evolution*, 30(5), 273-281.
- Sewalem, A., Kistemaker, G. J., Miglior, F., & Van Doormaal, B. J. (2006). Analysis of inbreeding and its relationship with functional longevity in Canadian dairy cattle. *Journal of dairy science*, 89(6), 2210-2216.
- Slate, J., Kruuk, L. E. B., Marshall, T. C., Pemberton, J. M., & Clutton-Brock, T. H. (2000). Inbreeding depression influences lifetime breeding success in a wild population of red deer (*Cervus elaphus*). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 267(1453), 1657-1662.
- Smith, N. G. (1998). The dynamics of maternal-effect selfish genetic elements. *Journal of theoretical biology*, 191(2), 173-180.
- Szulkin, M., & Sheldon, B. C. (2008). Dispersal as a means of inbreeding avoidance in a wild bird population. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1635), 703-711.
- Vanpé, C., Debeffe, L., Hewison, A. M., Quéméré, E., Lemaître, J. F., Galan, M., ... & Merlet, J. (2015). Reduced microsatellite heterozygosity does not affect natal dispersal in three contrasting roe deer populations. *Oecologia*, 177(3), 631-643.
- Visscher, P. M., Medland, S. E., Ferreira, M. A., Morley, K. I., Zhu, G., Cornes, B. K., ... & Martin, N. G. (2006). Assumption-free estimation of heritability from genome-wide identity-by-descent sharing between full siblings. *PLoS genetics*, 2(3), e41.
- Vanpé, C., Debeffe, L., Galan, M., Hewison, A. M., Gaillard, J. M., Gilot-Fromont, E., ... & Merlet, J. (2016). Immune gene variability influences roe deer natal dispersal. *Oikos*, 125(12), 1790-1801.
- Wall, E., White, I. M. S., Coffey, M. P., & Brotherstone, S. (2005). The relationship between fertility, rump angle, and selected type information in Holstein-Friesian cows. *Journal of Dairy Science*, 88(4), 1521-1528.
- Wang, D. G., Fan, J. B., Siao, C. J., Berno, A., Young, P., Sapolsky, R., ... & Kruglyak, L. (1998). Large-scale identification, mapping, and genotyping of single-nucleotide polymorphisms in the human genome. *Science*, 280(5366), 1077-1082.
- Woodworth, L. M., Montgomery, M. E., Briscoe, D. A., & Frankham, R. (2002). Rapid genetic deterioration in captive populations: causes and conservation implications. *Conservation Genetics*, 3(3), 277-288.

Annexes

Annexe 1 : Localisation des sites de capture, dans le Sud de la France



Annexe 2 : Standardisation de la masse corporelle par le sexe des individus

La masse corporelle des individus étudiés a été standardisée par plusieurs facteurs connus pour avoir une forte influence sur elle, mais pour lesquels aucune interaction avec l'effet du taux consanguinité n'était attendue. Dans certaines populations il est possible d'observer une différence significative de masse entre les mâles et les femelles pouvant aller jusqu'à près d'un kilogramme (Hewison *et al.* 2002). Aussi, pour en tenir compte dans tous les modèles employés sans réduire en la puissance des tests, la masse de chaque individu a été standardisée par la masse moyenne de chaque sexe.

Pour cela, la moyenne des individus pour chaque sexe a été calculée (Figure 5). La masse standardisée par le sexe correspond à la masse de chaque individu relevée au moment de la capture, soustraite à cette moyenne.

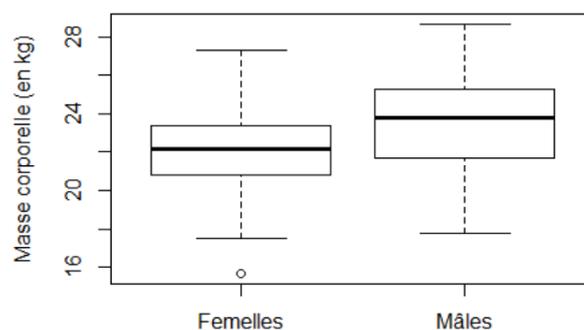


Figure 5 : Masse corporelle des individus en fonction de leur sexe

Annexe 3 : Standardisation de la masse corporelle des juvéniles par la date de capture

Chez les individus de moins de neuf mois, il a également fallu tenir compte de la croissance. En effet, ils peuvent prendre jusqu'à une vingtaine de grammes par jour (Hewison *et al.* 2002). La masse des adultes ne varie pas avec l'âge (Andersen *et al.* 2000), mais les juvéniles continuent de prendre de la masse entre le début et la fin des captures hivernales (novembre à mi-février). L'âge précis des juvéniles était complexe à estimer après les premiers mois, c'est la date de capture qui a servi à standardiser la masse. La variable de masse corrigée par le sexe suivant une loi normale (Shapiro-Wilk normality test, p-value = 0.398), la masse de chaque individu a été standardisée aux valeurs du 21 janvier (médiane des dates de captures des jeunes) en utilisant la régression linéaire entre la masse et la date au moment de la capture :

$$\text{Masse au 21 janvier} = \text{masse à la capture} - 0.03276 \times (21 - \text{date julienne de capture}) ,$$

où 0.03276 correspond à la pente de la régression linéaire entre la masse et la date de capture (Figure 6).

Les faons ont également vu leur masse corporelle standardisée par la date de naissance, puisqu'il a été prouvé que la date à laquelle ils sont nés peut faire varier leur masse (Gaillard *et al.* 1993), de la même façon que pour la masse des juvéniles, en utilisant la formule :

$$\text{Masse au 21 janvier} = \text{masse à la capture} - 0.01691 \times (21 - \text{date julienne de naissance})$$

où 0.01691 correspond à la pente de la régression linéaire entre la masse et la date de naissance (Figure 7).

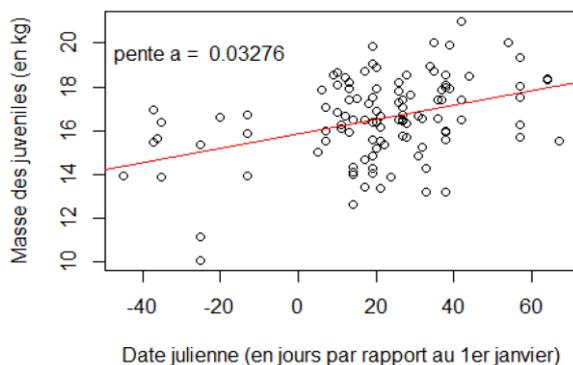


Figure 6 : Masse corporelle des juvéniles en fonction de la date julienne de capture

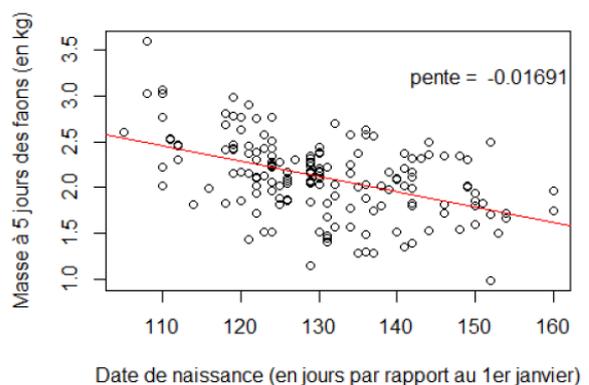


Figure 7 : Masse corporelle des faons en fonction de la date julienne de naissance

Annexe 4 : Estimation de la qualité de l'habitat

Puisque la qualité nutritive de l'habitat dans lequel les individus se développent a un effet important sur la masse corporelle (Quéméré *et al.* 2018), ce facteur a été ajouté à tous les modèles sous deux formes : le type de milieu dans lequel les individus ont été capturés, et la qualité de l'année de capture, dont les détails sont donnés ci-dessous :

Le type de milieu a été décrit sous la forme d'une variable qualitative a trois modalités basées sur la structure du paysage en termes de surfaces boisées sur les sites de capture : les zones forestières (fermées), les zones agricoles (ouvertes) et les zones mixtes (Hewison *et al.* 2009). Ce découpage permet d'avoir un premier indice de la quantité et de la qualité de nourriture disponible pour les jeunes comme pour les adultes, puisqu'il a été découvert que les chevreuils profitent largement depuis des années des cultures humaines en se nourrissant des jeunes pousses et des récoltes (Abbas 2011). Aussi, les milieux ouverts représentent les habitats les plus favorables au développement des individus, et les milieux fermés les moins favorables.

De plus, la quantité et la qualité de la nourriture disponible varie d'une année sur l'autre (Kjellander *et al.* 2006). Pour quantifier cette différence interannuelle, la masse moyenne des juvéniles (très sensible aux variations d'apports nutritifs, Hewison *et al.* 2002) a été calculée pour chaque année après avoir été standardisée par la date de capture (comme vu précédemment). La qualité de l'année a été indexée la valeur annuelle créée à partir de tous les jeunes capturés depuis 1998 (où $N = 253$, et non pas uniquement ceux qui ont été génotypés pour lesquels $N = 110$ pour les juvéniles). Enfin, afin de prendre également en compte la période estivale (pour laquelle aucune capture de juvénile n'avait été faite), un autre indice a été calculé avec la masse des faons estimée à 5 jours (qui ont été capturés exclusivement en été), et un test de corrélation entre les deux indices a prouvé qu'ils avaient tendance à donner une indication similaire sur la qualité des années (Analyse of Variance, p -value = 0.0808, coefficient = 0.0735).

Annexe 5 : Standardisation de la masse corporelle des faons par l'âge

Contrairement aux juvéniles pour lesquels l'âge précis n'est pas disponible, l'âge (en jours) des faons a été estimé durant la capture. C'est pourquoi leur masse corporelle a directement été standardisée par leur âge. La masse corrigée par le sexe des faons suivant également une loi normale (Shapiro-Wilk normality test, p -value = 0.0913).

Toutes les masses ont été reportées à une masse estimée pour 5 jours après la naissance, en utilisant la formule suivante :

$$\text{Masse à 5 jours} = \text{masse à la capture} - 0.138 \times (5 - \text{âge à la capture})$$

où 0.0138 correspond à la pente de la régression linéaire entre la masse et l'âge (Figure 8)

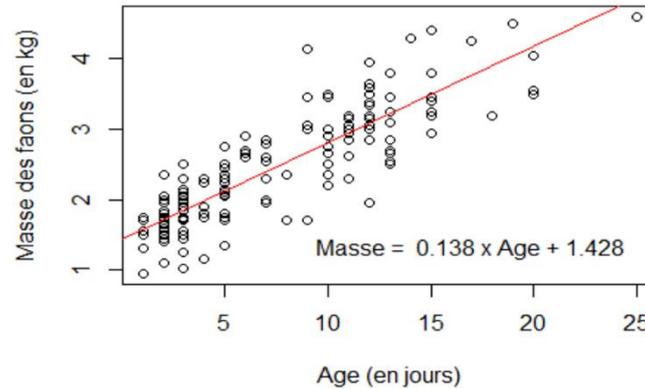


Figure 8 : Masse corporelle des faons en fonction de leur âge

Annexe 6 : Tables d'AIC complètes pour les modèles linéaires mixtes

M1 : Masse standardisée des juvéniles en fonction de leur niveau de consanguinité F_{GRM} , du type de habitat (Habitat) et de la qualité de l'année (Qualité) :

Intercept	F_{GRM}	Habitat	Qualité année	Hab: F_{GRM}	Qual: F_{GRM}	Df	AIC	Δ AIC	Weight
-13.25	-11.06	+	0.6551	+	6.066	10	417.5	0.00	0.857
-13.15	-9.042	+	0.6488	+		9	422.3	4.82	0.077
-2.353	-11.88	+		+		8	433.8	5.28	0.061
-13.36	-139.4	+	0.6615		7.919	8	428.0	10.51	0.004
-13.34	-3.933	+	0.6595			7	432.9	15.45	0.000
-2.353	-3.631	+				6	433.6	16.14	0.000
-13.10		+	0.6464			6	436.5	18.98	0.000
-20.13			1.1930			4	483.4	48.64	0.000
-19.80	4.996		1.1710			5	485.1	50.36	0.000
-19.74	-28.50		1.1670		16.900	6	486.1	51.31	0.000
-0.049						3	491.1	56.31	0.000
-0.086	6.103					4	492.6	57.82	0.000

Table 4 : Sélection de modèle réalisée sur le modèle juvéniles (M2). Effet aléatoire (pour tous les modèles) : année de capture. Hab: F_{GRM} = interaction entre les variables « type d'habitat » et « F_{GRM} ». Qual: F_{GRM} = interaction entre les variables « qualité de l'année » et « F_{GRM} ». Le modèle complet est mis en évidence en gras.

M2 : Masse standardisée des adultes en fonction de leur niveau de consanguinité (F_{GRM}), du type d'habitat et de la qualité de l'année :

Intercept	F_{GRM}	Habitat	Qualité année	Hab: F_{GRM}	Qual: F_{GRM}	Df	AIC	Δ AIC	Weight
-0.3828	-7.673	+				7	1131.2	0.00	0.228
-0.1551	-7.623					5	1131.6	0.34	0.193
-2.3520	-7.479	+	0.1170			8	1132.5	1.32	0.118
-0.4446		+				6	1132.8	1.56	0.104
2.0970	-7.447		0.1147			6	1132.9	1.66	0.100
-0.2478						4	1133.0	1.81	0.092
-2.6290		+	0.1299	+		9	1133.9	2.68	0.060
-0.4794	4.468	+		+		9	1134.1	2.93	0.053
-2.3850			0.1264			5	1134.2	2.95	0.052
-2.3530	4.415	+	0.1172		-0.7134	9	1134.6	3.43	0.037
-2.1030	23.670		0.1151		-1.8670	7	1134.8	3.62	0.034
-2.2630	4.059	+	0.1062	+		10	1135.6	4.42	0.023
-2.2360	43.650	+	0.1047	+	-2.3190	11	1137.6	6.40	0.008

Table 5 : Sélection de modèle réalisée sur le modèle adulte (M1). Effets aléatoires (pour tous les modèles) : année de capture et identifiant de l'individu. Hab: F_{GRM} correspond à l'interaction entre les variables « type d'habitat » et « F_{GRM} ». Qual: F_{GRM} correspond à l'interaction entre les variables « qualité de l'année » et « F_{GRM} ». Le modèle complet est mis en évidence en gras.

M3 : Masse standardisée des faons en fonction du niveau de consanguinité F_{GRM} de leur mère, du type d'habitat et de la qualité de l'année :

Intercept	F_{GRM}	Habitat	Qualité année	Hab: F_{GRM}	Qual: F_{GRM}	Df	AIC	Δ AIC	Weight
0.2681		+				5	154.6	0.00	0.423
0.2126	1.801	+				6	155.6	1.04	0.251
-1.6810		+	0.1116			6	156.0	1.44	0.205
-1.7530	1.811	+	0.1125			7	157.1	2.51	0.121
-1.3250	-39.23	+	0.0867		2.375	8	159.1	4.50	0.036
0.1593	3.533	+		+		8	159.2	4.59	0.035
-3.5120	3.194		0.1987			5	159.4	4.80	0.031
-0.0952	3.439					4	159.8	5.20	0.026
-2.5870	-69.26		0.1449		4.187	6	160.6	6.00	0.017
-1.5540	3.305	+	0.0985	+		9	160.9	6.34	0.014
-3.8860			0.2221			4	161.1	6.56	0.013
-0.0638						3	162.1	7.55	0.008
-1.3180	-23.69	+	0.0848	+	1.540	10	163.2	8.66	0.005

Table 6 : Sélection de modèle réalisée sur le modèle faons (M2). Effet aléatoire (pour tous les modèles) : année de capture. Hab: F_{GRM} = interaction entre les variables « type d'habitat » et « F_{GRM} », et Qual: F_{GRM} = interaction entre les variables « qualité de l'année » et « F_{GRM} ».