

Analyse des traits de personnalité et leur ontogenèse chez le chevreuil *Capreolus capreolus* en situation d'isolement

Stage réalisé dans le cadre du module Initiation à la Recherche,
M1 - Mention Écologie



Morgan LE TRON

Université Paul Sabatier – UT3

Parcours Modélisation des systèmes écologiques

Marie-Line MAUBLANC

Comportement et Écologie de la Faune Sauvage - INRAE

24 chemin de Borde-Rouge - Auzeville

31326 CASTANET-TOLOSAN CEDEX



INRAE



Remerciements

Merci à ma responsable de stage Mme Marie-Line Maublanc de m'avoir accueillie au sein du CEFS et de m'avoir permis d'approfondir mes connaissances sur la faune sauvage à travers ces analyses et par la rencontre des animaux étudiés sur le site expérimental de Gardouch, ainsi que de m'avoir accompagnée tout au long de mon stage malgré les évènements. Merci également à Mr Eric Bideau de m'avoir accueillie sur la station de Gardouch ainsi que d'avoir apprivoisé et manipulé les chevrettes afin de pouvoir mettre en place ce type d'expérience. Merci à Mr Georges Gonzalez, le cameraman qui a enregistré toutes les vidéos des chevrettes, qui ont été analysées dans cette étude. Merci à Mr Jean-François Gerard pour m'avoir aidée dans les analyses statistiques utilisées. Je tiens aussi à remercier l'équipe pédagogique du Master 1 Mention Ecologie et Modélisation des systèmes écologiques, pour tous les enseignements sur les biostatistiques et l'utilisation du logiciel RStudio. Merci au personnel du CEFS de l'INRAE d'avoir permis la réalisation de ce stage. Enfin, je remercie également Mr Chemouel Zekri pour avoir participé à l'illustration de la page de couverture.

Abstract

Personality is defined by behavioural differences between individuals of a same species, which are consistent across time and contexts. The presence of temperament in animals has been observed for a long time but without being measured or quantified. Nonetheless, personality traits like boldness, aggressiveness, activity, exploration and sociality allow to characterize different behavioural profiles. In this study, behaviours linked to these traits have been recorded during 5 minutes in an experimental context of isolation of group living female roe deer at youth-age then at adulthood, i.e. after sexual maturity. Indeed, the roe deer is a widely spread species in Europe, which makes it an interesting subject of study in order to better understand its behaviour, therefore improving the relationships between this wild animal and human activities. Time spent on each behaviour and in each area of test enclosures have been recorded and compared between individuals, then for each individual between young age and adulthood, to study the persistence of their behavioural profiles. Finally, repeatability has been assessed for each individual by comparing each replicate with the others of the same year. This study confirms the existence of different behavioural profiles that are consistent across time in a context of isolation. However, these inter-individual differences could occur in several contexts and it would be interesting to link these results with those of studies on female roe deer submitted to other situations, e.g. to a novel object.

Key-words : *roe deer, behavioural profiles, social isolation, inter-individual differences, ontogeny.*

Résumé

La personnalité se définit par des différences comportementales entre des individus d'une même espèce, qui sont cohérentes à travers le temps et différents contextes. L'existence de tempérament chez les animaux a longtemps été observée sans être mesurée ou bien quantifiée. Néanmoins, des traits de personnalité comme l'audace, l'agressivité, l'activité, l'exploration ainsi que la sociabilité permettent de caractériser différents profils comportementaux. Dans cette étude, des comportements liés à ces traits ont été relevés pendant 5 minutes en situation expérimentale d'isolement sur des chevrettes (femelles chevreuils) élevées en groupe, à l'âge juvénile puis à l'âge adulte, i.e. après la maturité sexuelle. En effet, le chevreuil est une espèce très répandue en Europe, ce qui fait de lui un objet d'étude très intéressant afin de mieux comprendre son fonctionnement et ainsi d'améliorer la cohabitation entre l'animal sauvage et l'humain. Les temps consacrés à chaque comportement et les temps passés dans chaque zone de l'enclos test ont été enregistrés et comparés entre les individus, puis pour chaque individu entre l'âge juvénile et l'âge adulte, afin d'étudier l'ontogenèse de leurs profils comportementaux. Enfin, la répétabilité a été analysée pour chaque animal à chaque âge, en comparant les répétitions de la même année. Cette étude permet de confirmer l'existence de profils comportementaux différents et cohérents à travers le temps en contexte d'isolement. Néanmoins, ces différences inter-individuelles peuvent apparaître dans différents contextes et il serait intéressant de relier ces résultats à ceux d'autres études effectuées sur des chevrettes soumises à d'autres situations, comme, par exemple, la confrontation à un objet nouveau.

Mots-clés : *chevreuil, profils comportementaux, isolement social, différences inter-individuelles, ontogenèse.*

Sommaire :

Introduction.....1

Matériel & méthodes.....2

- a. Installation expérimentale de Gardouch.....2
- b. Espèce et animaux étudiés.....3
- c. Protocole expérimental en situation d'isolement.....4
- d. Analyses vidéos et description de l'éthogramme.....5
- e. Méthodes statistiques.....6
 - i. Étude des profils comportementaux.....6
 - ii. Étude de l'ontogenèse de ces différents profils.....7
 - iii. Étude du phénomène d'habituation.....7

Résultats.....8

- a. Étude des profils comportementaux.....8
 - i. À l'âge juvénile.....8
 - 1. Durées des comportements
 - 2. Temps passés dans chaque zone
 - ii. À l'âge adulte.....11
 - 1. Durées des comportements
 - 2. Temps passés dans chaque zone
- b. Étude de l'ontogenèse des traits de personnalité.....14
 - i. Durées des comportements.....14
 - ii. Temps passés dans chaque zone.....16
- c. Étude du phénomène d'habituation.....17

Discussion & conclusion.....19

Bibliographie.....21

Annexe.....

Introduction

La personnalité chez les animaux est un sujet très apprécié en écologie comportementale et engendre de nombreux débats scientifiques dus à l'interprétation rapide et controversée de ce terme (Roche *et al.*, 2016). La définition la plus communément utilisée pour expliquer la personnalité animale serait l'existence de différences comportementales inter-individuelles cohérentes ou répétables à travers le temps et les situations (Réale *et al.*, 2007). Ces variations comportementales entre individus seraient influencées par les effets combinés des différences génétiques et environnementales affectant durablement le phénotype d'un individu (Dingemanse & Araya-Ajoy, 2015). Afin de déceler ces différences, les principaux traits de personnalité étudiés sur la plupart des espèces sont l'activité, l'audace (soit la tendance à prendre des risques), la tendance à l'exploration, l'agressivité ou encore la sociabilité (Réale *et al.* 2007). Cependant, certains traits de personnalité peuvent s'avérer bien plus révélateurs de variations entre les individus que d'autres selon l'espèce étudiée et son écologie (Koski, 2014). Ainsi, plusieurs méthodes ont été approuvées afin d'observer les réponses comportementales des animaux dans le but de caractériser différents profils comportementaux, comme par exemple le test de l'objet nouveau qui permet d'étudier les réactions des individus dans une situation où ils peuvent se différencier sur un gradient de néophobie (Chalaud, 2016 ; Niccolai, 2019).

Dans notre étude, la situation choisie a été l'isolement dans un environnement familier, test effectué afin de décrire d'éventuelles différences comportementales chez le chevreuil européen *Capreolus capreolus* lorsque celui-ci se retrouve isolé de ses congénères, cette situation inhabituelle étant considérée comme stressante pour des animaux élevés en groupe. De ce fait, les traits de personnalité sélectionnés ici visent à décrire un gradient de vigilance ainsi que de la tendance à chercher à échapper à la situation, soit l'audace et l'activité, étant donné l'isolement imposé. Néanmoins, la sociabilité d'un individu peut être également analysée dans cette étude par ses déplacements en direction de ses congénères.

Le chevreuil européen fait l'objet de très peu de recherches menées sur l'existence de personnalités, pourtant *Capreolus capreolus* est l'espèce de cervidé la plus abondante en Europe (Burbaité & Csányi, 2009), et en forte expansion depuis plusieurs dizaines d'années selon l'ONCFS et l'IUCN. Cette espèce est soumise à un plan de chasse obligatoire (Article 17 de la loi du 29 décembre 1978). Combiné à l'augmentation de l'urbanisation et de l'utilisation de l'espace pour les activités humaines, les conflits entre l'homme et ces animaux ne cessent de croître, notamment en sylviculture et sur les

marâchages mais également sur certaines exploitations agricoles (vigne, vergers...), du fait de la forte plasticité écologique de cette espèce lui permettant d'occuper de nombreux milieux différents allant des prairies et des champs agricoles aux étages montagnards en passant par les marais en plus des lisières (Wang & Schreiber, 2001; ONCFS, 2019). Cette forte plasticité et l'augmentation des populations facilitent aussi la propagation de pathogènes (Burbaite & Csanyi, 2009). De ce fait, étudier l'écologie et le comportement de cette espèce sauvage semble primordial afin de mieux comprendre comment celle-ci fonctionne et ainsi de permettre une atténuation de ces conflits tout en conciliant le développement et la viabilité des populations. De plus, l'existence de personnalités chez cette espèce permettrait potentiellement de distinguer les individus ayant plus tendance à se disperser (Cote *et al.*, 2010 ; Debeffe *et al.*, 2014) et donc à explorer de nouveaux domaines vitaux causant éventuellement des dommages sur les cultures ou d'autres activités humaines. Néanmoins, les traits de personnalité peuvent changer au cours de la vie d'un animal suite à des changements physiologiques tels que la maturité sexuelle ou encore pendant la période de reproduction (Neave *et al.*, 2020).

Ainsi, l'objectif de cette étude consiste à déceler l'existence d'éventuelles différences comportementales inter-individuelles et cohérents à travers le temps en situation d'isolement dans un environnement familial sur des chevrettes apprivoisées dès leur naissance et vivant en groupe. Si différents profils comportementaux basés sur des gradients de vigilance et d'activité se distinguent et restent stables entre l'âge juvénile et l'âge adulte, l'existence de personnalités chez cette espèce serait confirmée, dans ce contexte d'isolement, incitant à compléter ce type d'étude dans d'autres contextes. Enfin, les répétitions effectuées à un même âge ont été comparées entre elles afin de constater si une certaine habitude à la situation imposée se serait installée.

Matériel & méthodes

a. Installation expérimentale de Gardouch

Le site d'étude de Gardouch se situe à 35km au sud-est de Toulouse. Cette installation expérimentale est gérée par le laboratoire du CEFS étudiant le comportement et l'écologie de la faune sauvage sur les chevreuils, dont ceux élevés sur ce site mais, plus globalement, sur les cervidés et bovidés en général.

Au départ, en 2001, le centre de recherche avait récupéré quelques individus en captivité provenant de l'installation expérimentale du CNRS à Chizé, puis les chercheurs ont commencé à apprivoiser les chevreuils dès la naissance, afin de pouvoir manipuler ces

animaux sauvages sans ajouter encore plus de stress que celui engendré par les conditions expérimentales.

Actuellement, 27 chevreuils sont répartis dans différents enclos sur ce site d'une vingtaine d'hectares. Une première zone est constituée d'un grand enclos boisé de 13ha, qui a été consacré à l'étude de l'organisation socio-spatiale d'une micro-population de chevreuils et de son impact sur le milieu, cet enclos ayant accueilli jusqu'à 7 chevreuils adultes et leurs jeunes de l'année, et actuellement occupé par deux chevrettes seulement (*Fig. 1*). Une



Figure 1: Plan de la station expérimentale du CEFS à Gardouch (31).

seconde zone regroupe plusieurs enclos de 1/2ha chacun environ, abritant soit un mâle isolé, du fait de leur caractère territorial très marqué, soit 2 ou 3 femelles, regroupées par année de naissance. Chaque enclos se compose essentiellement de graminées et d'herbacées, avec quelques arbustes (genêts, troènes...) et pour certains quelques arbres, (peupliers, frênes...).

Trois techniciens animaliers

soignent les animaux sur le site et deux, voire trois chercheurs du CEFS s'occupent de l'approvisionnement des animaux dès leur naissance puis de maintenir les relations avec les chevreuils tout au long de leur vie afin de pouvoir manipuler et étudier ces individus sur le long-terme.

b. Espèce et animaux étudiés

Le chevreuil européen *Capreolus capreolus* est l'espèce de cervidé la plus représentée actuellement en France et en Europe de l'ouest en général (Burbaite & Csanyi, 2009), dans une bande entre 40° et 60° de latitude nord. Cet animal mesure entre 60 et 70 cm au garrot (Maublanc *et al.*, 1991) et présente un dimorphisme sexuel avec la présence de bois chez les mâles (INPN, 2015). Les brocards, mâles chevreuils, sont territoriaux de mars à fin août avec un domaine pouvant s'étendre jusqu'à 35ha en milieu forestier

(ONCFS, 2019), et jusqu'à une centaine d'hectares en milieu agricole (Maublanc *et al.*, 1991). Concernant les femelles, leur domaine vital se trouve fortement réduit juste après la mise-bas des faons, au mois de mai ou juin, du fait de l'absence de mobilité des nouveau-nés, puis retrouve une surface semblable à celle relevée chez les mâles. Les juvéniles atteignent leur maturité sexuelle et se dispersent vers 1 an, avant la mise-bas suivante de leur mère. Avec l'augmentation de la densité des populations de chevreuils (IUCN, 2015), les domaines vitaux peuvent subir une forte réduction associée à une atténuation de l'agressivité des individus ainsi qu'à une augmentation des interactions inter-individuelles (ONCFS, 2019). Cet herbivore consomme principalement des végétaux semi-ligneux tels que le lierre, les ronces, la callune... selon les disponibilités locales, et des ligneux comme le charme *Carpinus betulus*, l'orme *Ulmus campestris*, l'érable *Acer sp.*, ou encore le chêne *Quercus sp.*, ainsi que quelques résineux comme le sapin *Abies alba* ou le pin *Pinus sp.* Il se nourrit également d'herbacées et de fruits forestiers.

Les animaux observés dans cette étude ont été élevés au biberon dès leur naissance. Par la suite, les animaux sont nourris quotidiennement aux granulés par les techniciens et de quelques glands ou du pain sec broyé en guise de friandise par les chercheurs, afin de maintenir une bonne relation avec ces animaux qui redeviennent facilement distants si on les laisse sans contact humain.

La cohorte observée se compose de sept puis six femelles (Quooki, Quachou, Quenelle, Quiwi, Quorine, Quouette et Quick) nées en 2016 et élevées ensemble dans un petit enclos à l'âge juvénile puis dans un plus grand enclos à l'âge adulte. Celles-ci ont été filmées à l'âge de 3-4 mois en 2016 puis d'un peu moins de 3 ans en 2019. La 7ème chevrette, Quick, n'a malheureusement pas survécu jusqu'à l'âge du deuxième test pour des raisons encore indéterminées, malgré les analyses vétérinaires.

Les expériences sont menées sur des femelles car celles-ci sont plus faciles à manipuler en toute saison que les mâles, compte tenu des fortes variations hormonales saisonnières chez ces derniers, influençant leurs comportements, notamment leur agressivité pendant la période territoriale.

c. Protocole expérimental en situation d'isolement

L'expérience mise en place consiste à filmer pendant 5 min chacune des chevrettes de la cohorte, amenées une par une dans un petit enclos « test », entouré de brise-vent agrafé sur le grillage, de façon à limiter la vue des autres chevrettes. L'enclos test utilisé pour les faons était d'environ 5 m x 8 m, celui utilisé 2 ans plus tard étant d'environ 8 m x 8 m. Un autre enclos non adjacent à l'enclos « test » est qualifié d'enclos d'attente et contient les autres individus de la cohorte pendant toute la session d'observation. Bien que non

adjacent, cet enclos se situe vers la porte de l'enclos test, particulièrement dans l'installation des juvéniles. Ces deux enclos font partie de l'enclos quotidien de ces femelles et ne sont donc pas des lieux qu'elles découvrent lors de l'expérience. Ainsi, seule la situation d'isolement devrait influencer le comportement des chevreuils. Cependant, le cameraman se trouve dans l'enclos test des faons, à côté de la trappe d'entrée/sortie, avec une caméra sur trépied et peut donc faire office d'objet nouveau, soit de comportements d'explorations à son égard (*Fig. 2*). De la même façon chez les adultes, la porte de la cabane où se trouve le cameraman est ouverte et rend donc celui-ci accessible aux chevrettes.

Néanmoins aucun autre animal n'est présent dans les enclos adjacents à l'enclos test. La présence d'arbres et de zones où l'on ne peut pas voir l'animal dans l'enclos test des jeunes implique des parties de séquence dites « hors champ » qui n'ont pas eu lieu dans l'expérience chez les adultes (*Fig. 2*).

Cette expérience en situation d'isolement a été répétée 9 fois sur les juvéniles en septembre et octobre 2016, et 8 fois sur les adultes en février et mars 2019 (*Annexe 1*). Chaque observation a été enregistrée sur un caméscope, puis copiée sur un ordinateur pour analyse.

d. Analyses vidéos et description de l'éthogramme

L'analyse de 63 vidéos de faons et 48 vidéos d'adultes pour un total de 111 vidéos a donc été réalisée sur cette cohorte de 7 puis 6 femelles avec le logiciel BORIS (version 7.9.7) à vitesse normale, à partir de fichiers de formats « .mov » ou « .mpeg ». Chaque observation est limitée à 300 secondes, soit 5 minutes, et débute lorsque l'enclos test est refermé après l'entrée de l'animal. Une seule observation fut inférieure à 5 minutes : la première répétition de Quiwi, le 19 février 2019, dure 4min et 48s.

Les différents comportements relevés sur les vidéos sont décrits dans l'éthogramme en annexe (*Annexe 2*). Le comportement « piaille » sera par la suite considéré comme un état d'une durée de une seconde lors des analyses sur les durées des comportements des faons. Quelques comportements ont été prévus mais n'ont jamais été observés comme les états « couchée » ou « miction ».

L'emplacement des chevreuils dans l'enclos durant l'expérience a également été relevé pendant ces observations. L'enclos test des adultes a été séparé virtuellement en 4 zones (*Fig. 2*) : une zone près de la porte d'entrée-sortie (« *porte* »), une zone à gauche du cameraman du même côté que la porte (« *gauche* »), une zone dans la partie droite de l'enclos (« *droite* ») et une zone près de la cabane où se trouve le cameraman (« *cameraman-cabane* »). Tandis que l'enclos test des juvéniles a été divisé en 5 zones

(Fig. 2), la 5^{ème} zone correspondant à l'emplacement de la trappe d'entrée des animaux, située entre la zone « porte » (utilisée pour faire sortir les jeunes) et le cameraman qui se trouve à droite de la trappe. Dans les deux cas, la zone « porte » se trouve en direction de l'enclos d'attente où sont les autres individus de la cohorte, mais pas adjacent à celui-ci, et le chercheur manipulant l'individu observé se trouve derrière le grillage près de la porte.

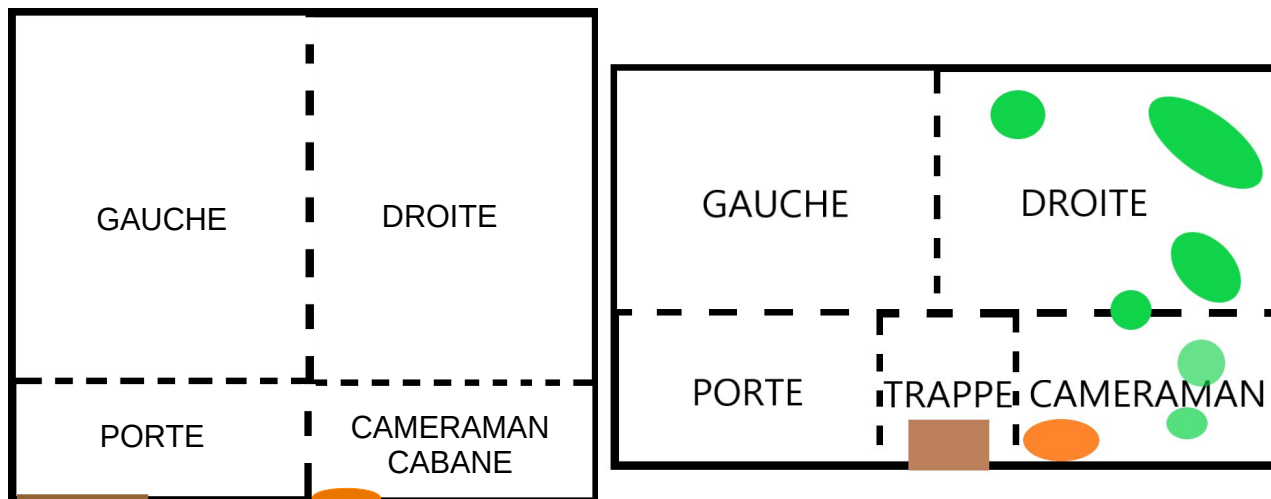


Figure 2: Schémas des enclos test des adultes (à gauche) et des jeunes (à droite) avec l'emplacement du cameraman en orange, l'entrée des animaux en marron et la présence d'arbres et d'arbustes en vert

e. Méthodes statistiques

i. Étude des profils comportementaux

Dans un premier temps, les différences comportementales inter-individuelles ont été analysées séparément chez les juvéniles puis à l'âge adulte, afin d'en dégager des potentiels profils comportementaux. Le temps consacré à chaque comportement et le temps passé dans chaque zone ainsi que la fréquence de ces comportements et de ces changements de zones ont été relevés. Cependant uniquement les durées (*en secondes*) ont été conservées dans l'analyse statistique, celles-ci apportant plus d'informations que les occurrences, n'apportant finalement d'informations que sur le niveau d'activité de l'animal, soit si l'individu change souvent de comportement ou non, cette information sur le niveau d'activité étant déjà obtenue par l'analyse du temps passé en déplacements rapides.

Ainsi, la méthode de l'analyse factorielle discriminante (AFD), correspondant à une analyse en composante en principale (ACP) sur le nuage des centres de gravité, pondérés par les effectifs des groupes (ici le nombre d'observations des individus), a été utilisé à de

multiples reprises sur les durées de chaque comportement et sur les temps passés dans chaque zone par les juvéniles puis les adultes séparément. En effet, l'AFD, qui tient compte du fait que les lignes sont des individus-répétitions, permet de maximiser l'inertie inter-groupes (ici les individus) et de minimiser l'inertie intra-groupes (soit intra-individuelle). Cette analyse utilise la distance de Mahalanobis, entre les observations et les centres des groupes (soit les chevreuils ici), pour caractériser un nuage de points. Ensuite, un test de permutation – ANOVA avec 1000 simulations permet de valider la distinction entre les chevrettes sur les axes sélectionnés de l'AFD en attribuant les individus-répétitions au hasard au sein des individus-chevreuils observés pour un âge donné.

ii. Étude de l'ontogenèse de ces différents profils

Dans un second temps, les variations intra-individuelles ont été étudiées afin d'observer l'évolution des profils comportementaux entre le stade juvénile et le stade adulte des individus. Ainsi, les données entre 2016 et 2019 doivent être comparables. De ce fait, uniquement les variables (comportements et zones) communes aux juvéniles et aux adultes ont été prises en compte dans les AFD effectuées ici (Tab. 1). Ces analyses ont été faites sur les temps consacrés aux comportements puis sur les temps passés dans les zones en mélangeant les deux âges (« Individu_16 » pour 2016 et « Individu_19 » pour 2019). De même que précédemment, un test de permutation est ensuite réalisé afin de différencier les individus entre eux.

iii. Étude du phénomène d'habituation

Dans un troisième temps, il s'agit de comparer les variations comportementales des individus en fonction de la date de la répétition pour un même âge, afin d'étudier l'impact du nombre de répétition sur le comportement de l'individu et d'y déceler ou non une forme d'habituation au test imposé. Pour cela, deux AFD ont été réalisées sur les temps consacrés à chaque comportement par les juvéniles puis par les adultes, sur 9 répétitions chez les juvéniles et 8 répétitions pour les adultes.

Pour chaque AFD, trois axes ont été sélectionnés lors des analyses effectuées sur les durées des comportements tandis que le choix de deux axes, expliquant un certain pourcentage de la variabilité étudiée, a été réalisé lors des comparaisons des temps passés par les chevreuils dans chaque zone.

Toutes ces analyses statistiques ont été réalisées sur le logiciel RStudio (version 1.1.456) à l'aide des packages « ade4 » et « RcolorBrewer ».

Résultats

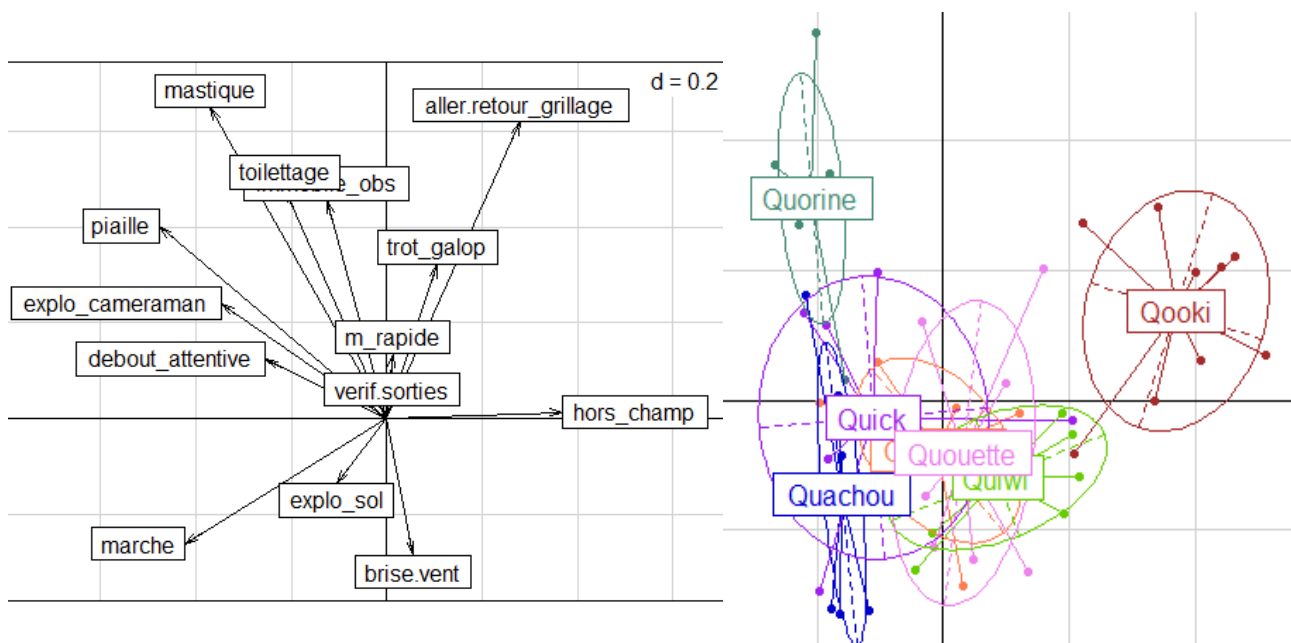
a. Étude des profils comportementaux

i. À l'âge juvénile

1. Durées des comportements

Les temps consacrés à chaque comportement des faons ont été comparés à l'aide d'une AFD à 3 axes, expliquant au total 78 % de la variabilité (axe 1 : 34 %, axe 2 : 25 % et axe 3 : 18 %). L'axe 1 semblerait séparer les comportements d'aller-retours le long du grillage (0.28) ainsi que les « hors-champ » (0.37), des comportements d'exploration du cameraman (-0.35), de l'alimentation (-0.37) et des piailllements (-0.48) mais aussi de la marche (-0.42). Cependant, le comportement de marche serait opposé à ces 3 derniers comportements sur l'axe 2 (Fig. 3). De plus, les aller-retours le long du grillage (0.62) sembleraient corrélés aux comportements d'alimentation (0.65) et de piaillage (0.4) sur l'axe 2. Le toilettage et l'immobilité semblent également positivement liés à ces comportements sur le second axe (0.48 & 0.46), alors que le comportement de sentir les brise-vent serait négativement corrélé sur cet axe (-0.29).

Concernant le troisième axe, celui-ci semble négativement influencé par presque toutes les variables comportementales, particulièrement par l'exploration du cameraman (-1.62), le comportement debout attentif (-1.41), la marche (-1.26), la mastication (-1.25), les aller-retours le long du grillage (-1.05) ainsi que l'exploration du sol (-1.02). Cependant, celui-ci semble ne distinguer que le piaillage de tous les autres comportements, ce qui pourrait être juste dû à la très courte durée du piaillage et n'apporterait donc pas de réelle information en plus.



Un test de permutation a permis de valider l'observation de différences inter-individuelles concernant les temps consacrés par les faons à chaque comportement ($p\text{-value sim} < 0.001$, $\text{obs} = 0.17$). Ainsi, Quooki, nettement séparée de ses congénères sur l'axe 1, fait beaucoup plus d'aller-retours le long du grillage (*Fig. 3*) et passe aussi plus de temps hors champ, cachée par les arbres ou bien du fait de ses déplacements rapides. A l'opposé, Quorine passe plus de temps à mastiquer, se toiletter, observer ce qui se passe autour d'elle, y compris le cameraman, et se déplace assez peu (*Fig. 4*). Le second axe ne semble pas beaucoup différencier Quick, Quiwi, Quenelle et Quouette, mais tend à opposer Quachou et Quorine, la première passant beaucoup de temps à marcher, observer le cameraman ou rester attentive, alors que la seconde partage son temps entre davantage de comportements. Le troisième axe positionne Quenelle et Quouette dans la partie positive et les autres individus plutôt dans la partie négative de l'axe (*Annexe 3*). Ainsi, Quenelle et Quouette passent moins de temps que les autres faons à mastiquer ou à se toiletter.

De ce fait, l'axe 1 oppose la manifestation du stress par des tentatives d'échappement actifs (aller-retours grillage) à des comportements plus calmes (mange, marche), voire statiques (observe alentours ou cameraman, paille). Tandis que l'axe 2 semble opposer des comportements calmes de tentative d'échappement (marche, brise-vent) aux tentatives très actives, et aux autres activités.

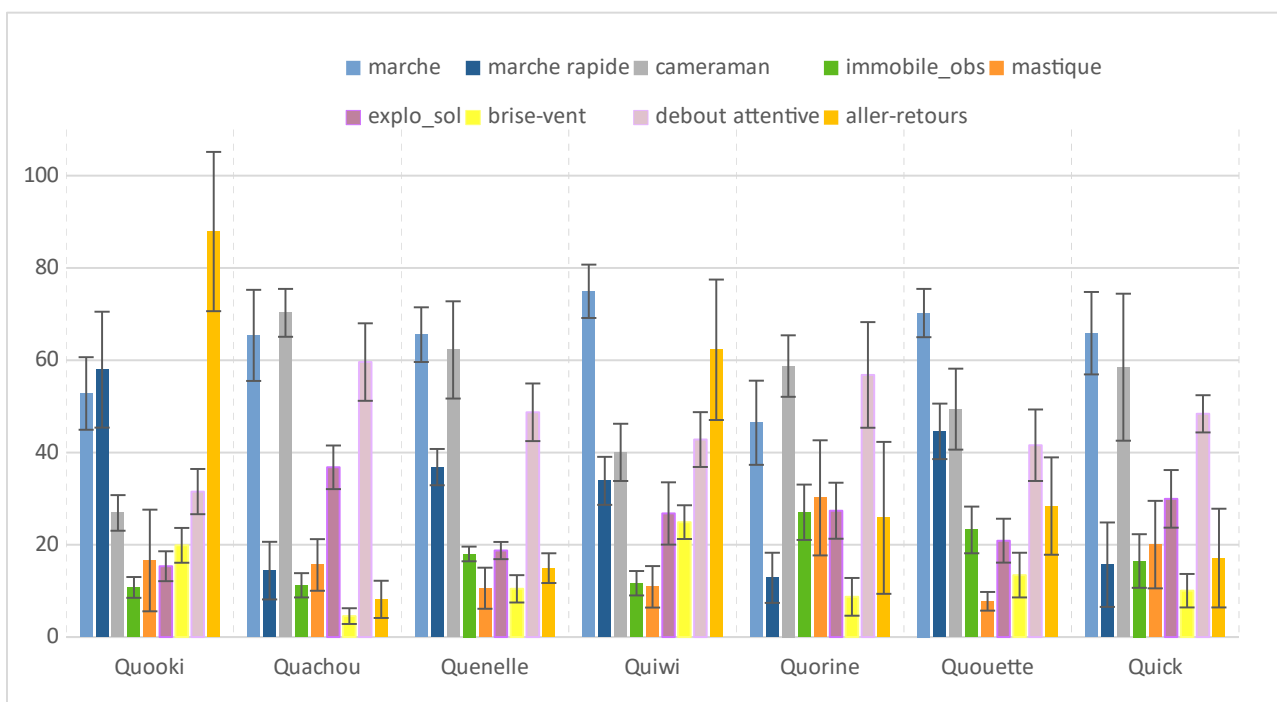


Figure 4: Diagramme des temps moyens (en s) consacrés aux comportements influençant le plus les axes de l'AFD en fonction des individus à l'âge juvénile.

2. Temps passés dans chaque zone

Par la suite, une autre AFD a été effectuée sur les temps passés par les faons dans chaque zone de leur enclos afin de déterminer si les faons cherchent à éviter la situation et retrouver ses congénères en se dirigeant vers la porte ou la trappe, ou si ceux-ci cherchent le contact avec l'humain ou alors explorent le reste de l'enclos. Un choix de deux axes expliquant 78% de la variabilité des données a été réalisé sur cette AFD (axe 1 : 44 % et axe 2 : 34 %). Lorsqu'un troisième axe est pris en compte, 95 % de la variabilité est expliquée (axe 13 : 18%), cependant les graphiques n'apportent pas davantage d'informations.

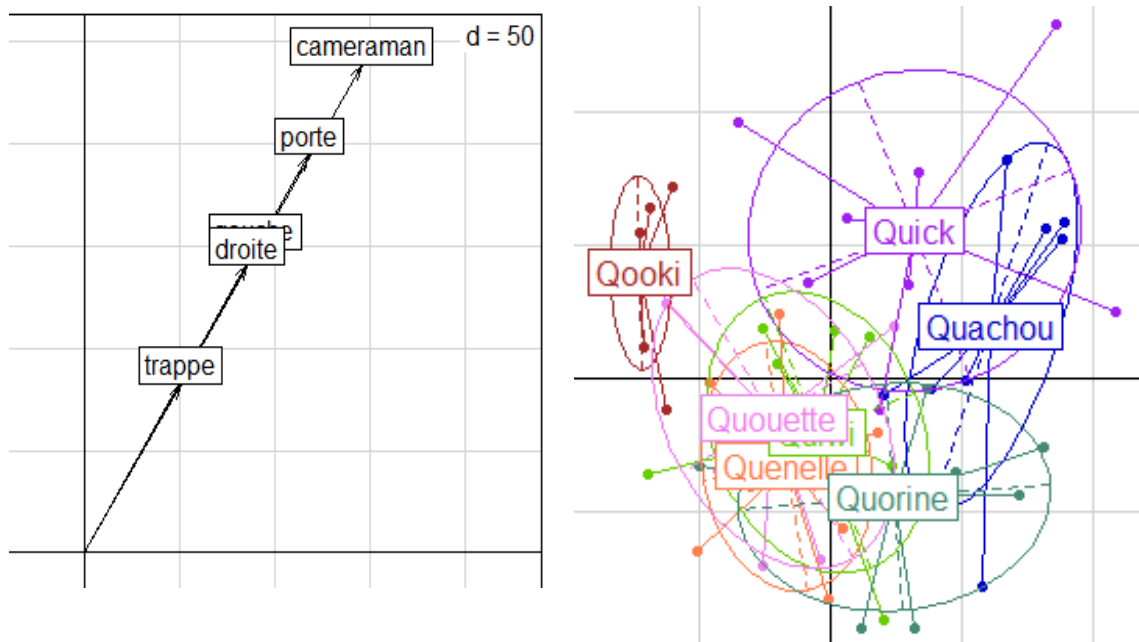


Figure 5: Distribution des variables ($d = 50$) et des individus ($d = 1$) sur les axes 1 & 2 de l'AFD sur les temps passés par les juvéniles dans chaque zone.

Selon cette analyse, les temps passés par les faons dans chaque zone sont tous positivement liés sur le premier plan factoriel de l'AFD. Ce plan est particulièrement influencé positivement par la zone du cameraman puis la zone de la porte (Fig. 5). Ainsi, Quorine et Quachou passent beaucoup de temps dans la zone du cameraman et très peu dans celle de la porte, tandis que Quooki se démarque des autres en passant beaucoup de temps vers la porte de sortie et dans la partie gauche de l'enclos (Fig. 6).

Les différences inter-individuelles sur les temps passés par les faons dans chaque zone ont été validées grâce à un test de permutation (p -value sim < 0.001, obs = 0.3).

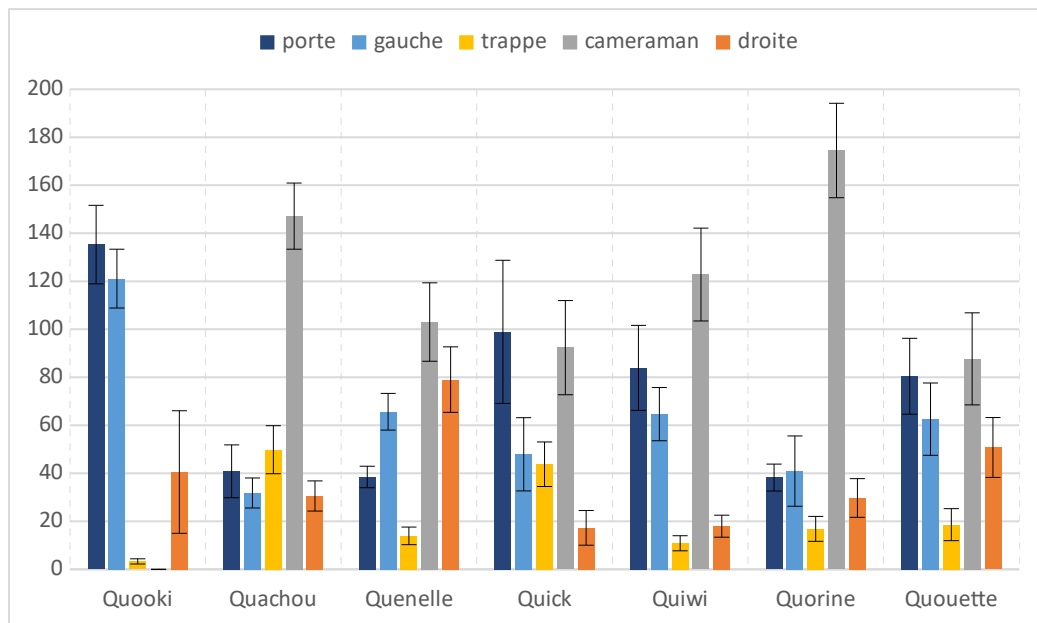


Figure 6: Diagramme des temps moyens passés (en s) dans chaque zone par les juvéniles.

ii. À l'âge adulte

1. Durées des comportements

De même que pour les juvéniles, une AFD sur les durées des comportements a été réalisée chez les mêmes individus à l'âge adulte. Trois axes ont été sélectionnés et expliqueraient 83% de la variabilité (axe 1 : 38 %, axe 2 : 28 % et axe 3 : 17%).

L'axe 1 est positivement influencé par les comportements de marche rapide (0.59), de marche (0.52) ainsi que d'exploration du cameraman (0.43). Tandis que l'axe 2 semble être négativement influencé par de nombreux comportements tels que la marche (-1.14), l'immobilité (-1.04), la mastication (-0.88), l'exploration du sol (-0.78), le brise-vent (-0.64) et par le simple fait d'être debout à l'arrêt (-0.48). Cependant, ce dernier comportement semble influencer positivement l'axe 3 (0.83) de la même façon que la marche rapide (0.84) et la mastication (0.43) (*Annexe 4*). Graphiquement, les comportements de toilettage, de trot ou galop et de hors champ ne semblent pas avoir d'influence sur les axes de l'AFD (*Fig. 7*).

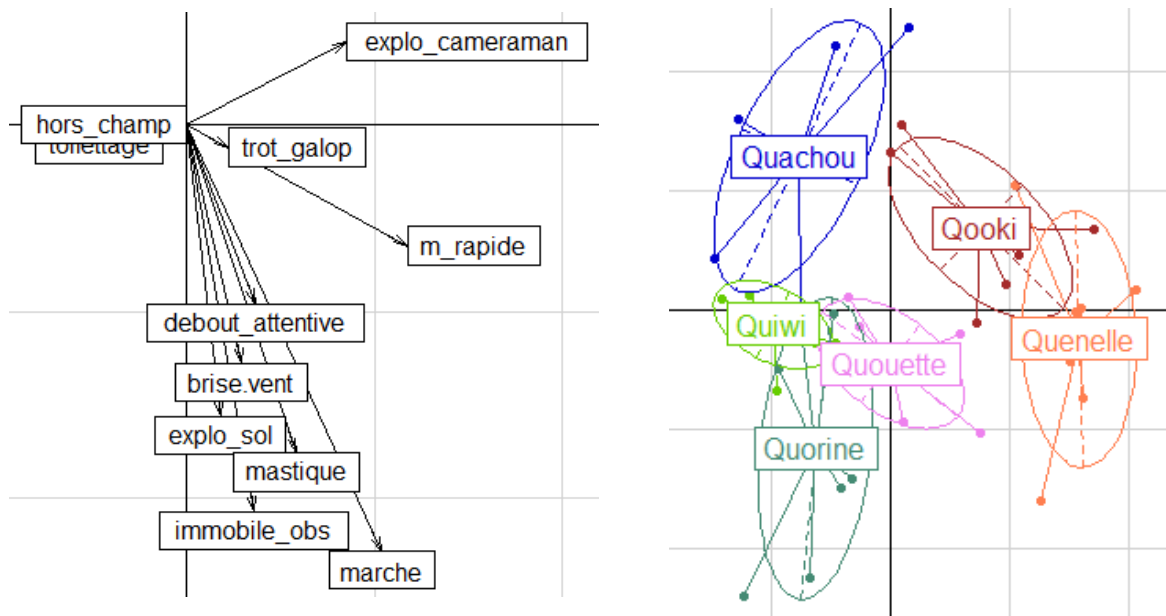


Figure 7: Distribution des variables ($d = 0.5$) et des individus ($d = 1$) sur les axes 1 & 2 de l'AFD sur les durées de chaque comportement des adultes.

Les individus adultes seraient significativement distincts entre eux selon les durées des comportements relevés d'après un test de permutation ($p\text{-value sim} < 0.001$, $\text{obs} = 0.22$). Ainsi, Quenelle, Qooki et Quouette passeraient plus de temps à marcher, et Quenelle plus rapidement (Fig. 8). Au contraire, Quorine aurait plus tendance à rester debout attentive, ainsi qu'à explorer le sol, de même que Quiwi, néanmoins celle-ci semble passer plus de temps à mastiquer (Fig. 8). Quachou semble assez différente des autres sur l'axe 2 (Fig. 7), probablement parce qu'elle marche moins et passe la majorité de son temps à être simplement debout attentive, ou bien à s'alimenter (Fig. 8).

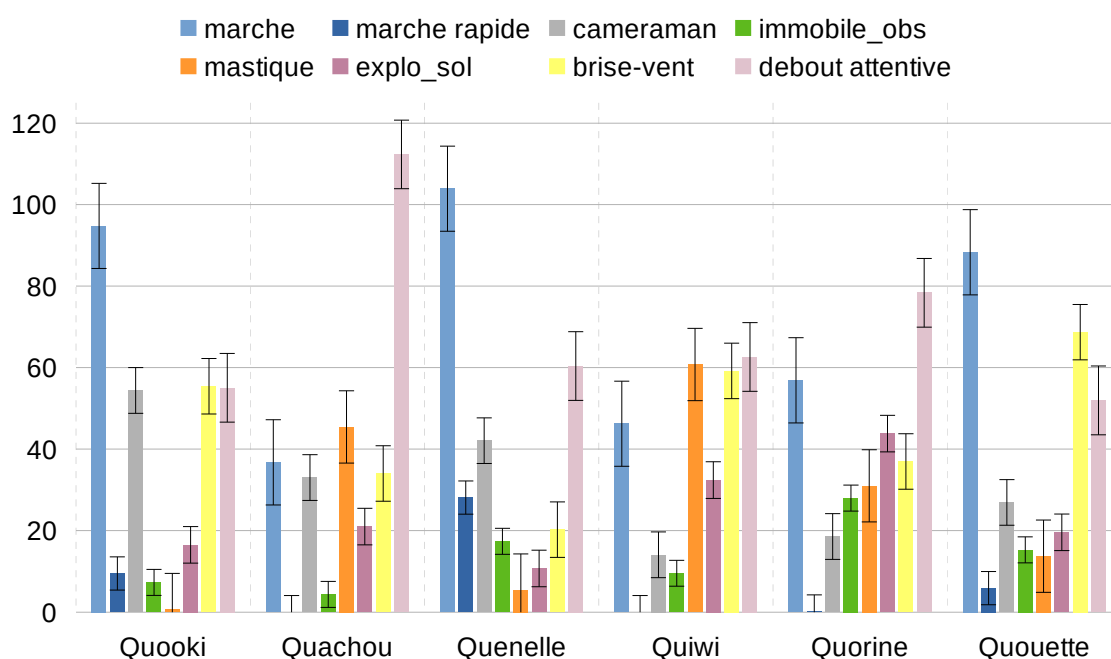


Figure 8: Diagramme des temps moyens (en s) consacrés aux comportements des adultes ayant le plus d'influence sur les axes de l'AFD.

2. Temps passés dans chaque zone

Ensuite, les temps passés par les individus adultes dans chaque zone ont été comparés avec une AFD dont le premier plan factoriel explique 81 % de la variabilité (axe 1 : 48 % et axe 2 : 33%). Comme chez les juvéniles, toutes les zones semblent être positivement corrélées entre elles sur ce plan factoriel (*Fig. 9*). Cependant, les temps passés par les chevrettes adultes dans la zone près du cameraman et de la cabane influencent légèrement le plan étudié (axe 1 : 1.94, axe 2 : 2), contrairement au cas des juvéniles où les temps dans cette zone influençaient fortement les axes retenus. En effet, chez les adultes, ce plan semble majoritairement influencé positivement par les temps passés dans la zone près de la porte (axe 1 : 7.66, axe 2 : 14.68). Les temps passés par les adultes dans les zones droite et gauche semblent influencer de manière similaire les deux axes de cette AFD (axe 1 : 6.44 & 6.2, axe 2 : 11.44 & 11.53).

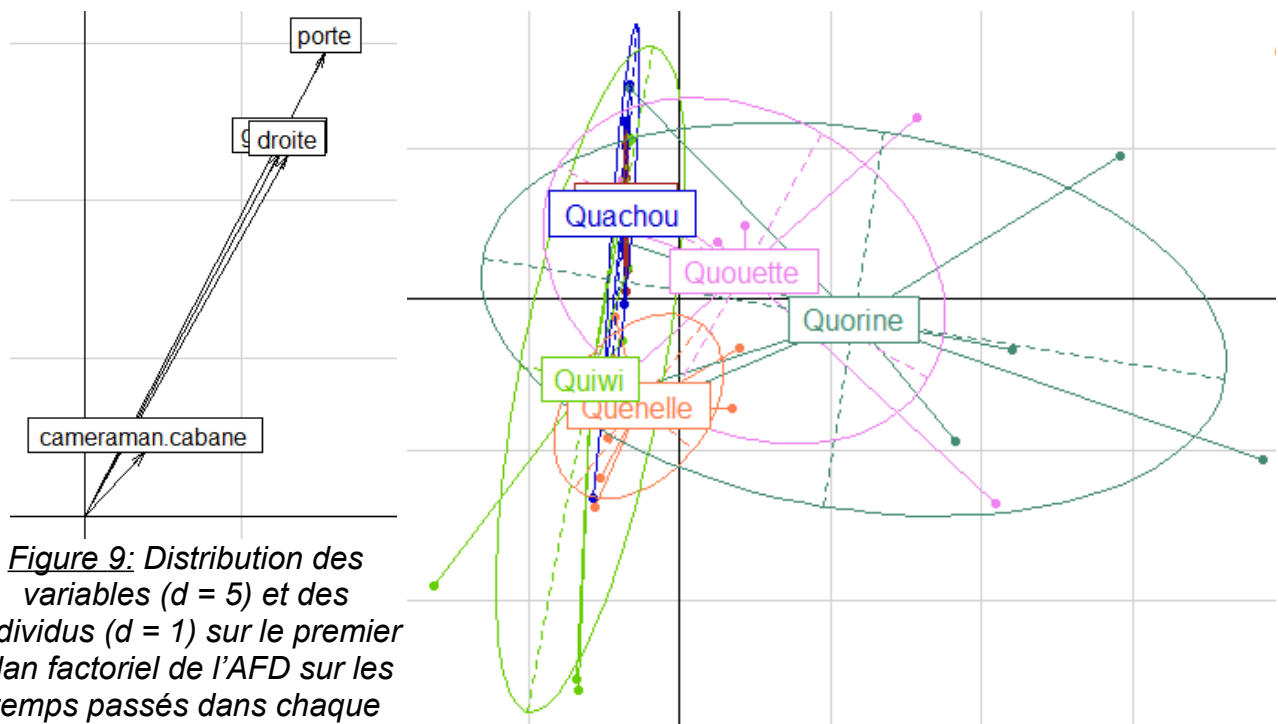


Figure 9: Distribution des variables ($d = 5$) et des individus ($d = 1$) sur le premier plan factoriel de l'AFD sur les temps passés dans chaque zone par les adultes

Selon un test de permutation, les adultes seraient significativement différents entre eux en fonction du temps que ceux-ci passent dans chaque zone (p -value sim < 0.01, obs = 0.19). Graphiquement, Qooki et Quachou resteraient presque uniquement dans la zone de la porte et la zone gauche, avec Quachou qui passerait en moyenne une vingtaine de secondes dans la zone droite (*Fig. 10*). Ainsi, Quenelle, Quorine, Quiwi et Quouette passeraient plus de temps dans la zone droite en moyenne avec Quorine et Quouette qui se déplaceraient aussi dans la zone du cameraman et de la cabane (*Fig. 10*).

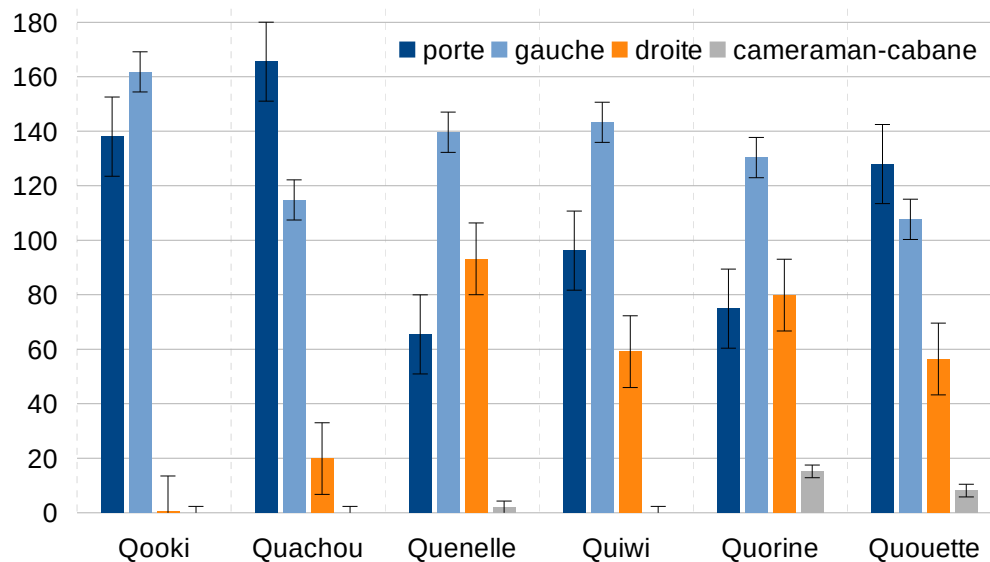


Figure 10: Diagramme des temps moyens passés (en s) dans chaque zone de l'enclos test chez les adultes.

b. Étude de l'ontogenèse des traits de personnalité

Dans cette seconde partie, les différences comportementales intra-individuelles sont analysés en regroupant les données recueillies en 2016 sur les faons ainsi qu'en 2019 sur les mêmes individus à l'âge adulte.

i. Durées des comportements

Pour cela, les temps consacrés aux comportements communs aux faons et aux adultes ont été comparés à l'aide d'une AFD où trois axes ont été sélectionnés afin d'expliquer 63 % de la variabilité (axe 1 : 28 %, axe 2 : 19 % et axe 3 : 16%). Le premier axe est principalement positivement influencé par la mastication (1.11) et l'exploration des brise-vent (1.09) mais également par le fait d'être juste debout attentive (1.05), de marcher (0.95) ou encore d'explorer le cameraman (0.59) ou bien le sol (0.43). Cependant, le second axe semble opposer la marche (0.54) et l'exploration du cameraman (0.45) de l'exploration des brise-vent (-0.42) et de la marche rapide (-0.38). Enfin, le troisième axe semble négativement influencé par presque toutes les variables comportementales, particulièrement par la marche (-1.71), l'exploration des brise-vent (-1.44), la mastication (-1.34), la marche rapide (-1.32), la position debout attentive (-1.02) ou encore par le fait d'être immobile et d'observer (-0.99).

D'après un test de permutation, les individus-années apparaissent significativement différents entre eux (p -value sim < 0.001, obs = 0.27). En effet graphiquement, Quooki à l'âge juvénile semble nettement différente d'elle-même à l'âge adulte ainsi que des autres individus, quel que soit leur âge, sur le premier plan factoriel de cette analyse (Fig. 11).

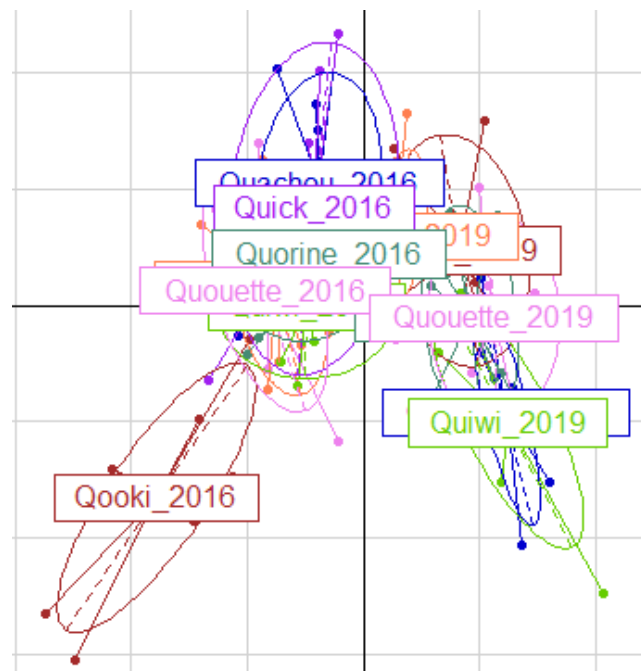
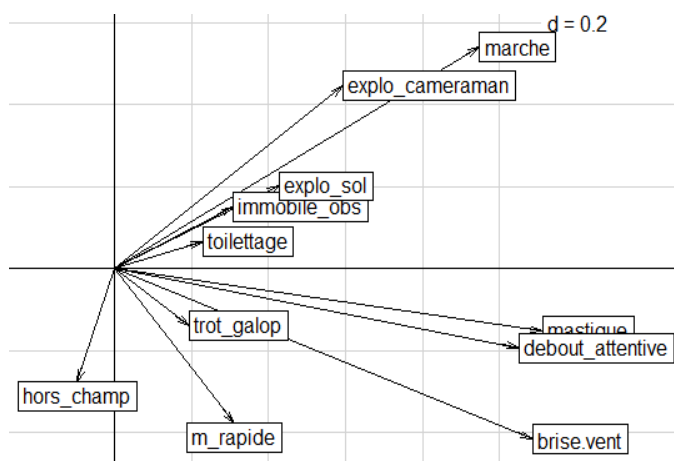


Figure 11: Distribution des variables ($d = 0.2$) et des individus ($d= 1$) sur le premier plan factoriel de l'AFD sur les temps consacrés à chaque comportement par les individus en 2016 et en 2019.

Ensuite, les durées des comportements des faons semblent globalement se distinguer de celles des adultes sur l'axe 1, probablement du fait que certains comportements des faons n'ont pas été pris en compte dans l'analyse, comme la vérification des sorties (porte ou trappe), les aller-retours le long du grillage, ainsi que les piailllements, qui ne sont plus observés chez les adultes. Néanmoins, Quouette et Quenelle ne semblent pas très différentes entre leurs observations à l'âge juvénile puis à l'âge adulte sur l'axe 2 (Fig. 11) mis à part leurs observations du cameraman plus longues en moyennes à l'âge juvénile et des marches plus longues à l'âge adulte (Fig. 12). De même sur le troisième axe, les

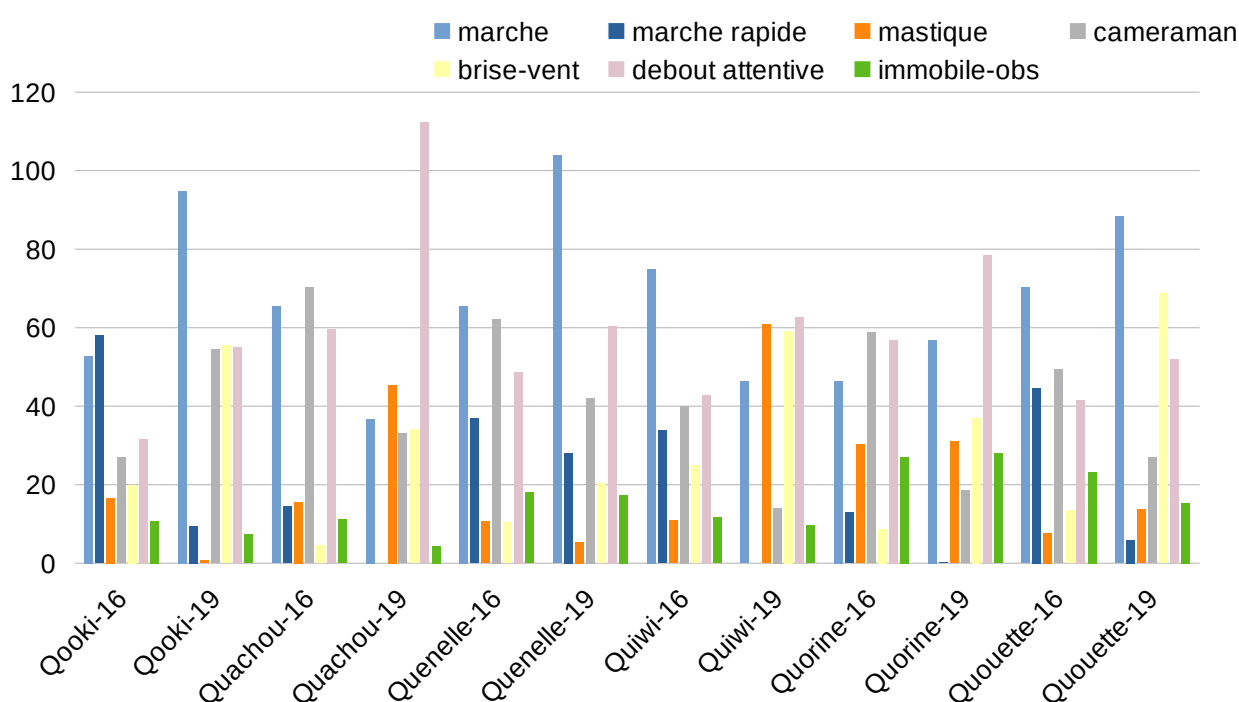


Figure 12: Diagramme des temps moyens (en s) consacrés aux comportements ayant le plus d'influence sur les axes de l'AFD sur les chevrettes en 2016 et en 2019.

positions de Quiwi et Quachou semblent évoluer dans le même sens et varient peu entre les deux âges étudiés (*Annexe 5*). En effet, celles-ci passent plus de temps en moyenne à marcher à l'âge juvénile et restent plus debout attentives, mastiquent et explorent les brises-vents à l'âge adulte (*Fig. 12*).

ii. Temps passés dans chaque zone

Enfin, les temps passés dans chaque zone par chaque individu en 2016 et en 2019 ont été comparés en conservant uniquement les zones communes entre les dispositions des deux années, c'est-à-dire la zone de la porte, celle de gauche, de droite ainsi que celle du côté du cameraman. De la même façon que précédemment, une AFD a été réalisée sur ces données avec deux axes expliquant 78 % de la variabilité (axe 1 : 53 % et axe 2 : 25%). L'axe 1 serait positivement influencé par la zone de la porte (1.15) et la zone gauche (1.12) principalement, puis par la zone droite (0.9) et la zone près du cameraman (0.47), avec de plus faibles coefficients. Néanmoins, les temps passés par les individus dans la zone près du cameraman influenceraient négativement et majoritairement le second axe (-4.46). De même pour les autres zones qui semblent toutes influencer négativement ce dernier axe : zone de la porte (-3.4), zone gauche (-3.23) et zone droite (-2.79).

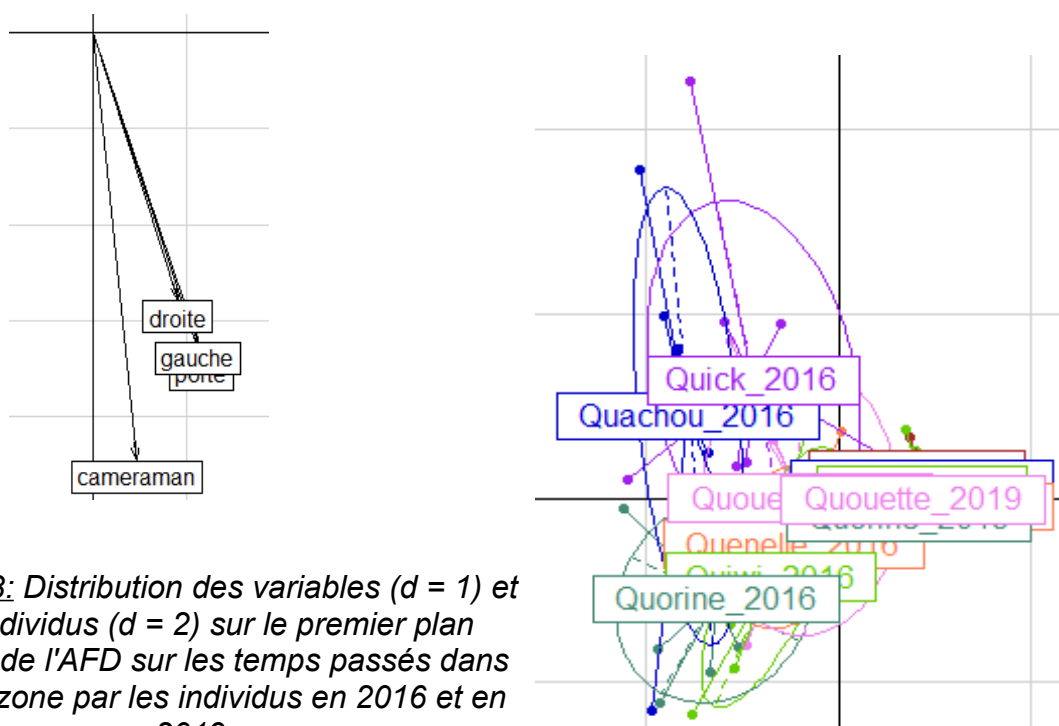


Figure 13: Distribution des variables ($d = 1$) et des individus ($d = 2$) sur le premier plan factoriel de l'AFD sur les temps passés dans chaque zone par les individus en 2016 et en 2019.

Après avoir effectué un test de permutation sur cette AFD, les individus-années semblent significativement différents sur les axes 1 et 2 (p -value sim < 0.001, obs = 0.38).

Graphiquement, Quorine, Quiwi et Quenelle à l'âge juvénile semblent influencés par la zone près du cameraman (*Fig. 13*). Plus globalement, les individus adultes semblent

similaires entre eux et se positionnent sur des valeurs supérieures aux faons sur l'axe 1 (Fig. 13) pour la même raison que sur l'analyse précédente : la zone trappe n'est pas prise en compte ici, étant présente uniquement dans l'enclos test des juvéniles. Sinon, les individus ne semblent pas différents entre 2016 et 2019 sur l'axe 2, hormis Quachou et Quorine en 2016 qui paraissent légèrement éloignées des autres individus d'une part et d'autre de cet axe (Fig. 13). En effet, ces dernières restent pendant un temps moyen très élevé dans la zone du cameraman, qui n'est par contre presque plus (Quorine, Quouette) ou plus du tout occupée par les chevrettes devenues adultes (Fig. 14). Concernant la zone droite, toutes les chevrettes y passent en moyenne plus de temps à l'âge adulte, à l'exception de Quooki et Quachou, avec Quooki qui ne va plus du tout dans cette zone en 2019. De plus, celle-ci n'explore jamais la zone du cameraman, quel que soit son âge (Fig. 14).

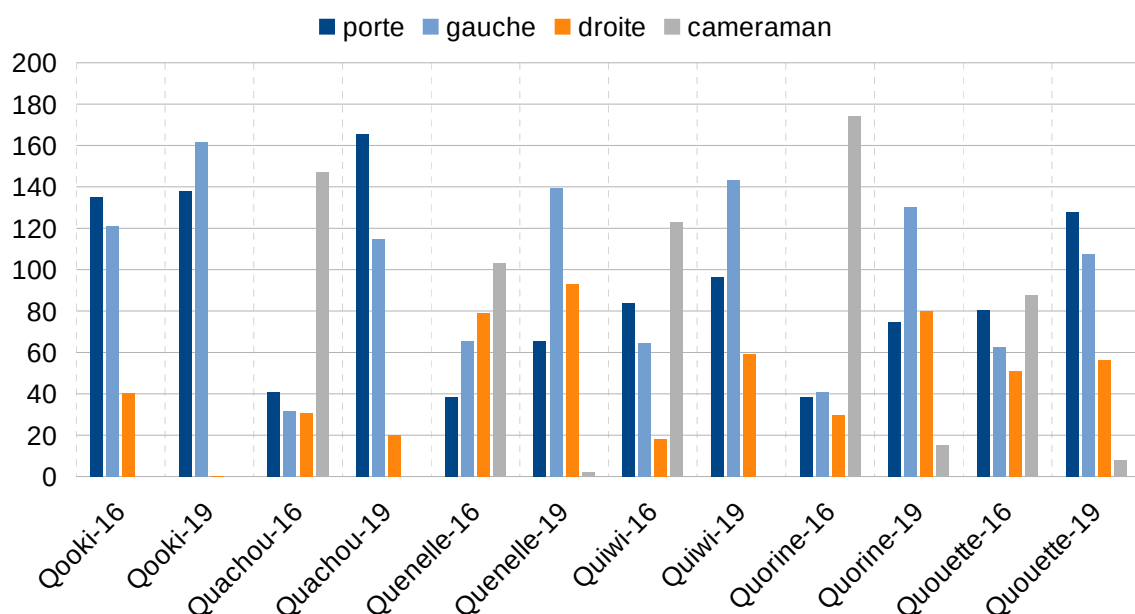


Figure 14: Diagramme des temps passés (en s) dans les zones communes aux enclos test des juvéniles et des adultes.

c. Étude du phénomène d'habituation

Afin d'observer si une certaine habitude de la part des chevreuils s'est installée face à cette situation d'isolement, les différents jours d'observations ont été comparés en 2016 puis en 2019. Ainsi, deux AFD ont été effectuées chez les juvéniles puis chez les adultes sur les durées de leurs comportements en fonction des dates d'observations. Trois axes ont été sélectionnés pour chacune de ces AFD. Ceux-ci expliquent 70 % de la variabilité chez les juvéniles (axe 1 : 26 %, axe 2 : 23 % et axe 3 : 21%) tandis que chez

les adultes, 76 % de la variabilité est expliquée par les trois premiers axes (axe 1 : 35 %, axe 2 : 22 % et axe 3 : 19%).

Concernant les juvéniles, les comportements d'exploration du cameraman, de marche rapide, la position debout attentive et la mastication influencent fortement positivement l'axe 1 ainsi que l'axe 2, qui serait plus influencé par la marche rapide et la marche que le premier axe. Tandis que l'axe 3 serait influencé négativement par ces variables et par l'exploration des brise-vent.

Cependant chez les adultes, les comportements influençant le plus les axes étudiés seraient la mastication, la position debout attentive, la marche, l'exploration des brise-vent ainsi que celle du sol. Ces comportements influenceraient positivement les axes 1 et 3, et négativement l'axe 2.

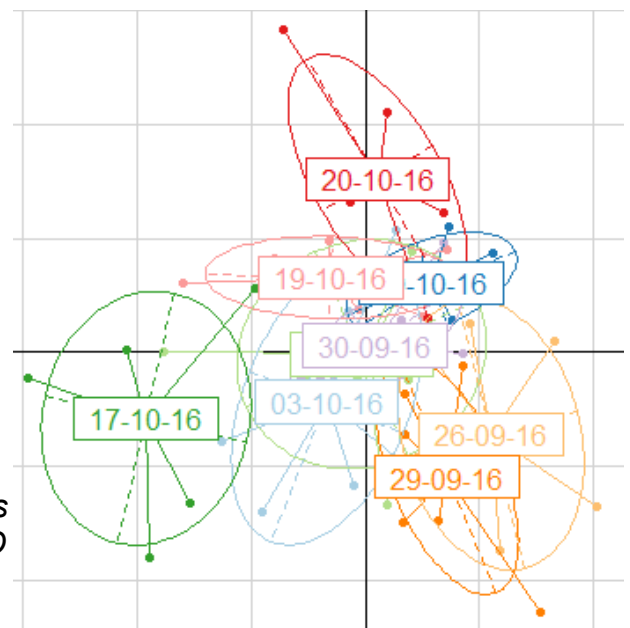
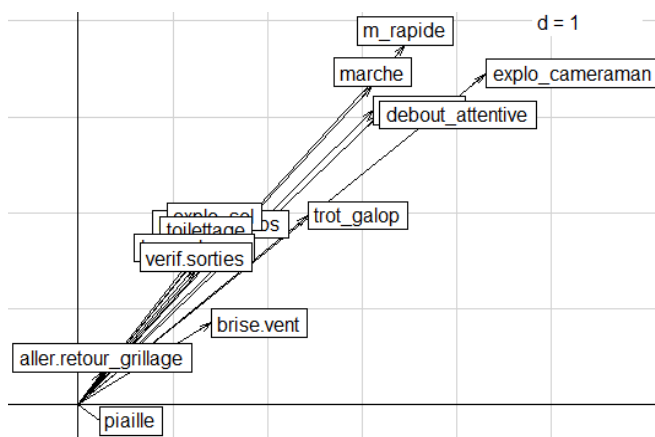


Figure 15: Distribution des variables ($d = 1$) et des dates ($d = 1$) sur le premier plan factoriel de l'AFD sur les durées des comportements des juvéniles regroupées sur les dates des observations.

En 2016, la session d'observation du 17 octobre apparaît assez différente des autres graphiquement (Fig. 15). De même, la dernière répétition (le 20 octobre) semble assez éloignée des deux premières répétitions, les 26 et 29 septembre 2016, sur l'axe 2. Cela semble validé par un test de permutation qui distinguerait significativement les dates des observations entre elles (p -value sim < 0.01, obs = 0.18). Cependant pour l'année 2019, aucune différence ne semble avoir été révélée par un test de permutation (p -value sim = 0.56, obs = 0.15). Néanmoins graphiquement, la première session d'observation, le 19 février 2019 semble un peu différente des autres sur l'axe 2 tandis que la seconde session du 22 février semble opposée à la dernière répétition, le 8 mars (Fig. 16).

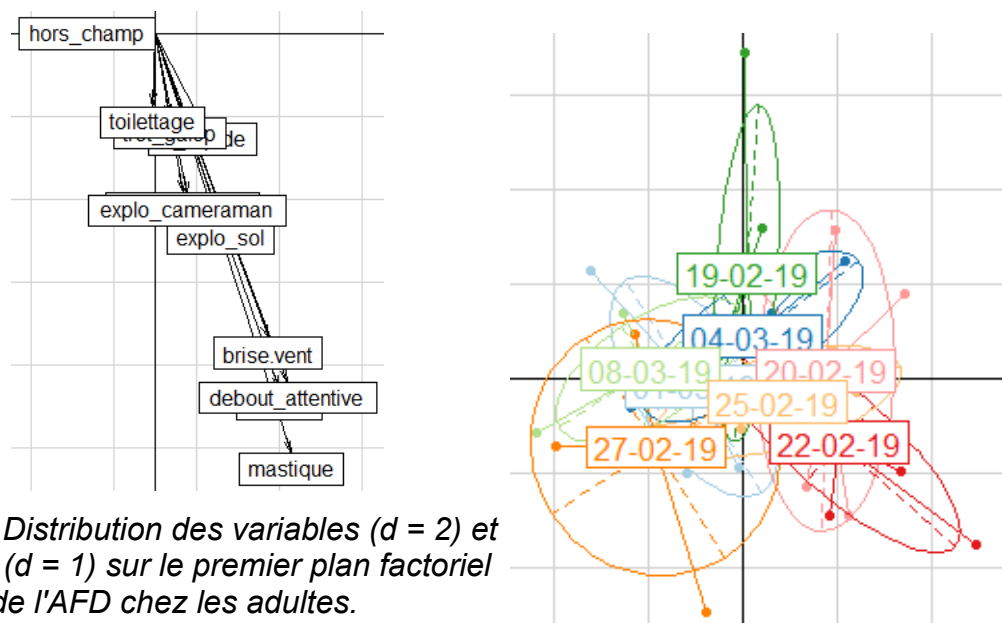


Figure 16: Distribution des variables ($d = 2$) et des dates ($d = 1$) sur le premier plan factoriel de l'AFD chez les adultes.

Discussion & conclusion

D'après les premières analyses, les temps consacrés aux comportements en situation d'isolement seraient donc différents selon les individus à l'âge juvénile ainsi qu'à l'âge adulte. En effet, les faons se distingueraient sur des gradients d'activité et de vigilance opposant des tentatives d'échappement actifs à des comportements plus calmes. Ainsi, Quooki aurait plus tendance à chercher à échapper à la situation en faisant beaucoup d'aller-retours tandis que Quorine serait plus vigilante avec des piailllements répétés, mais plus calme, en se nourrissant et se toilettant à de multiples reprises. Chez les adultes, ces différences comportementales inter-individuelles se retrouvent et de manière plus accentuée, chaque profil se distinguant plus nettement des autres. Concernant les temps passés dans chaque zone, les individus semblent également différents entre eux à l'âge juvénile et à l'âge adulte, mais ils se distinguent moins bien entre eux que d'après leurs comportements. De ce fait, la présence de différences comportementales entre ces chevrettes aurait tendance à confirmer l'existence de profils comportementaux chez ces animaux, mis en évidence dans ce contexte d'isolement, contrairement aux résultats obtenus sur une autre cohorte de chevrettes, aussi élevées à Gardouch, observées en 2012 et en 2015 (Pous, 2017). Néanmoins, différents profils comportementaux ont été mis en évidence sur cette deuxième cohorte quand elle a été soumise au test de l'objet nouveau (Niccolai, 2019). Ainsi, l'existence de profils comportementaux chez les chevreuils pourrait être validée à travers différents contextes.

À l'échelle du temps, ces différents profils comportementaux semblent cohérents au sein des individus entre 2016 et 2019, même si Quooki à l'âge juvénile semble nettement différente d'elle-même à l'âge adulte et des autres à tout âge, ce qui est probablement dû

au temps passé hors du champ du caméscope, derrière les arbres, ainsi que du fait qu'elle n'est jamais allée dans la zone du cameraman. Bien que les résultats soient un peu difficiles à comparer à travers le temps, car les comportements de piailllements, de vérification des sorties, d'aller-retours le long du grillage des juvéniles et de « hors champ » n'ont pas été relevés chez les adultes, d'une façon générale, les chevrettes ont été beaucoup moins mobiles et semble-t-il plus calmes à l'âge adulte qu'au jeune âge. Ceci est à relier au fait que le chevreuil est un animal plutôt solitaire à l'âge adulte, alors qu'à 3-4 mois, âge du premier test d'isolement, les faons, qui sont le plus souvent des jumeaux, restent toujours ensemble. Les chevrettes élevées en groupe semblent ainsi plus perturbées par l'isolement dans leur jeune âge qu'une fois adulte, ce qu'avait déjà montré Pous (2017) sur la première cohorte étudiée.

En ce qui concerne les différents profils comportementaux, certaines caractéristiques observées chez les jeunes se sont maintenues. En effet, Quooki était et est restée une chevrete très active, cherchant à échapper à la situation. Au contraire, Quachou et Quorinne sont restées plus statiques lors des tests, Quorinne équilibrant son temps entre les différents comportements mais observant aussi beaucoup son environnement. Quenelle, Quiwi et Quouette ont conservé des profils intermédiaires entre ces deux extrêmes. Concernant les temps passés dans chaque zone, Quooki reste égale à elle-même, évitant le cameraman et préférant de beaucoup les zones les plus proches de la sortie, l'autre résultat marquant étant l'évitement marqué de la zone du cameraman à l'âge adulte. Mais les temps passés par les juvéniles dans la zone de la trappe ne sont pas pris en compte dans l'analyse du fait de l'absence de cette zone dans l'enclos des adultes. Il aurait peut-être fallu diviser par deux les temps passés dans la zone de la trappe, puis répartir ces temps dans la zone du cameraman et la zone de la porte afin d'avoir la totalité des temps passés dans les zones par les juvéniles et de pouvoir mieux les comparer avec les adultes.

Afin de vérifier une source de variabilité provenant de la date de la répétition, et de déterminer si les chevrettes se sont habituées au fil des répétitions pour un âge donné, les temps consacrés aux comportements ont été analysés selon le jour d'observation. Une certaine habitude à la situation d'isolement semble s'être mise en place chez les juvéniles et de façon beaucoup moins nette chez les adultes, avec un temps consacré à l'alimentation globalement plus court lors des premières répétitions. Les faons piaillaient plus lors des deux premiers jours d'observation et leurs comportements relevés le 17 octobre 2016 seraient différents des autres jours, peut-être du fait de conditions météorologiques particulières (vent ou autres perturbations extérieures)

Une remarque sur le comportement de piaillage des juvéniles qui n'a peut-être pas toujours été entendu à cause des bruits de fond parfois assourdissant des avions passant au-dessus de la station expérimentale de Gardouch lors des enregistrements vidéos.

Pour conclure, ces variations inter-individuelles sembleraient différentes et cohérentes dans le temps et à travers des contextes d'isolement ici, et de confrontation à un objet nouveau selon une autre étude sur d'autres chevrettes (Niccolai, 2019). Cela pourrait permettre de confirmer l'existence de personnalités chez le chevreuil, basés sur des gradients d'activité et de vigilance (voire d'exploration lors du test de l'objet nouveau). Cependant, ce dernier trait de personnalité sort des cinq traits classiques étudiés dans les recherches sur la personnalité animale (Koski, 2014) car la vigilance serait plus écologiquement appropriée à l'espèce observée qu'est le chevreuil, qui est une proie pour de grands carnivores (loup, lynx).

L'étude de ces personnalités individuelles, combinée avec des données sur le fonctionnement interne de l'animal, comme sa physiologie ou sa génétique et avec des études des valeurs sélectives et de l'hérédité des personnalités, pourraient permettre de mieux comprendre l'évolution de ces traits de personnalité (Roche *et al.*, 2016).

Bibliographie

Burbaité L. & Csányi S. (2009) Roe deer population and harvest changes in Europe. *Estonian Journal of Ecology*, 58, 3, p169-180 (doi:10.3176/eco.2009.3.02).

Chalaud, E. (2016) Recherche de traits de personnalité en situation de néophobie chez des faons de chevreuil (*Capreolus capreolus*). Mémoire de Master 1, Mention Biologie Intégrative, Université François Rabelais, Tours.

Cote J., Clobert J., Brodin T., Fogarty S. & Sih A. (2010) Personality-dependent dispersal : characterization, ontogeny and consequences for spatially structured populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 365, p4065-4076 (doi:10.1098/rstb.2010.0176)

Debeffe L., Morellet N., Bonnot N., Gaillard J.M., Cargnelutti B., Verheyden-Tixier H., Hewison A. J.M. (2014). The link between behavioural type and natal dispersal propensity reveals a dispersal syndrome in a large herbivore. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 281(1790), 20140873.

Dingemanse N.J. & Araya-Ajoy Y.G. (2015) Interacting personalities : behavioural ecology meets quantitative genetics. *Ecology & Evolution*. Vol 30., No. 2, p88-97.

Koski S. E. (2014) Broader horizons for animal personality research. *Frontiers in ecology and evolution*. Vol. 2, Article 70 (doi:10.3389/fevo.2014.00070). www.frontiersin.org

Maublanc M.L., Cibien C., Gaillard J.M., Maizeret C., Bideau E. & Vincent J.P. (1991) Le chevreuil. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*. Suppl. 6, p155-183.

Neave H.W., Costa J.H.C., Weary D.M. & von Keyserlingk M.A.G. (2020) Long-term consistency of personality traits of cattle. *R. Soc. Open sci.* 7 : 191849. <http://dx.doi.org/10.1098/rsos.191849>

Niccolai L.J. (2019) Ontogeny of personality in roe deer (*Capreolus capreolus*). Mémoire de Master 1, Mention Éthologie, Université Paris 13 – UFR LLHS. Avec Gonzalez G. & Debeffe L., CEFS - INRAE.

Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS). (mis à jour le 28/03/2019) Le chevreuil (*Capreolus capreolus*). http://www.oncfs.gouv.fr/Connaitre-les-especes-ru73/Le-Chevreuil-ar977#etat_pop

Pous C. (2017) Recherche de traits de personnalité en situation d'isolement chez le chevreuil (*Capreolus capreolus*). Mémoire de Master 1, Mention Écologie, Université Paul Sabatier UT3, Toulouse. Avec Gonzalez G., CEFS – INRAE.

Réale D., Reader S.M., Sol D., McDougall P.T. & Dingemanse N.J. (2007) Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews*. 82, p291-318 (doi:10.1111/j.1469-185X.2007.00010.x)

Roche D.G., Careau V. & Binning S.A. (2016) Demystifying animal 'personality' (or not): why individual variation matters to experimental biologists. *Journal of Experimental Biology*. 219, p3832-3843 (doi:10.1242/jeb.146712)

Wang M. & Schreiber A. (2001) The impact of habitat fragmentation and social structure on the population genetics of roe deer (*Capreolus capreolus* L.) in Central Europe. *Heredity, The Genetics Society of Great Britain*. 86, p703-715.

Annexe

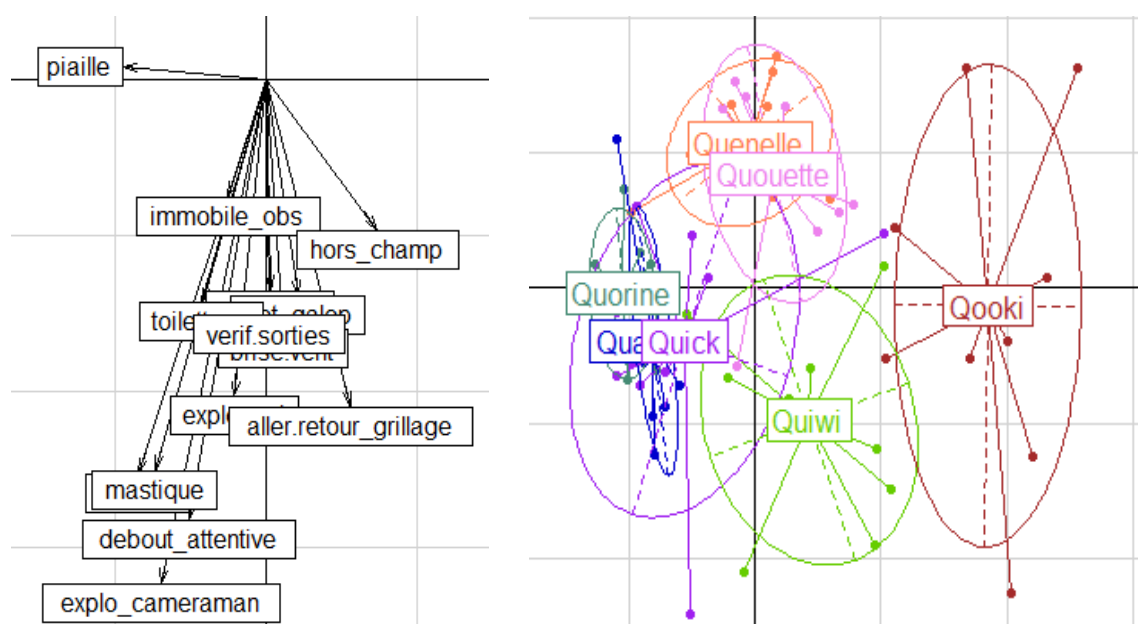
Numéro de la répétition	Date de la répétition - 2016	Date de la répétition - 2019
Rep. 1	26/09	19/02
Rep. 2	29/09	20/02
Rep. 3	30/09	22/02
Rep. 4	03/10	25/02
Rep. 5	10/10	27/02
Rep. 6	13/10	01/03
Rep. 7	17/10	04/03
Rep. 8	19/10	08/03
Rep. 9	20/10	-

Annexe 1: Tableau résumant les dates de chaque observation chez les juvéniles (2016) et les adultes (2019).

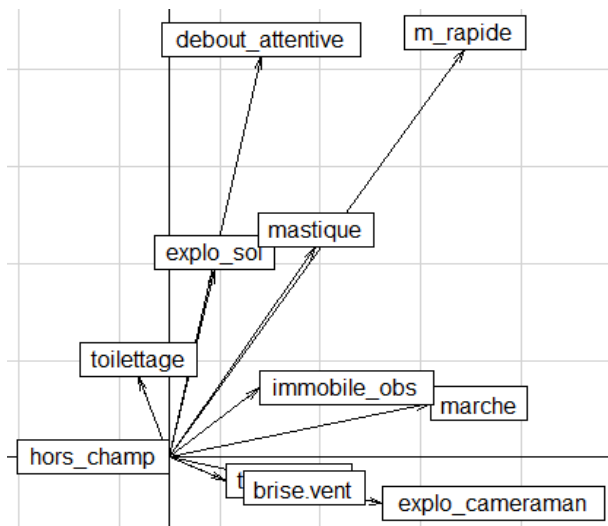
Nom du comportement	Description du comportement	Catégorie	Année
<i>marche</i>	marche d'un pas moyen voir lent	état	2016 & 2019
<i>m_rapide</i>	marche d'un pas actif, à la limite du trot	état	2016 & 2019
<i>trot_galop</i>	trotte ou galope	état	2016 & 2019
<i>immobile_obs</i>	entièrement immobile et observe, oreilles dressées, vers une direction	état	2016 & 2019
<i>brise-vent</i>	sent, lèche ou mordille le brise-vent sur le grillage	état	2016 & 2019
<i>explo_sol</i>	renifle le sol, à l'arrêt ou en marchant lentement la tête au ras du sol	état	2016 & 2019
<i>mastique</i>	se nourrit ou rumine, globalement fait des mouvements de mâchoire	état	2016 & 2019
<i>toilettage</i>	auto-toilettage d'une partie de son corps	état	2016 & 2019
<i>explo_cameraman</i>	à l'arrêt, porte toute son attention sur le cameraman, le sent ou encore le lèche chez les juvéniles (présent dans l'enclos)	état	2016 & 2019
<i>hors_champ</i>	pas visible depuis l'angle de prise de vue de la caméra, potentiellement caché par de la végétation chez les jeunes (arbres dans l'enclos test)	état (non exclusif)	2016 (pas relevé en 2019)
<i>debout_attentive</i>	à l'arrêt, attentif, sans être entièrement	état	2016 &

	immobile et ne fait rien de particulier		2019
<i>verif-sorties</i>	cherche à sortir en reniflant le grillage au niveau de la porte ou bien passe sa tête dans la trappe	état	2016
<i>aller-retour_grillage</i>	effectue des aller-retour le long du grillage, au pas ou au trot suivant l'allure relevée en même temps et parfois incluant des arrêts	état (non exclusif)	2016
<i>piaille</i>	émet un son (cri)	évènement	2016

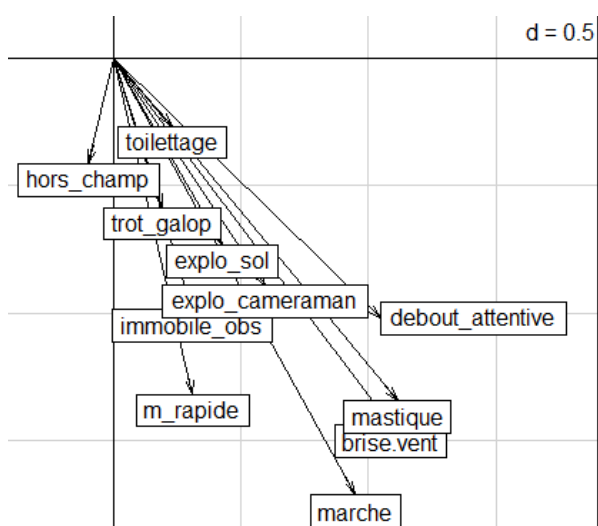
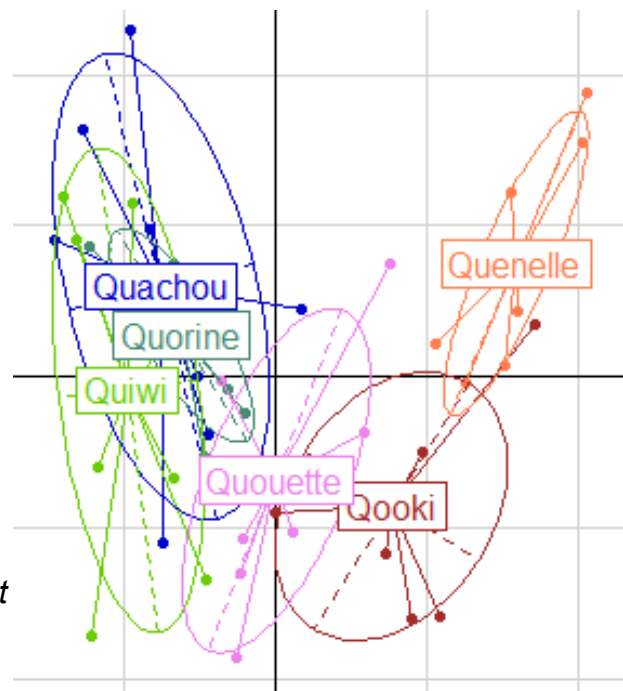
Annexe 2 : Description du répertoire comportemental utilisé sur les vidéos analysées.



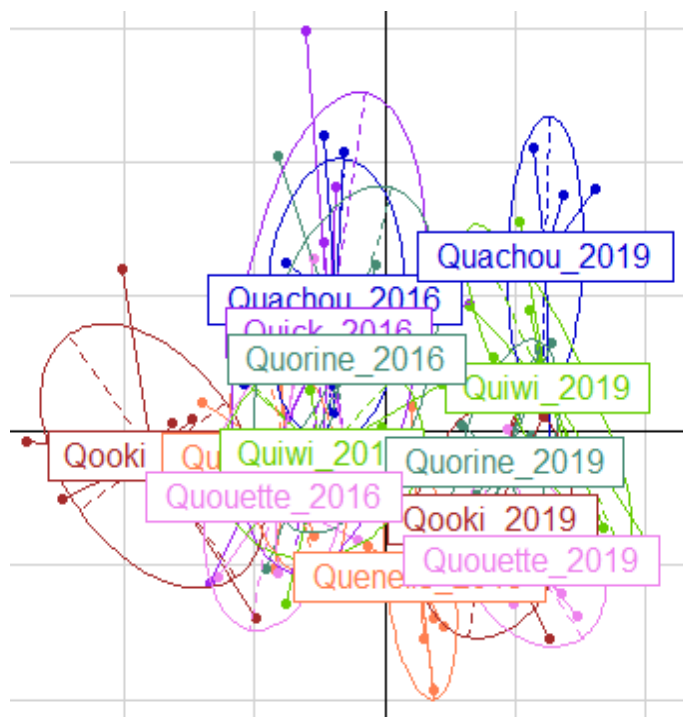
Annexe 3: Distribution des variables ($d = 0.5$) et des individus ($d = 1$) sur les axes 1 & 3 de l'AFD sur les durées des comportements chez les juvéniles.



Annexe 4: Distribution des variables ($d = 0.2$) et des individus ($d = 1$) sur les axes 1 & 3 de l'AFD sur les temps consacrés à chaque comportement chez les adultes.



Annexe 5: Distribution des variables ($d = 0.5$) et des individus ($d = 1$) sur les axes 1 & 3 de l'AFD sur les durées des comportements communs en 2016 et en 2019



Script R:

```
## adultes 2019
# occurrences
acptoc = read.table ("2019-occurences-cpts.csv", header = T, sep = ";", dec = ".")
azonoc = read.table ("2019-occurences-zones.csv", header = T, sep = ";", dec = ".")
# durees
acptdur = read.table ("2019-durees-cpts.csv", header = T, sep = ";", dec = ".")
azondur = read.table ("2019-durees-zones.csv", header = T, sep = ";", dec = ".")
```

```

## jeunes 2016
# occurrences
jcptoc = read.table ("2016-occurrences-cpts.csv", header = T, sep = ";", dec = ".")
jzonoc = read.table ("2016-occurrences-zones.csv", header = T, sep = ";", dec = ".")
# durees
jcptdur = read.table ("2016-durees-cpts.csv", header = T, sep = ";", dec = ".")
jzondur = read.table ("2016-durees-zones.csv", header = T, sep = ";", dec = ".")

library(ade4)

##### differences inter-individuelles 2016 – durees comportements #####
afd7 = discrimin(dudi.pca(jcptdur[c(4:17)]), jcptdur$individu) # 4 axes ACP, 3 axes AFD
afd7$eig[1]/sum(afd7$eig) # axe 1 explique 34%
afd7$eig[2]/sum(afd7$eig) # axe 2 explique 25%
afd7$eig[3]/sum(afd7$eig) # axe 3 explique 19%
afd7$eig[1]/sum(afd7$eig) + afd7$eig[2]/sum(afd7$eig) + afd7$eig[3]/sum(afd7$eig) # 78%
de variance expliquee par 1er plan factoriel
s.arrow(afd7$fa, xax=1, yax=2)
s.arrow(afd7$fa, xax=1, yax=3)
afd7$fa
s.class(afd7$li, jcptdur$individu, col = c("brown", "blue3", "coral", "purple", "chartreuse3",
"aquamarine4", "violet"))
s.class(afd7$li, jcptdur$individu, xax = 1, yax = 3, col = c("brown", "blue3", "coral", "purple",
"chartreuse3", "aquamarine4", "violet"))
# validation par test de permutation
rand7 = rtest(afd7, 1000)
rand7
## p-value sim < 0.001, obs = 0.16 : rejet de H0, individus significativement différents
entre eux

##### differences inter-individuelles 2016 – durees zones #####
afd8 = discrimin(dudi.pca(jzondur[4:8]), jzondur$individu) # 2 axes ACP, 2 axes AFD
afd8$eig[1]/sum(afd8$eig) # axe 1 explique 44%
afd8$eig[2]/sum(afd8$eig) # axe 2 explique 34%
afd8$eig[1]/sum(afd8$eig) + afd8$eig[2]/sum(afd8$eig) # 77% de variance expliquee sur
premier plan factoriel
afd8$eig[3]/sum(afd8$eig) # axe 3 explique 18%
afd8$eig[1]/sum(afd8$eig) + afd8$eig[2]/sum(afd8$eig) + afd8$eig[3]/sum(afd8$eig) #
95% de variance expliquee avec 3 axes
s.arrow(afd8$fa, xax=1, yax=2)
s.arrow(afd8$fa, xax=1, yax=3)
afd8$fa
# toutes les zones correlees + axe 1, ++ axe 2, - axe 3 (cameraman + grand coefficient)
s.class(afd8$li, jzondur$individu, col = c("brown", "blue3", "coral", "purple", "chartreuse3",
"aquamarine4", "violet"))

```

```
s.class(afd8$li, jzondur$individu, xax = 1, yax = 3, col = c("brown","blue3", "coral","purple",
"chartreuse3", "aquamarine4", "violet"))
# validation par test de permutation
rand8 = rtest(afd8, 1000)
rand8
## p-value sim < 0.001, obs = 0.3 : rejet de H0, individus significativement différents
entre eux
```

```
##### differences inter-individuelles 2019 – durees comportements #####
afd2 = discrimin(dudi.pca(acptdur[,4:14]), acptdur$individu) # 3 axes ACP, 3 axes AFD
afd2$eig[1]/sum(afd2$eig) # axe 1 explique 38%
afd2$eig[2]/sum(afd2$eig) # axe 2 explique 28%
afd2$eig[3]/sum(afd2$eig) # axe 3 explique 17%
afd2$eig[1]/sum(afd2$eig)+afd2$eig[2]/sum(afd2$eig)
# 66% de la variance expliquée avec 2 axes
afd2$eig[1]/sum(afd2$eig)+afd2$eig[2]/sum(afd2$eig)+afd2$eig[3]/sum(afd2$eig)
# 83% de la variance expliquée avec 3 axes
s.arrow(afd2$fa, xax=1, yax=2)
s.arrow(afd2$fa, xax=1, yax=3)
s.arrow(afd2$fa, xax=2, yax=3)
afd2$fa
# axe 1 : (m_rapide 0.59 marche 0.52) explo cameraman 0.43
# axe 2 : marche -1.14 immobile obs -1.04 mastique -0.88 explo_sol -0.78 brisevent -0.64
(debout attentive -0.48)
# axe 3 : m_rapide 0.84 debout attentive 0.83 (mastique 0.43)
s.class(afd2$li, acptdur$individu, xax =1, yax = 2, col = c("brown","blue3", "coral",
"chartreuse3", "aquamarine4", "violet"))
s.class(afd2$li, acptdur$individu, xax =1, yax = 3, col = c("brown","blue3", "coral",
"chartreuse3", "aquamarine4", "violet"))
s.class(afd2$li, acptdur$individu, xax =2, yax = 3, col = c("brown","blue3", "coral",
"chartreuse3", "aquamarine4", "violet"))
# validation par test de permutation
rand2 = rtest(afd2, 1000)
rand2
## p-value sim < 0.001, obs = 0.22 : rejet de H0, individus significativement différents
entre eux
```

```
##### differences inter-individuelles 2019 – durees zones #####
afd3 = discrimin(dudi.pca(azondur[4:7]), azondur$individu) # 2 axes pour ACP & AFD
afd3$eig[1]/sum(afd3$eig) # axe 1 explique 48%
afd3$eig[2]/sum(afd3$eig) # axe 2 explique 33%
afd3$eig[1]/sum(afd3$eig) + afd3$eig[2]/sum(afd3$eig) # 81% de variance expliquée par
1er plan factoriel
s.arrow(afd3$fa, xax=1, yax=2)
afd3$fa
# axe 1 : porte 7.66 gauche 6.2 droite 6.44 cameraman cabane 1.94
# axe 2 : porte 14.68 gauche 11.53 droite 11.44 cameraman cabane 2
```

```

s.class(afd3$li, azondur$individu, col = c("brown","blue3", "coral", "chartreuse3",
"aquamarine4", "violet"))
# validation par test de permutation
rand3= rtest(afd3, 1000)
rand3
## p-value sim < 0.01, obs = 0.19 : rejet de H0, individus significativement différents
entre eux

#### differences intra-individuelles – durees comportements ####
dur = read.table("durees.csv", header = T, sep = ";", dec = ".")
cptdur = dur[1:16]
afd14b = discrimin(dudi.pca(cptdur[4:14]), cptdur$individu) # 3 axes ACP & AFD
afd14b$eig[1]/sum(afd14b$eig) # axe 1 explique 28%
afd14b$eig[2]/sum(afd14b$eig) # axe 2 explique 19%
afd14b$eig[3]/sum(afd14b$eig) # axe 3 explique 16%
afd14b$eig[1]/sum(afd14b$eig) +
afd14b$eig[2]/sum(afd14b$eig)+afd14b$eig[3]/sum(afd14b$eig) # 64% de variance
expliquee par 3 axes
s.arrow(afd14b$fa, xax=1, yax=2)
s.arrow(afd14b$fa, xax=1, yax=3)
afd14b$fa
# axe 1 : mastique (1.11), brise-vent (1.09), debout attentive (1.05), marche (0.95),
exploration du cameraman (0.59), exploration du sol (0.43)
# axe 2 : marche (0.54), exploration du cameraman (0.45), brise-vent (-0.42), marche
rapide (-0.38)
# axe 3 : marche (-1.71), brise-vent (-1.44), mastique (-1.34), marche rapide (-1.32),
debout attentive (-1.02) immobile observe (-0.99), exploration du cameraman (-0.89),
exploration du sol (-0.73), trot galop (-0.59),
s.class(afd14b$li, cptdur$individu, col = c("brown","brown","blue3","blue3",
"coral","coral","purple", "chartreuse3","chartreuse3", "aquamarine4","aquamarine4", "violet"
,"violet"))
s.class(afd14b$li, cptdur$individu, xax =1, yax =3, col = c("brown","brown","blue3","blue3",
"coral","coral","purple", "chartreuse3","chartreuse3", "aquamarine4","aquamarine4", "violet"
,"violet"))
# validation par test de permutation
rand14b= rtest(afd14b, 1000)
rand14b
## p-value sim < 0.001, obs = 0.27 : rejet de H0, individus significativement différents
entre eux

#### differences intra-individuelles – durees zones ####
zondur = dur[c(1:3,17:21)]
afd15 = discrimin(dudi.pca(zondur[4:7]), zondur$individu) # 2 axes ACP & AFD
afd15$eig[1]/sum(afd15$eig) # axe 1 explique 53%
afd15$eig[2]/sum(afd15$eig) # axe 2 explique 25%
afd15$eig[1]/sum(afd15$eig) + afd15$eig[2]/sum(afd15$eig) # 78% de variance expliquee
par plan 1-2

```

```

s.arrow(afd15$fa, xax=1, yax=2)
afd15$fa
# axe 1 : porte (1.15), gauche (1.12), droite (0.9), cameraman (0.47)
# axe 2 : cameraman (-4.46), porte (-3.4), gauche (-3.23), droite (-2.79)
s.class(afd15$li, zondur$individu, col = c("brown","brown","blue3","blue3",
"coral","coral","purple", "chartreuse3","chartreuse3", "aquamarine4","aquamarine4", "violet"
,"violet"))
# validation par test de permutation
rand15= rtest(afd15, 1000)
rand15
## p-value sim < 0.001, obs = 0.38 : rejet de H0, individus significativement différents
entre eux

```

```

##### phenomene d'habitation 2016 cpts #####
afd16 = discrimin(dudi.pca(jcptdur[4:17]), jcptdur$date) # 3 axes ACP & AFD
afd16$eig[1]/sum(afd16$eig) # axe 1 explique 26%
afd16$eig[2]/sum(afd16$eig) # axe 2 explique 23%
afd16$eig[3]/sum(afd16$eig) # axe 3 explique 21%
afd16$eig[1]/sum(afd16$eig) + afd16$eig[2]/sum(afd16$eig)+afd16$eig[3]/sum(afd16$eig)
# 70% de variance expliquée
s.arrow(afd16$fa, xax=1, yax=2)
s.arrow(afd16$fa, xax=1, yax=3)
afd16$fa
# axe 1 : exploration du cameraman (4.3), marche rapide (3.45), debout attentive (3.18),
mastique (3.12), marche (3.11), trot galop (2.43)
# axe 2 : marche rapide (3.75), exploration du cameraman (3.45), debout attentive (3.02),
marche (3.32), mastique (3.07)
# axe 3 : marche rapide (-1.7), exploration du cameraman (-1.34), mastique (-1.32),
debout attentive (-1.31), brise-vent (-1.25),
s.class(afd16$li, jcptdur$date, col = brewer.pal(9, "Paired"))
s.class(afd16$li, jcptdur$date, xax = 1, yax = 3, col = brewer.pal(9, "Paired"))
# validation par test de permutation
rand16= rtest(afd16, 1000)
rand16
## p-value sim < 0.01, obs = 0.18 : rejet de H0, individus significativement différents
entre eux

```

```

##### phenomene d'habitation 2019 cpts #####
afd18 = discrimin(dudi.pca(acptdur[4:14]), acptdur$date) # 3 axes ACP & AFD
afd18$eig[1]/sum(afd18$eig) # axe 1 explique 35%
afd18$eig[2]/sum(afd18$eig) # axe 2 explique 22%
afd18$eig[3]/sum(afd18$eig) # axe 3 explique 19%
afd18$eig[1]/sum(afd18$eig) + afd18$eig[2]/sum(afd18$eig)+afd18$eig[3]/sum(afd18$eig)
# 76% de variance expliquée
s.arrow(afd18$fa, xax=1, yax=2)
s.arrow(afd18$fa, xax=1, yax=3)
afd18$fa

```

```
# axe 1 : mastique (3.29), debout attentive (3.21), marche (3), brise-vent (2.74)
# axe 2 : mastique (-10.14), marche (-8.59), debout attentive (-8.42), brise-vent (-7.34),
exploration du sol (-4.57)
# axe 3 : similaire à axe 1
s.class(afd18$li, acptdur$date, col = brewer.pal(9, "Paired"))
s.class(afd18$li, acptdur$date, xax = 1, yax = 3, col = brewer.pal(9, "Paired"))
# validation par test de permutation
rand18= rtest(afd18, 1000)
rand18
## p-value sim = 0.56, obs = 0.15 : non rejet de H0, individus pas significativement
différents entre eux
```

```
( ##### tentative dendrogramme sur les sommes des durees de chaque comportement
pour chaque individu en 2019 #####
qooki = subset(acptdur, individu == "Qooki")
quachou = subset(acptdur, individu == "Quachou")
quenelle = subset(acptdur, individu == "Quenelle")
quiwi = subset(acptdur, individu == "Quiwi")
quorine = subset(acptdur, individu == "Quorine")
quouette = subset(acptdur, individu == "Quouette")
## utile pour les differences intra-individuelles
# tableaux des sommes des durees des rep pour chaque comportement pour chaque
individu, soit une ligne = un individu
sumacptdur = t(data.frame(apply(qooki[,4:14], 2, sum), apply(quachou[,4:14], 2, sum),
apply(quenelle[,4:14], 2, sum), apply(quiwi[,4:14], 2, sum), apply(quorine[,4:14], 2, sum),
apply(quouette[,4:14], 2, sum)))
row.names(sumacptdur) = c("Qooki","Quachou","Quenelle", "Quiwi", "Quorine",
"Quouette")
# dendrogramme sur les durees
d1 = dist(sumacptdur[,1:11])
dendro1 = hclust(d1, method = "ward")
plot(dendro1)
# regroupement en 2 groupes : Quenelle, Qooki, Quouette // Quachou, Quiwi, Quorine
# regroupement en 4 groupes : Quenelle / Qooki, Quouette // Quachou / Quiwi, Quorine )
```

+ mêmes analyses sur les occurrences mais peu informatif