



MASTER 1 ETHOLOGIE

PROMOTION 2015-2016

DOMAINE DE FORMATION: SCIENCES, TECHNOLOGIES, SANTE

Intolérance sociale saisonnière chez le Chevreuil
(*Capreolus capreolus*): cas des femelles non suivées

par

Lucie DAUBORD

Unité de recherche:

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

Maîtresse de stage:

Marie-Line MAUBLANC, chargée de recherche

Avec le soutien de:

Jean-François GERARD, chargé de recherche

Soutenu le 3 juin 2016

Université Paris 13 - UFR LLHS

SOMMAIRE

1. INTRODUCTION	1
2. MATERIEL ET METHODES	2
<i>2.1. Zone d'étude</i>	2
<i>2.2. Population étudiée</i>	3
<i>2.3. Echantillonnage des localisations et précision des données</i>	3
<i>2.4. Analyses</i>	4
<i>a. Surface des domaines</i>	4
<i>b. Distance entre les barycentres des domaines</i>	5
<i>c. Recouvrement entre domaines</i>	5
<i>d. Tests statistiques</i>	5
3. RESULTATS	7
<i>3.1. Superficie des domaines vitaux et des cœurs de domaines</i>	7
<i>3.2. Distance entre les barycentres des domaines</i>	9
<i>3.3. Recouvrement entre les domaines vitaux et entre les cœurs de domaines</i>	10
4. DISCUSSION	12
REMERCIEMENTS	14
BIBLIOGRAPHIE	14
ANNEXE I	16
ANNEXE II	17
RESUME	Quatrième de couverture

1. INTRODUCTION

Suite à la déprise agricole et à la mise en place d'un plan de chasse d'échelle nationale en France (1973), on estime que l'effectif des chevreuils (*Capreolus capreolus*) a été multiplié par dix en une quarantaine d'années (ONCFS 2010). Les prédateurs naturels du chevreuil adulte (loup, lynx) étant absents de la majeure partie du territoire français, les populations de chevreuils sont régulées artificiellement par la chasse. Dans ce contexte, l'étude du fonctionnement de ces populations peut contribuer à leur meilleure gestion.

Les chevreuils sont présents en montagne et en plaine, et bien qu'ils occupent principalement les zones forestières, ils sont de plus en plus observés en agrosystèmes (Maublanc *et al.* 1991). En milieu forestier, ils vivent en groupes de taille réduite en automne-hiver, typiquement constitués d'un mâle et d'une femelle adultes accompagnés des faons de l'année (Bideau *et al.* 1983). En milieu ouvert, ces groupes peuvent atteindre plusieurs dizaines d'individus. Au printemps et en été, en revanche, les chevreuils sont solitaires quel que soit leur habitat. Chez les mâles (brocards), cette phase solitaire correspond à la période de territorialité qui s'étend de fin février à fin août, et qui englobe la période de reproduction (rut) en juillet et août. Le mâle chasse alors activement ses congénères de même sexe de son territoire, et cela peut, assez rarement mais de façon violente, amener à des combats (Hewison *et al.* 1998). De plus, les brocards effectuent des marquages visuels et olfactifs (frottis des bois contre les arbustes, grattis des antérieurs sur le sol) et émettent des vocalisations. Pour les femelles (chevrettes), cet isolement social commence plus tardivement, en mai, à l'approche des mises-bas, et dure jusqu'à la fin du rut, quand les jeunes de l'année suivent leur mère dans tous ses déplacements. Ceux-ci sont en effet de type "hider", c'est-à-dire qu'ils restent, pendant les premiers mois de leur vie, seuls et cachés dans la végétation entre les périodes de soins prodigués par leur mère.

Durant une période d'une à deux semaines suivant la mise-bas, les femelles suitées défendent la partie du domaine vital où se cache leur progéniture (Sempéré *et al.* 1996). En-dehors de cette période, les femelles ne sont pas considérées comme territoriales (Hewison *et al.* 1998). Pourtant, leur pattern de dispersion natale ne diffère pas de celui des mâles (Gaillard *et al.* 2008), pour lesquels le domaine vital devient distinct de celui de la mère et frères et sœurs (Bideau *et al.* 1987). Aussi, en population à faible densité, un évitement entre femelles adultes est observé (Maublanc *et al.* 1991), et les recouvrements entre domaines vitaux et entre cœurs de domaines peuvent être faibles voire nuls (Vincent *et al.*

1983; Chapman *et al.* 1993). Or cette tendance à l'isolement persiste en forte densité, avec une diminution des surfaces de domaines vitaux (Kjellander *et al.* 2004).

En 2012 et pour la première fois, une étude a été menée sur l'organisation spatiale de brocards et de chevrettes en enclos à forte densité (Maublanc *et al.* 2012). L'intolérance accrue des mâles avec l'âge a été confirmée par une diminution des surfaces et des recouvrements entre domaines, ainsi qu'une augmentation des distances entre barycentres des domaines. Les mêmes tendances ont été relevées chez les femelles, ce qui suggère la non-indépendance de l'utilisation de l'espace entre les deux sexes. Les femelles montraient un pattern saisonnier similaire à celui des femelles en milieu sauvage, avec des surfaces et recouvrements minimaux en mai-juin, période des naissances, et maximaux en hiver (et inversement pour les distances interindividuelles).

Le travail présenté dans ce rapport s'inscrit dans la continuité de cette étude. Il vise d'une part, à caractériser l'organisation spatiale de femelles non suitées en absence de mâle. D'autre part, il a pour objectif d'évaluer l'effet de l'âge sur ces chevrettes. En supposant qu'une forte densité pourrait faire ressortir des comportements d'intolérance entre femelles, les analyses ont été basées sur trois années de suivi GPS d'une population de chevrettes à forte densité (six chevrettes sur 14,2 hectares, soit 42 femelles / km²), vivant en enclos partiellement boisé. La première hypothèse testée est que les femelles se toléreraient en l'absence de faons, et ne montreraient donc pas un isolement marqué de mai-juin à la fin de la saison normale de reproduction (août). La seconde hypothèse est que les femelles seraient de moins en moins tolérantes avec l'âge.

2. MATERIEL ET METHODES

2.1. Zone d'étude

L'étude a été menée sur le site expérimental de Gardouch, appartenant à l'Institut National de la Recherche Agronomique (INRA) de Castanet-Tolosan. Ce lieu d'étude se situe au Sud-Est de Toulouse (43°22'N 1°40'E). Il comprend un enclos de 14,2 hectares et dix petits enclos d'un quart à un demi hectare chacun. Dans chaque petit enclos vivent de deux à quatre chevrettes, ou un chevreuil mâle, tous apprivoisés. L'étude présentée ici porte sur la population de chevreuils du grand enclos, espace constitué d'un bois (chênaie) de 8,9 ha, bordé par une friche au Nord (3,9 ha) et une autre au Sud (1,4 ha).

2.2. Population étudiée

En mars 2012, six chevrettes âgées de moins d'un an et nées dans deux des petits enclos ont été introduites dans le grand enclos. En janvier 2014, un mâle de moins d'un an venant aussi d'un petit enclos a été ajouté à cette population. Il était sexuellement mature lors du rut en 2014. Ces individus ont été suivis par collier GPS (Lotek 3300) de leur introduction jusqu'à mars 2015. Chaque année en mars, ces animaux ont été capturés au filet afin de vérifier leur état de santé, récupérer les données GPS stockées dans les colliers, reprogrammer les relevés de localisations et changer les piles.

2.3. Echantillonnage des localisations et précision des données

Les colliers GPS ont été programmés pour enregistrer la localisation des animaux à différentes fréquences, en fonction des besoins de plusieurs études. De fait, la durée d'utilisation des piles de ces colliers est fonction de la quantité de relevés programmés. Ainsi, en mars et avril 2012, puis de juillet à décembre de la même année, les relevés ont été programmés toutes les quatre heures. En mai et juin 2012, et entre mars 2013 et mars 2015, la fréquence des relevés était de toutes les deux heures. Enfin, en janvier et février 2013, les localisations étaient programmées toutes les heures.

Le collier disposant d'un temps limité pour se positionner, certaines localisations n'ont pu être réalisées. De plus, la précision des données GPS récoltées peut varier d'un relevé à l'autre, selon le nombre de satellites de référence et leur proximité. Le premier paramètre est représenté par la *Précision de Dilution* (DOP), le second étant donné par un nombre de dimensions de la localisation (2D ou 3D). Plus le nombre de dimensions est grand, plus la précision des localisations est importante, et inversement pour la DOP. Un tri des localisations a donc été fait pour ne conserver que les données les plus précises (localisations en 3D avec $DOP < 10$, et localisations en 2D avec $DOP < 5$) selon une proposition d'Adrados *et al.* (2002). Par ailleurs, la précision des colliers a été testée en disposant des colliers à des emplacements de l'enclos aux coordonnées connues. Il en est ressorti que la marge d'erreur de localisation était de l'ordre de 20 m (Maublanc *et al.* 2012). Toutes les localisations se situant à plus de 20 m à l'extérieur des limites de l'enclos ont donc été supprimées. Finalement, ce sont 77,1% des localisations programmées qui ont pu être utilisées, soit 88,9% des localisations réalisées.

2.4. Analyses

Chaque année de suivi a été divisée en bimestres (mars-avril, mai-juin, juillet-août, septembre-octobre, novembre-décembre, janvier-février), afin de distinguer des périodes pertinentes par rapport au cycle biologique du chevreuil. Aussi, les femelles ayant été suivies pendant trois années consécutives, nous avons divisé la période d'étude d'après l'âge des chevrettes. Nous avons considéré qu'elles avaient un an de mars 2012 à février 2013, deux ans entre mars 2013 et février 2014, et trois ans entre mars 2014 et février 2015. Cet âge réajusté à deux mois près (naissances en mai-juin) n'a pas d'incidence sur l'évaluation de l'effet de l'âge sur le comportement des chevrettes.

a. Surface des domaines

La surface du domaine vital de chaque chevrete a été calculée pour chaque bimestre, selon la méthode du kernel adaptatif (Worton 1989). Cette méthode non-paramétrique est basée sur l'estimation par lissage de la densité locale de probabilité de présence d'un animal (Benhamou 1998). Elle rend ainsi possible le rejet des localisations les plus isolées et donc les moins représentatives de l'utilisation de l'espace par l'animal (selon un pourcentage de rejet établi). Dans le cas de la méthode du kernel adaptatif, le paramètre de lissage (h) varie en fonction de la densité locale de localisations. Plus cette densité est faible, plus h prend une valeur élevée. La méthode du kernel adaptatif permet ainsi d'apprécier le périmètre et la surface de la zone occupée par un individu, pour un pourcentage de temps donné, et ceci sans contrainte de forme sur le domaine, ce qui limite l'intégration de surfaces peu utilisées au sein du domaine vital.

Afin d'estimer la surface des domaines vitaux, nous avons choisi la méthode du kernel adaptatif à 90% de localisations. Pour affiner l'utilisation de l'espace par les animaux, nous avons également utilisé le kernel à 50% de localisations, illustratif du cœur de domaine aussi appelé "centre d'activité". Ces estimations de surfaces ont été faites sur le logiciel d'analyses statistiques R Studio (version 3.1.2) grâce au package adehabitatHR (Calenge 2015). Les surfaces obtenues ont été tronquées de leur portion pouvant sortir de l'enclos, à l'aide du logiciel ArcView 3.0. Les fréquences de relevé de localisations ayant varié au cours de la période d'étude, nous avons testé l'influence du nombre de localisations sur l'estimation de la surface des domaines. Pour cela, nous avons comparé les estimations obtenues pour les six chevrettes en janvier-février 2013 avec une localisation toutes les une, deux et quatre heures ($k = 3$). Cette comparaison a été réalisée à l'aide d'un test de permutation de Fisher-

Pitman pour données appariées (méthode de Monte Carlo). Aucune différence significative n'a été observée entre les estimations faites à partir des différentes fréquences de relevé, tant pour les surfaces des domaines (kernel 90% : $\chi^2 = 0,52, p = 0,79$) que pour celles des cœurs de domaines (kernel 50% : $\chi^2 = 0,07, p = 0,97$). Nous avons donc conservé tous les relevés pour les analyses suivantes.

b. Distance entre les barycentres des domaines

Le barycentre des localisations d'un individu a été déterminé pour chaque bimestre, en calculant la moyenne des coordonnées Est et la moyenne des coordonnées Nord de ses localisations. Les distances entre les barycentres des six chevrettes ont ensuite été calculées pour chaque bimestre, sur Excel.

c. Recouvrement entre domaines

La surface commune à un domaine A et un domaine B , $S_{A \cap B}$, a été calculée sur ArcView 3.0. Le pourcentage du domaine A recouvert par le domaine B a été estimé par $100 \times S_{A \cap B} / S_A$, où S_A est la surface du domaine A . Ce calcul a été effectué chaque bimestre, pour chacun des 30 couples possibles d'individus.

d. Tests statistiques

Surfaces des domaines et des cœurs de domaines

Pour tester les effets du bimestre et de l'âge sur la surface des domaines et des centres d'activité, nous avons réalisé des ANOVA non-paramétriques dans lesquelles la probabilité p associée à la statistique F de Fisher-Snedecor a été évaluée par permutations aléatoires (Edgington & Onghena 2007). Les calculs ont été réalisés sur Excel.

Dans un premier temps, l'interaction bimestre*année a été testée de la façon suivante. Une ANOVA standard dans laquelle les facteurs bimestre et année interagissent a été réalisée. Cette ANOVA fournit la valeur de la statistique F pour l'interaction bimestre*année. Afin d'estimer de façon non-paramétrique la probabilité p d'obtenir cette valeur de F sous l'hypothèse nulle qu'il n'y a pas d'interaction, les surfaces ont été permutées de façon aléatoire au sein de chaque individu, et la valeur de F recalculée. Cette opération a été réalisée 999 fois. Les 999 valeurs de F ainsi obtenues et la valeur de F observée ont alors été rangées par ordre décroissant, et la valeur de p a été évaluée par la formule $p = r/1000$, où r est le rang de la valeur observée.

Lorsque l'interaction bimestre*année n'était pas significative, nous avons réalisé une ANOVA standard à deux facteurs additifs bimestre + âge, et nous avons testé les valeurs de F obtenues de la façon suivante. Pour tester l'effet du bimestre, nous avons permuté les surfaces au sein de chaque individu et âge de façon aléatoire, et nous avons recalculé la valeur de F correspondant à l'effet bimestre. L'opération a été réalisée 999 fois, et comme précédemment, les valeurs de F ainsi obtenues et la valeur observée ont été rangées par ordre décroissant, afin d'évaluer la valeur de p par $p = r/1000$, où r est le rang de la valeur observée. La même procédure a été utilisée pour tester l'effet de l'âge, à ceci près que les permutations aléatoires ont été réalisées au sein de chaque individu et bimestre.

En cas d'effets significatifs du bimestre et de l'âge sans interaction entre les deux facteurs, les bimestres d'une part, et les âges d'autre part, ont été comparés deux à deux en utilisant la procédure qui vient d'être décrite (ANOVA bimestre + âge, et test de la valeur des F par permutations aléatoires), ainsi que la version séquentielle de la méthode de Bonferroni pour corriger le seuil des tests. En cas d'effet significatif de l'un seulement des deux facteurs, une série d'ANOVA à un facteur (avec permutations aléatoires) aurait été utilisée.

Distances entre barycentres

Les effets du bimestre et de l'âge sur les distances entre barycentres ont été testés selon un protocole similaire à celui utilisé pour les surfaces. Dans ce cas, cependant, les permutations aléatoires ont été réalisées, non pas sur les distances au sein de chaque paire d'individus, mais sur les barycentres au sein de chaque individu. Les distances entre individus ont ainsi été recalculées après chaque permutation des barycentres.

Recouvrements des domaines et cœurs de domaines

Les pourcentages de recouvrement des domaines (et cœurs de domaines) des 30 couples possibles d'individus n'étant pas indépendants les uns des autres au sein d'un bimestre, l'analyse a été réalisée, non pas sur les pourcentages de recouvrement obtenus pour les différents couples, mais sur leur moyenne par bimestre. En conséquence, l'interaction entre les facteurs âge et bimestre n'a pas pu être évaluée, et une ANOVA à deux facteurs additifs âge + bimestre a été directement réalisée. La valeur de F obtenue pour l'effet bimestre a alors été testée en permutant les bimestres au sein des années, tandis que la valeur de F obtenue pour l'effet âge a été testée en permutant les âges au sein des bimestres. L'utilisation de la moyenne par bimestre réduisant de façon considérable le nombre de permutations possibles,

aucune comparaison deux à deux des bimestres ou des années n'a été réalisée pour le recouvrement des domaines.

Corrélation entre variables

Les corrélations entre les moyennes par bimestre des principales variables utilisées (surface des domaines, distance entre barycentres, pourcentage de recouvrement) ont été estimées et testées au moyen du coefficient de corrélation de Spearman.

3. RESULTATS

Les moyennes et écart-types des surfaces des domaines vitaux et des cœurs de domaines, ainsi que les distances entre barycentres et les recouvrements entre domaines et entre cœurs de domaines sont indiqués en Annexe I. Les données brutes sont indiquées en Annexe II.

3.1. Superficie des domaines vitaux et des cœurs de domaines

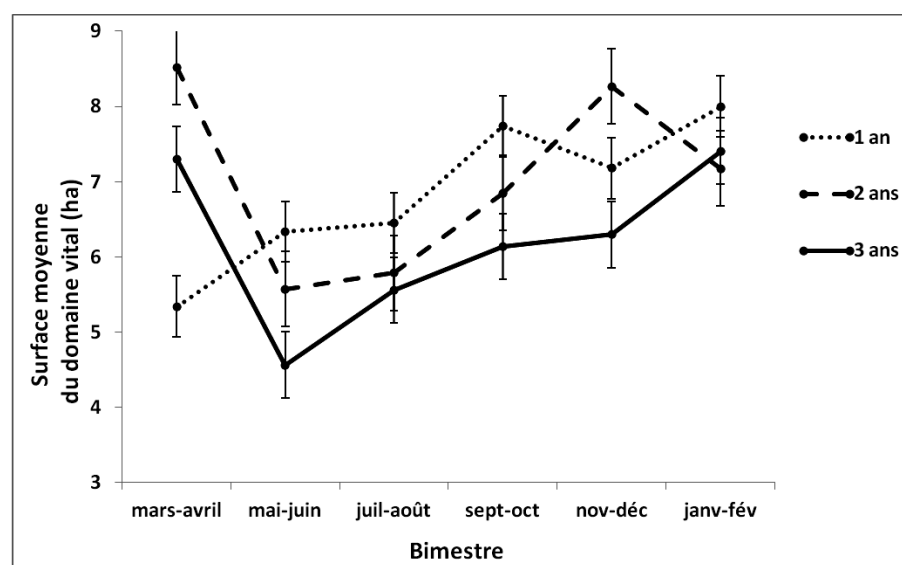


Figure 1. Surface moyenne ($\pm ES$) des domaines vitaux (Kernel 90 %) en fonction du bimestre et de l'âge des chevrettes.

L'analyse montre que les effets du bimestre et de l'âge des chevrettes sur la surface des domaines n'étaient pas additifs (interaction bimestre*âge : $F_{10,90} = 4,557$, $p = 0,001$). Cependant, l'interaction bimestre*âge devenait non significative ($F_{5,60} = 1,653$, $p = 0,150$) lorsqu'on ne tenait pas compte de la première année suivant l'introduction des

chevrettes. Dans ce cas, les effets additifs des facteurs bimestre et âge étaient significatifs ($F_{5,65} = 12,341$, $p = 0,001$ et $F_{1,65} = 10,696$, $p = 0,002$, respectivement), la surface des domaines diminuant entre l'âge de deux ans et l'âge de trois ans (Fig. 1). Pour ces mêmes âges, la comparaison des bimestres deux à deux (Fig. 2) confirme que la surface des domaines chutait entre mars-avril et mai-juin ($F_{1,21} = 41,245$, $p = 0,001$), avant d'augmenter progressivement jusqu'en mars-avril de l'année suivante.

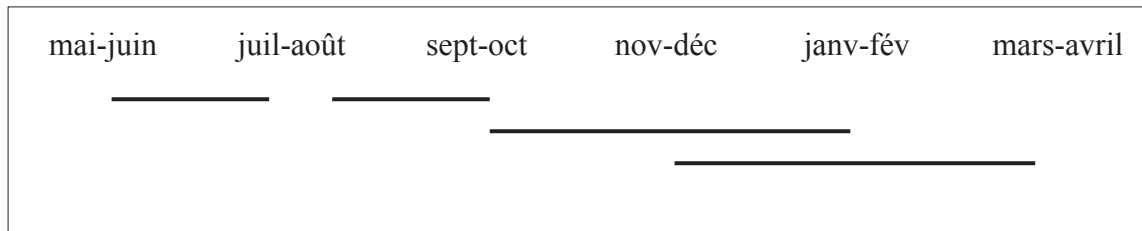


Figure 2. Bimestres non significativement différents (traits) en ce qui concerne la surface des domaines vitaux (chevrettes aux âges de deux et trois ans).

En ce qui concerne la surface des cœurs de domaines, nous avons aussi trouvé une interaction significative entre bimestre et âge ($F_{10,90} = 3,040$, $p = 0,001$). Cependant, comme pour la surface de domaines, cette interaction disparaissait lorsque l'on ne s'intéressait qu'aux deux dernières années ($F_{5,60} = 1,376$, $p = 0,219$). Les effets additifs des facteurs âge et bimestre étaient alors significatifs (âge : $F_{1,65} = 10,744$, $p = 0,001$; bimestre : $F_{5,65} = 6,581$, $p = 0,001$), la surface des cœurs de domaines diminuant entre l'âge de deux et l'âge de trois ans (Fig. 3). Pour ces mêmes âges, les comparaisons deux à deux entre bimestres montrent un pattern moins marqué que pour les domaines (Fig. 4). Ainsi, malgré la diminution assez nette apparaissant dans la Fig. 3, il n'y avait pas de différence significative entre les surfaces moyennes de cœurs de domaines de mars-avril et mai-juin ($F_{1,21} = 24,039$, $p = 0,007$, NS après correction de Bonferroni). Toutefois, les comparaisons entre bimestres montrent une opposition entre l'hiver et l'été, avec une diminution de la surface de cœurs de domaines entre janvier-février et mai-juin ($F_{1,21} = 23,299$, $p = 0,001$) et une augmentation de cette même surface entre juillet-août et mars-avril ($F_{1,21} = 14,435$, $p = 0,002$).

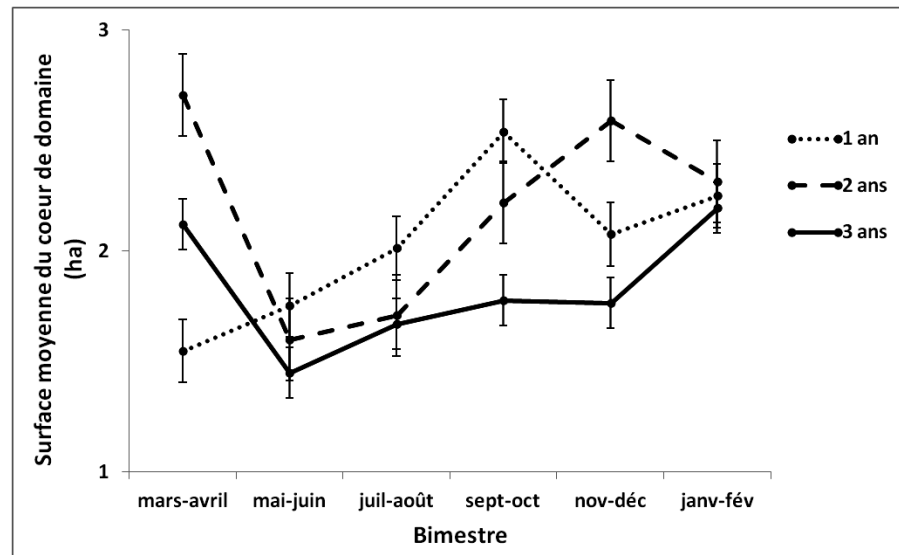


Figure 3. Surface moyenne ($\pm ES$) du cœur de domaine (Kernel 50 %) en fonction du bimestre et de l'âge des chevrettes.

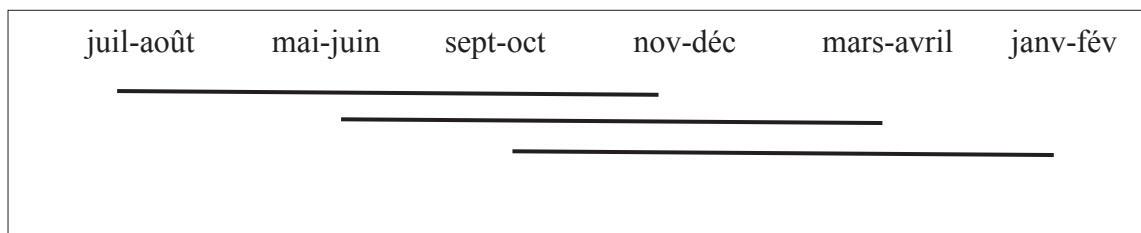


Figure 4. Bimestres non significativement différents (traits) en ce qui concerne la surface des cœurs de domaines (chevrettes âgées de deux et trois ans).

3.2. Distance entre les barycentres des domaines

Aucune interaction bimestre*âge n'a été détectée pour la distance entre les barycentres des domaines à l'échelle des trois années de suivi ($F_{10,252} = 1,409$, $p = 0,774$). Les effets additifs des deux facteurs étaient en revanche significatifs (âge : $F_{2,262} = 25,089$, $p = 0,001$; bimestre : $F_{5,262} = 25,985$, $p = 0,001$). Les comparaisons deux à deux entre années montrent une augmentation significative des distances interindividuelles entre l'âge d'un an et l'âge de deux ans ($F_{1,173} = 38,114$, $p = 0,001$), une différence significative entre un an et trois ans ($F_{1,173} = 43,550$, $p = 0,001$), mais pas de différence significative entre deux et trois ans ($F_{1,173} = 0,867$, $p = 0,388$) (Fig. 5). En outre, les comparaisons deux à deux entre bimestres (Fig. 6) montrent un accroissement des distances interindividuelles entre mars-avril et mai-juin ($F_{1,86} = 59,828$, $p = 0,001$), ainsi qu'une réduction entre juillet-août et septembre-octobre ($F_{1,86} = 19,182$, $p = 0,001$) et entre septembre-octobre et mars-avril ($F_{1,86} = 20,082$, $p = 0,003$).

Sur les bimestres composant les deux dernières années, on note par ailleurs une corrélation négative entre la distance moyenne entre barycentres et la surface moyenne des domaines ($n = 12$, $r_s = -0,874$, $p < 0,001$).

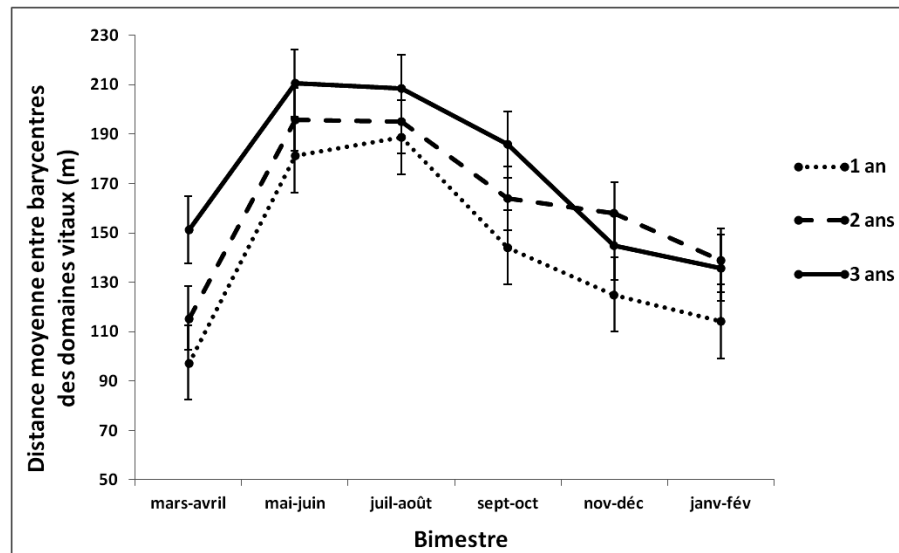


Figure 5. Distance moyenne ($\pm ES$) entre les barycentres des domaines vitaux en fonction du bimestre et de l'âge des chevrettes.

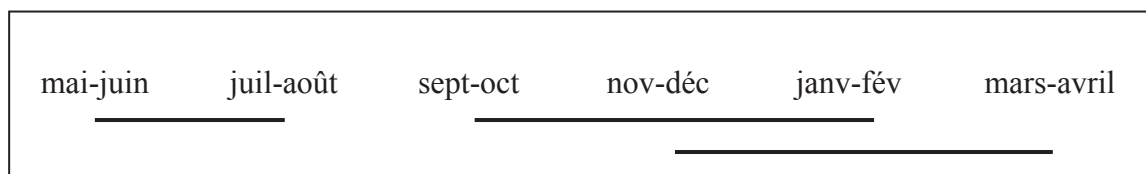


Figure 6. Bimestres ne différant pas significativement (traits) pour la distance entre barycentres des domaines vitaux (chevrettes âgées de un à trois ans).

3.3. Recouvrement entre les domaines vitaux et entre les cœurs de domaines

Les analyses montrent un effet significatif du bimestre ($F_{5,10} = 17,270$, $p = 0,002$) et de l'âge des femelles ($F_{2,10} = 9,505$, $p = 0,004$) sur le recouvrement moyen des domaines vitaux lorsqu'on considère les trois années d'étude. La situation est identique si l'on fait abstraction de l'année ayant suivi l'introduction des femelles (bimestre : $F_{5,5} = 19,528$, $p = 0,02$; âge : $F_{1,5} = 7,362$, $p = 0,031$).

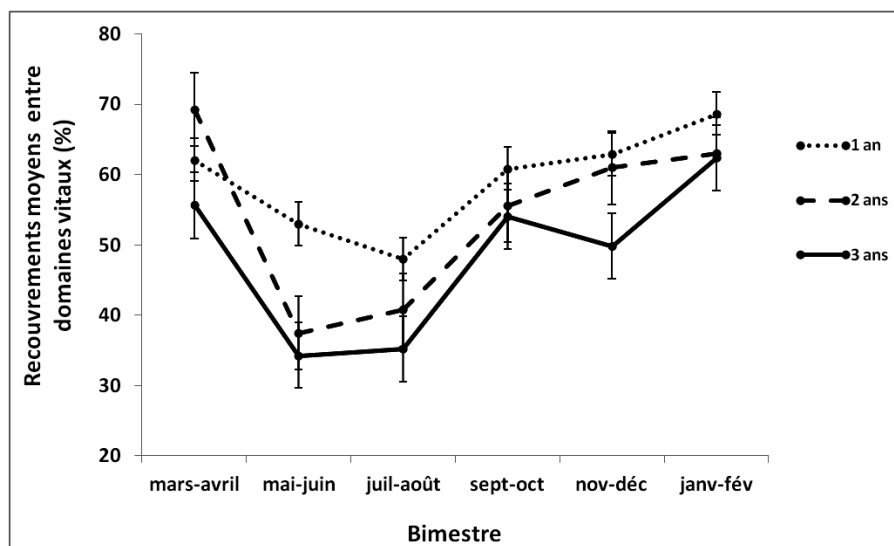


Figure 7. Recouvrement moyen ($\pm ES$) entre les domaines vitaux en fonction des bimestres et de l'âge des chevrettes.

Sur les bimestres composant les deux dernières années, le recouvrement moyen des domaines est corrélé positivement à la surface moyenne des domaines ($n = 12$, $r_s = 0,944$, $p < 0,0001$) et négativement à la distance moyenne entre barycentres ($n = 12$, $r_s = -0,874$, $p < 0,001$). Les recouvrements varient ainsi selon un pattern similaire à celui des surfaces des domaines et selon un pattern inverse à celui des distances entre barycentres (réduction entre mars-avril et mai-juin, et accroissement de juillet-août à mars-avril ; Fig. 7).

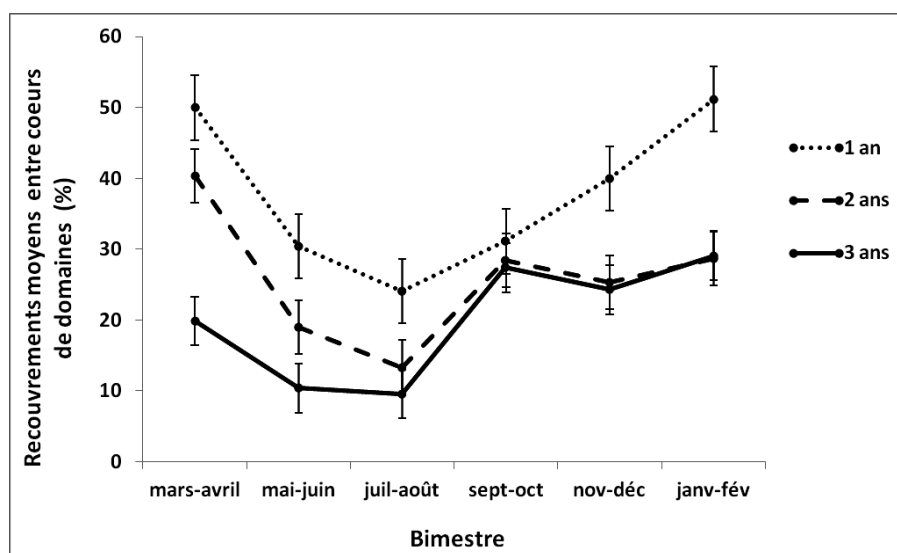


Figure 8. Recouvrement moyen ($\pm ES$) entre les cœurs de domaines en fonction des bimestres et de l'âge des chevrettes.

En ce qui concerne le recouvrement entre cœurs de domaines, les analyses montrent un effet significatif du bimestre ($F_{5,10} = 7,236$, $p = 0,011$) et de l'âge des chevrettes ($F_{2,10} = 16,066$, $p = 0,001$) lorsqu'on considère l'ensemble des trois années de relevés (Fig. 8). En revanche, les effets de ces deux facteurs ne sont plus significatifs lorsque l'on ne considère que les deux dernières années d'étude (bimestre : $F_{5,5} = 4,024$, $p = 0,085$; âge : $F_{1,5} = 3,170$, $p = 0,125$).

4. DISCUSSION

Dans cette étude et pour la première fois, il a été mis en évidence un pattern saisonnier d'utilisation de l'espace chez des chevrettes adultes non suitées, en population à forte densité. Entre l'automne-hiver et le printemps-été (de début mai à fin août), ces femelles ont en effet diminué la superficie de leur domaine vital et de leur cœur de domaine ainsi que leur recouvrement d'autres domaines, et elles ont augmenté leur distance interindividuelle. Ces résultats infirment notre première hypothèse selon laquelle les femelles sans faon auraient été tolérantes entre elles, en n'affichant pas d'isolement marqué à partir de la période normale de naissance des faons et ce que jusqu'à la fin du rut. L'intolérance observée entre femelles à cette période de l'année ne serait donc pas uniquement due à la mise-bas ni à l'élevage des jeunes. Ces deux événements ne seraient que des renforçateurs de l'intolérance entre chevrettes. Cette conclusion diffère de celle d'études précédentes, où les femelles étaient considérées intolérantes uniquement dans le cadre de la protection des faons (Hewison *et al.* 1998). De fait, les chevrettes étant rarement non suitées dans la nature, ces travaux portaient principalement sur des observations de femelles avec faon.

Afin d'élucider la cause de l'intolérance entre chevrettes suitées et non suitées, il semblerait pertinent de s'intéresser aux conséquences comportementales des variations hormonales chez ces femelles. Effectivement, une étude de Hoffman *et al.* (1978) mettant en parallèle le cycle hormonal de chevrettes gestantes et non gestantes a indiqué que ces deux catégories de femelles montraient une diminution de la concentration en progestérone plasmatique, de mars-avril jusqu'en mai. L'effet d'hormones pouvant perdurer plusieurs mois après leur synthèse (Bouissou *et al.* 1995), il pourrait être cohérent de s'attarder sur l'effet de cette baisse de progestérone du point de vue comportemental, et voir si elle pourrait être reliée à une intolérance entre femelles sur la période printemps-été.

Concernant l'effet de l'âge sur l'organisation spatiale des chevrettes, la présente étude a souligné une diminution des surfaces du domaine vital et cœur de domaine entre deux et trois ans. Paradoxalement, les distances entre femelles n'ont pas significativement augmenté entre ces deux âges. On peut supposer que ceci est lié à la taille de l'enclos (14,2 hectares), qui aurait limité l'espacement entre femelles. L'accroissement des distances interindividuelles entre un et deux ans coïncide tout particulièrement avec le caractère dispersif des chevrettes subadultes (femelles d'un an ne suivant plus leur mère) rapporté par Vincent *et al.* (1983). En revanche, les recouvrements entre domaines ont suivi une décroissance entre deux et trois ans, alors que ceux entre cœurs de domaines n'ont pas significativement diminué. Cette absence de différence significative entre les recouvrements de cœurs de domaines entre deux et trois ans pourrait s'expliquer par une variabilité interindividuelle importante, certaines femelles s'isolant nettement des autres alors que d'autres conservent entre elles un certain recouvrement. Dans l'ensemble, l'intolérance entre femelles a tout de même augmenté entre deux et trois ans. Cependant, il n'a pas pu être discerné si cette évolution était fonction de l'âge des femelles et/ou de la présence d'un mâle.

Afin de compléter cette étude, il serait intéressant de répéter cette même expérience en retirant le mâle de l'enclos à un âge plus avancé des femelles, et en poursuivant la géolocalisation des femelles après ce départ. Ceci autoriserait la comparaison de l'organisation spatiale des chevrettes sans mâle, puis avec et enfin de nouveau sans mâle. De cette manière, les effets mâle et âge seraient distinguables. Aussi, il serait judicieux de maintenir le mâle plus longtemps dans l'enclos (deux ans par exemple), afin de lui laisser un temps d'adaptation plus long au nouvel environnement physique et social que représentent l'enclos et les femelles. En effet, il est probable que le mâle soit perturbé par ce changement environnemental, au début de son introduction. La réponse des femelles pourrait alors être différente d'une situation où le mâle serait déjà installé dans l'enclos.

En conclusion, si l'intolérance entre chevrettes est largement admise en période de mise-bas et d'élevage des jeunes, cette territorialité n'est attribuée qu'aux seules femelles suitées défendant le site où se tiennent leurs jeunes. Néanmoins, la présente étude interpelle sur le fait que des chevrettes sans faon suivent aussi ce pattern d'intolérance saisonnier. Bien que sans commune mesure avec le comportement territorial des mâles, cette intolérance entre chevrettes suggère que ces variations saisonnières de sociabilité constitueraient une caractéristique " intrinsèque " au chevreuil. On peut souhaiter que de prochaines études

viendront confirmer ce phénomène, et éclairer les mécanismes sous-tendant cette intolérance saisonnière des femelles.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier chaleureusement Marie-Line MAUBLANC, m'ayant encadrée pendant mon stage de master 1. Je lui suis reconnaissante pour toutes les connaissances qu'elle m'a transmises, ses nombreux conseils et ses patientes réponses à mes innombrables questions.

Je souhaite aussi sincèrement remercier Jean-François GERARD, pour m'avoir accompagnée dans des problématiques statistiques nouvelles et complexes, et guidée dans la méthodologie y étant reliée.

Je remercie également Eric BIDEAU, qui rend l'existence du site expérimental de Gardouch possible, par son travail passionné et quotidien auprès des chevreuils.

Enfin, je remercie le laboratoire Comportement et Ecologie de la Faune Sauvage de m'avoir accueillie.

BIBLIOGRAPHIE

Adrados, C., Girard, I., Gendner, J. P., Janeau, G. 2002. Global Positioning System (GPS) location accuracy improvement due to Selective Availability removal. *Comptes-Rendus Biologies* 325: 165-170.

Bideau, E., Vincent, J. P., Maire, F. 1983. Evolution saisonnière de la taille des groupes chez le chevreuil en milieu forestier. *Revue d'Ecologie - La Terre et la Vie* 37: 161-169.

Bideau, E., Vincent, J. P., Maublanc, M. L., Gonzales, R. 1987. Dispersion chez le chevreuil (*Capreolus capreolus* L.): étude sur une population en milieu forestier. *Acta Oecologica. Oecologia Applicata* 8: 135-148.

Bouissou, M. F. 1995. Relations sociales, conduites agressives et réactivité émotionnelle chez les ongulés: influence des stéroïdes sexuels. *INRA Productions Animales* 8(2): 71-82.

Calenge, C. 2015. Home range estimation in R: the adehabitatHR Package. Accessible sur: <https://cran.r-project.org/> (Téléchargement: 22 avril 2016).

Chapman, N. G., Claydon, K., Claydon, M., Forde, P. G., Harris, S. 1993. Sympatric populations of muntjac (*Muntiacus reevesi*) and roe deer (*Capreolus capreolus*): a comparative analysis of their ranging behaviour, social organization and activity. *The Zoological Society of London* 229: 623-640.

- Edgington, E. S., Onghena, P. 2007. *Randomization tests*. Fourth edition. Chapman & Hall/CRC, Boca Raton (Floride).
- Gaillard, J. M., Hewison, A. J. M., Kjellander, P., Pettorelli, P., Bonenfant, C., Van Moorter, B., Liberg, O., Andren, H., Van Laere, G., Klein, F., Angibault, J. M., Coulon, A., Vanpé, C. 2008. Population density and sex do not influence fine-scale natal dispersal in roe deer. *Proceedings of The Royal Society* 275: 2025-2030.
- Hewison, A. J. M. , Vincent, J. P., Reby, D. 1998. Social organisation of European roe deer. In: *The European Roe Deer: The Biology of Success* (Ed. by Andersen, R., Duncan, P., Linnell, D. C.), pp. 189-212. Scandinavian University Press.
- Hoffman, B., Barth, D., Karg, H. 1978. Progesteron and oestrogen levels in peripheral plasma of the pregnant and nonpregnant roe deer (*Capreolus capreolus*). *Biology of Reproduction* 19: 931-935.
- Kjellander, P., Hewison, A. J. M., Liberg, O., Angibault, J. M., Bideau, E., Cargnelutti, B. 2004. Experimental evidence for density-dependence of home-range size in roe deer (*Capreolus capreolus* L.): a comparison of two long-term studies. *Acta Oecologica. Oecologia Applicata* 139: 478-485.
- Maublanc, M. L., Bideau, E., Willemet, R., Bardonnet, C., Gonzalez., G., Desneux, L., Cèbe, N., Gerard, J. F. 2012. Ranging behaviour of roe deer in an experimental high-density population: are females territorial ? *Comptes Rendus Biologies* 335: 735-743.
- Maublanc, M. L., Cibien, C., Gaillard, J. M., Maizeret, C., Bideau, E., Vincent, J. P. 1991. Le chevreuil. *Revue d'Ecologie - La Terre et la Vie* Suppl. 6: 155-183.
- ONCFS 2010. Le réseau « ongulés sauvages ONCFS-FNC-FDC » et le suivi de la progression numérique et spatiale de ces espèces en France. Accessible sur: <http://www.oncfs.gouv.fr/Reseau-Ongules-sauvages-download104> (téléchargement: 18 mai 2016).
- Sempéré, A. J., Sokolov, V. E., Danilkin, A. A. 1996. *Capreolus capreolus*. *Mammalian Species* 538: 1-9.
- Vincent, J. P., Bideau, E., Quéré, J. P., Angibault, J. M. 1983. Occupation de l'espace chez le chevreuil (*Capreolus capreolus* L.). *Acta Oecologica. Oecologia Applicata* 4: 379-389.
- Worton, B. 1989. Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology* 70: 164-168.

ANNEXES

Annexe I. Moyenne et écart-type, par an et par bimestre, des surfaces de domaine vital et cœur de domaine (hectares), ainsi que des distances entre barycentres des domaines (m) et recouvrements (%) entre domaines et entre cœurs de domaines.

	1 an		2 ans		3 ans	
	<i>Moyenne</i>	<i>Ecart-type</i>	<i>Moyenne</i>	<i>Ecart-type</i>	<i>Moyenne</i>	<i>Ecart-type</i>
<i>Surface du domaine vital (ha)</i>						
mars-avril	5,34	1,09	8,53	0,69	7,30	1,14
mai-juin	6,33	1,16	5,58	0,80	4,56	1,58
juil-août	6,45	1,52	5,79	1,09	5,55	0,79
sept-oct	7,74	1,23	6,85	1,49	6,14	0,68
nov-déc	7,18	0,73	8,27	1,13	6,29	1,26
janv-fév	8,00	0,57	7,18	0,81	7,41	0,37
<i>Surface du cœur de domaine (ha)</i>						
mars-avril	1,55	0,32	2,71	0,36	2,12	0,56
mai-juin	1,75	0,43	1,60	0,25	1,45	0,52
juil-août	2,01	0,63	1,71	0,53	1,67	0,32
sept-oct	2,54	0,53	2,22	0,70	1,78	0,20
nov-déc	2,08	0,26	2,59	0,60	1,77	0,48
janv-fév	2,25	0,42	2,31	0,47	2,20	0,16
<i>Distance entre barycentres des domaines (m)</i>						
mars-avril	97,4	15,2	115,5	29,3	151,1	39,7
mai-juin	181,3	59,7	195,9	61,0	210,7	67,7
juil-août	188,7	41,9	195,0	47,3	208,4	56,3
sept-oct	144,2	29,5	164,0	44,4	185,8	32,2
nov-déc	125,0	51,1	157,8	34,7	144,6	40,7
janv-fév	114,2	40,0	138,8	49,1	135,9	43,9
<i>Recouvrement entre domaines (%)</i>						
mars-avril	62,1	10,9	69,3	7,8	55,6	16,2
mai-juin	53,0	13,4	37,5	21,9	34,3	24,9
juil-août	48,0	18,9	40,7	17,6	35,2	19,3
sept-oct	60,8	10,2	55,6	14,4	54,1	11,0
nov-déc	62,9	7,6	61,0	12,5	49,8	14,4
janv-fév	68,7	10,5	62,9	14,8	62,4	10,3

Annexe I (Suite)

	1 an		2 ans		3 ans	
	<i>Moyenne</i>	<i>Ecart-type</i>	<i>Moyenne</i>	<i>Ecart-type</i>	<i>Moyenne</i>	<i>Ecart-type</i>
Recouvrement entre cœurs de domaines (%)						
mars-avril	50,0	13,5	40,4	12,4	19,9	26,4
mai-juin	30,5	23,0	19,0	22,6	10,4	20,3
juil-août	24,1	22,4	13,3	14,7	9,6	18,5
sept-oct	31,1	12,8	28,4	16,0	27,4	15,7
nov-déc	40,0	15,4	25,3	18,1	24,3	21,1
janv-fév	51,2	16,1	28,7	23,6	29,1	19,2

Annexe II. 1. a. Données brutes des surfaces individuelles (hectares) de domaines, en fonction de l'âge et du bimestre (MA: mars-avril, MJ: mai-juin, JA: juillet-août, SO: septembre-octobre, ND: novembre-décembre, JF: janvier-février).

Ind	An 1						An 2						An 3					
	MA	MJ	JA	SO	ND	JF	MA	MJ	JA	SO	ND	JF	MA	MJ	JA	SO	ND	JF
Lau	6,085	6,775	4,299	5,737	7,988	7,601	8,581	6,090	5,940	8,839	8,993	6,974	6,074	3,401	5,044	5,504	6,177	7,414
Lis	6,083	5,688	6,841	7,846	6,606	8,051	8,757	4,249	6,895	6,029	8,816	8,457	8,341	2,641	5,146	6,112	6,069	6,823
Lol	4,126	7,436	6,168	7,818	7,822	7,852	8,511	5,268	4,510	4,995	7,343	6,674	7,677	6,706	5,332	6,539	5,463	7,562
Lou	4,415	4,282	5,454	7,528	7,568	7,825	7,201	5,388	5,264	5,846	6,394	6,155	5,636	6,176	5,383	6,483	5,328	7,249
Lun	4,592	6,937	7,253	7,872	6,172	9,109	9,033	5,943	7,217	7,185	9,033	7,705	8,059	4,325	7,144	6,997	8,763	7,431
Lut	6,740	6,879	8,692	9,620	6,914	7,566	9,085	6,526	4,899	8,214	9,046	7,107	7,990	4,121	5,271	5,176	5,960	7,964

Annexe II. 1. b. Données brutes des surfaces individuelles (hectares) de cœur domaines, en fonction de l'âge et du bimestre (MA: mars-avril, MJ: mai-juin, JA: juillet-août, SO: septembre-octobre, ND: novembre-décembre, JF: janvier-février).

Ind	An 1						An 2						An 3					
	MA	MJ	JA	SO	ND	JF	MA	MJ	JA	SO	ND	JF	MA	MJ	JA	SO	ND	JF
Lau	1,688	2,056	1,200	1,843	2,292	1,679	2,561	1,584	1,854	3,104	2,846	2,045	1,677	1,323	1,295	1,646	1,695	2,188
Lis	1,814	1,489	2,158	2,560	1,921	2,446	2,973	1,296	2,441	1,737	2,913	2,852	2,586	0,817	1,604	2,010	1,778	2,019
Lol	1,265	2,342	1,991	2,688	2,314	1,948	2,716	1,400	1,117	1,505	1,868	2,087	1,886	2,143	1,548	1,824	1,548	2,239
Lou	1,371	1,123	1,478	2,187	2,314	2,445	2,063	1,623	1,458	1,711	1,790	1,644	1,362	2,023	1,608	1,663	1,413	2,064
Lun	1,179	1,740	2,263	2,561	1,747	2,855	3,027	1,698	2,167	2,248	3,044	2,506	2,501	1,276	2,246	2,002	2,699	2,194
Lut	1,979	1,779	2,994	3,412	1,869	2,128	2,898	1,997	1,217	3,015	3,074	2,753	2,723	1,123	1,736	1,520	1,471	2,486

Annexe II. 2. Données brutes des distances entre barycentres (m) au sein de chaque paire d'individus, en fonction de l'âge et du bimestre (MA: mars-avril, MJ: mai-juin, JA: juillet-août, SO: septembre-octobre, ND: novembre-décembre, JF: janvier-février).

Paires	An 1						An 2						An 3					
	MA	MJ	JA	SO	ND	JF	MA	MJ	JA	SO	ND	JF	MA	MJ	JA	SO	ND	JF
Laulis	36	175	162	106	64	72	72	233	155	94	63	54	82	222	204	60	14	20
LauLol	33	19	43	38	16	25	9	7	40	99	85	111	106	112	135	139	114	115
LauLou	23	52	112	84	74	81	57	123	93	102	118	125	109	121	137	146	112	110
LauLun	35	148	158	85	59	76	52	213	160	83	65	33	77	187	171	46	22	5
LauLut	28	156	166	111	77	71	76	165	159	101	113	115	132	212	212	152	116	111
LisLol	11	155	126	70	70	73	65	230	194	187	122	123	130	260	230	79	102	99
LisLou	30	187	89	40	31	12	42	215	163	148	116	131	138	265	232	86	99	96
LisLun	17	30	30	23	7	8	20	22	50	12	20	25	6	35	33	76	10	21
LisLut	9	19	46	18	15	19	11	138	127	97	88	96	95	177	145	107	102	100
LolLou	21	56	97	47	73	80	55	116	97	91	72	19	9	9	2	8	8	13
LolLun	26	128	118	50	64	74	46	210	201	175	135	125	129	226	204	144	100	113
LolLut	13	137	137	73	84	79	70	159	179	144	102	66	86	162	143	76	65	37
LouLun	40	158	107	38	27	6	28	202	193	138	136	136	136	232	206	150	97	108
LouLut	27	169	65	33	42	30	37	85	91	67	46	58	94	161	145	73	58	24
LunLut	14	12	75	36	23	27	23	131	173	89	108	111	98	160	138	134	95	107

Annexe II. 3. a. Données brutes des recouvrements entre domaines et cœurs de domaines (%) par paire d'individus, en fonction de l'âge et du bimestre (MA: mars-avril, MJ: mai-juin, JA: juillet-août, SO: septembre-octobre, ND: novembre-décembre, JF: janvier-février).

Paires	An 1						An 2						An 3					
	MA	MJ	JA	SO	ND	JF	MA	MJ	JA	SO	ND	JF	MA	MJ	JA	SO	ND	JF
LauLis	65,67	34,52	31,52	57,70	52,57	62,36	60,45	6,03	28,42	50,32	72,09	80,15	73,07	30,70	29,80	71,51	63,48	67,04
LauLol	53,99	80,40	81,55	70,28	76,54	80,24	83,95	67,31	65,76	47,31	53,88	51,08	49,97	72,71	32,53	54,41	35,08	56,39
LauLou	54,82	45,11	41,24	67,04	57,72	62,68	59,64	39,06	43,38	36,47	35,43	42,95	33,12	59,39	31,70	53,32	33,79	56,62
LauLun	51,24	48,27	47,80	66,39	53,56	70,77	68,20	18,65	43,80	57,46	77,36	91,98	82,38	60,16	54,02	77,45	79,93	76,92
LauLut	67,48	41,24	33,87	59,39	53,22	58,90	65,89	22,04	20,93	50,22	54,93	52,09	41,32	11,17	4,08	34,34	38,19	57,14
LisLau	65,69	41,12	19,81	42,19	63,56	58,87	59,23	8,64	24,48	73,78	73,54	66,10	53,21	39,53	29,21	64,40	64,61	72,84
LisLol	56,45	47,36	28,75	52,63	61,20	58,35	59,56	14,05	15,03	33,75	47,79	46,59	46,67	5,87	11,10	53,39	31,50	53,06
LisLou	45,26	36,66	47,05	64,78	73,01	78,62	64,52	33,07	29,38	43,37	41,97	45,68	30,87	0,95	14,87	49,72	31,83	52,98
LisLun	43,50	70,09	76,06	72,69	65,47	83,88	76,94	83,34	74,26	81,92	80,84	80,11	79,39	86,60	79,21	70,71	78,58	76,81
LisLut	56,29	74,26	84,94	78,75	68,39	74,97	77,00	66,75	41,22	69,53	66,61	60,53	62,55	32,68	37,85	35,47	41,37	55,05
LolLau	79,62	73,25	56,84	51,57	78,16	77,67	84,64	77,81	86,61	83,72	65,98	53,37	39,53	36,88	30,78	45,80	39,67	55,29
LolLis	83,23	36,23	31,89	52,81	51,69	59,83	61,29	11,33	22,97	40,74	57,37	59,04	50,71	2,31	10,71	49,90	35,00	47,87
LolLou	66,72	40,92	45,31	54,94	57,82	58,00	59,23	34,43	46,08	57,94	64,36	79,67	65,74	78,99	77,42	68,14	67,80	74,74
LolLun	64,13	48,28	41,73	55,22	52,76	68,16	69,91	24,73	34,17	48,03	57,06	55,08	49,37	12,30	32,63	57,53	63,37	54,76
LolLut	82,99	44,76	33,32	66,77	50,03	52,19	67,17	21,45	21,91	56,08	64,36	71,10	67,70	28,81	39,89	45,59	49,39	74,87
LouLau	75,56	71,37	32,51	51,09	60,93	60,88	71,07	44,15	48,96	55,15	49,83	48,66	35,70	32,71	29,70	45,27	39,17	57,91
LouLis	62,36	48,69	59,02	67,52	63,73	80,89	78,46	26,08	38,49	44,73	57,87	62,76	45,69	0,40	14,21	46,88	36,26	49,87
LouLol	62,36	71,06	51,25	57,05	59,76	58,20	70,00	33,67	39,48	49,50	73,91	86,39	89,55	85,77	76,69	68,73	69,52	77,97
LouLun	60,91	67,05	61,15	71,09	59,17	86,34	80,28	35,19	49,98	56,91	54,97	53,29	49,02	13,60	35,80	55,85	67,40	58,13
LouLut	80,54	59,20	70,13	74,63	64,89	74,39	77,81	70,99	48,65	80,31	81,09	76,26	69,48	28,34	39,22	48,99	52,85	78,25
LunLau	67,90	47,14	28,33	48,39	69,31	59,05	64,78	19,11	36,05	70,69	77,02	83,26	62,09	47,31	38,14	60,93	56,34	76,75
LunLis	57,62	57,47	71,74	72,45	70,07	74,14	74,59	59,58	70,94	68,74	78,90	87,93	82,17	52,88	57,05	61,77	54,42	70,53
LunLol	57,62	51,75	35,49	54,84	66,87	58,76	65,87	21,92	21,35	33,39	46,39	47,71	47,03	19,08	24,36	53,77	39,51	55,73
LunLou	58,56	41,39	45,98	67,99	72,55	74,17	64,00	31,90	36,46	46,30	38,91	42,57	34,28	19,42	26,97	51,75	40,98	56,71
LunLut	75,61	62,39	71,93	74,09	68,24	71,99	76,32	59,18	30,97	72,14	63,58	51,69	58,28	24,97	32,84	42,06	44,55	59,40
LutLau	60,92	40,62	16,75	35,42	61,48	59,17	62,23	20,56	25,37	54,04	54,61	51,12	31,41	9,22	3,91	36,51	39,58	53,19
LutLis	50,80	61,40	66,85	64,23	65,35	79,78	74,22	43,46	58,01	51,03	64,91	72,03	65,29	20,94	36,96	41,89	42,13	47,16
LutLol	50,80	48,38	23,64	54,26	56,60	54,16	62,93	17,32	20,17	34,10	52,24	66,77	65,04	46,88	40,35	57,59	45,27	71,09
LutLou	52,76	36,85	44,01	58,40	71,03	76,94	61,67	58,61	52,28	57,16	57,32	66,05	49,01	42,47	40,05	61,36	47,25	71,22
LutLun	51,51	62,92	60,02	60,62	60,92	86,68	75,88	53,89	45,62	63,10	63,49	56,04	58,79	26,21	44,51	56,86	65,50	55,42

Annexe II. 3. b. Données brutes des recouvrements entre cœurs de domaines (%) par paire d'individus, en fonction de l'âge et du bimestre ((MA: mars-avril, MJ: mai-juin, JA: juillet-août, SO: septembre-octobre, ND: novembre-décembre, JF: janvier-février).

Paires	An 1						An 2						An 3					
	MA	MJ	JA	SO	ND	JF	MA	MJ	JA	SO	ND	JF	MA	MJ	JA	SO	ND	JF
LauLis	54,21	7,25	2,67	23,87	28,66	44,73	25,58	0,00	3,88	28,58	38,55	50,27	49,02	0,23	2,01	44,59	44,42	47,81
LauLol	45,26	57,59	64,42	46,61	69,85	82,97	73,02	57,77	32,31	28,96	22,52	12,52	0,95	7,56	1,00	20,05	11,45	22,49
LauLou	27,37	19,65	5,75	16,60	21,20	42,76	29,21	13,38	13,92	10,24	0,63	2,98	2,03	1,51	6,10	19,20	13,16	22,07
LauLun	35,78	9,53	5,67	26,10	32,59	44,73	37,45	0,00	9,39	31,60	44,59	15,26	0,00	0,00	0,00	14,64	7,55	18,24
LauLut	66,53	9,24	0,00	13,56	25,48	48,42	28,39	4,73	3,94	30,61	3,37	68,85	46,09	1,81	4,56	58,02	69,03	57,36
LisLau	50,44	10,01	1,48	17,19	34,20	30,70	22,03	0,00	2,95	51,07	37,66	36,04	31,79	0,37	1,62	36,52	42,35	51,81
LisLol	59,32	70,38	54,87	46,91	54,92	57,52	37,07	23,38	13,36	39,26	28,12	16,09	6,19	3,55	8,48	15,22	12,54	14,26
LisLou	43,00	13,23	16,08	31,52	49,51	59,98	37,07	2,01	2,70	8,81	1,99	1,37	0,31	0,00	0,00	19,10	7,03	12,63
LisLun	49,39	68,77	65,06	54,80	50,70	68,07	53,72	79,78	42,44	64,71	62,44	55,05	82,02	69,52	68,52	45,77	53,71	58,59
LisLut	59,32	70,38	54,87	46,91	54,92	57,52	37,07	23,38	13,36	39,26	28,12	16,09	6,19	3,55	8,48	15,22	12,54	14,26
LolLau	60,40	50,56	38,82	31,96	69,19	71,51	68,85	65,36	53,63	59,73	34,31	12,27	0,85	4,67	0,84	18,09	12,53	21,97
LolLis	85,06	44,75	59,47	44,68	45,59	72,23	40,57	21,64	29,19	45,32	43,84	21,99	8,48	1,35	8,79	16,78	14,41	12,86
LolLou	40,00	15,67	11,55	23,10	16,94	35,93	30,56	21,64	16,56	18,94	34,48	62,58	57,37	61,41	51,74	53,89	58,01	60,47
LolLun	37,94	10,03	15,62	24,70	25,58	37,32	39,76	0,64	0,00	12,56	10,65	8,24	2,33	1,03	0,06	13,43	18,73	7,99
LolLut	65,69	9,74	1,16	24,07	18,19	38,55	30,30	7,07	3,76	21,73	15,47	47,10	26,03	5,51	0,00	24,29	7,30	40,46
LouLau	33,70	35,98	4,67	13,99	21,00	29,37	36,26	13,06	17,70	18,59	1,01	3,71	2,50	0,99	4,91	19,00	15,78	23,40
LouLis	56,89	17,54	23,48	36,90	41,10	60,00	53,42	1,60	4,53	8,94	3,24	2,37	0,59	0,00	0,00	23,09	8,85	12,35
LouLol	36,91	32,68	15,56	28,40	16,94	28,63	40,23	18,67	12,69	16,66	35,98	79,44	79,44	65,05	49,81	59,11	63,55	65,60
LouLou	34,28	22,08	20,09	41,66	34,40	65,44	51,58	1,60	0,82	12,22	16,93	8,70	2,79	4,45	0,00	14,31	23,07	10,17
LouLut	61,63	20,30	29,16	50,07	39,20	58,69	56,28	50,40	13,85	37,81	54,80	64,96	27,39	3,36	0,75	23,99	13,31	46,61
LunLau	51,23	11,26	3,00	18,78	42,76	26,30	31,68	0,00	8,03	43,64	41,69	12,45	0,00	0,00	0,00	12,04	4,74	18,19
LunLis	76,00	58,85	62,04	54,78	55,75	58,32	52,76	60,90	47,81	50,00	59,76	62,65	84,81	44,51	48,93	45,95	35,38	53,92
LunLol	40,71	13,51	13,74	25,93	33,89	25,46	35,68	0,53	0,00	8,41	6,54	6,86	1,76	1,72	0,04	12,24	10,74	8,16
LunLou	39,86	14,25	13,12	35,57	45,56	56,04	35,15	1,53	0,55	9,30	9,95	5,71	1,52	7,05	0,00	11,89	12,08	9,57
LunLut	57,68	63,22	48,92	34,44	57,87	54,43	47,24	19,02	0,00	38,88	25,16	23,90	4,84	0,16	3,56	20,23	14,41	12,76
LutLau	56,75	10,68	0,00	7,33	31,25	38,20	25,09	3,76	6,00	31,51	3,12	51,14	28,39	2,14	3,40	62,83	79,54	50,48
LutLis	54,37	58,91	39,55	35,20	56,45	66,12	38,03	15,17	26,79	22,62	26,64	16,67	5,88	2,58	7,83	20,13	15,16	11,58
LutLol	41,99	12,82	0,77	18,96	22,53	35,29	28,40	4,96	3,45	10,85	9,40	35,71	18,03	10,51	0,00	29,14	7,68	36,44
LutLou	42,70	12,82	14,40	32,09	48,53	67,43	40,06	40,96	16,60	21,46	31,91	38,79	13,70	6,06	0,69	26,25	12,78	38,70
LutLun	34,36	61,83	36,97	25,85	54,09	73,03	49,34	16,17	0,00	28,99	24,92	21,76	4,44	0,18	4,61	26,64	26,44	11,26

RESUME

Nous avons étudié l'effet de la saison et de l'âge sur l'organisation spatiale de six femelles de Chevreuil (*Capreolus capreolus*) n'ayant aucun faon, dans un enclos partiellement boisé de 14,2 hectares. Agées d'un peu moins d'un an à leur introduction, ces femelles ont été suivies par colliers GPS durant trois années consécutives. Alors qu'elles allaient avoir trois ans, un mâle d'un an a été introduit dans leur enclos. Les femelles suivies ont montré une intolérance saisonnière : entre l'automne-hiver et le printemps-été, la surface des domaines vitaux et le recouvrement entre domaines ont diminué, tandis que la distance interindividuelle a augmenté. L'intolérance entre femelles a augmenté au cours des trois ans de suivi, l'effet de l'âge ne pouvant cependant être distingué d'un éventuel effet de la présence du mâle pour les deux dernières années. Cette étude suggère que les femelles de Chevreuil manifestent une intolérance sociale saisonnière indépendamment de la présence de faons.

Mots clefs: organisation spatiale, *Capreolus capreolus*, chevrette non suitée, intolérance sociale saisonnière.

ABSTRACT

We studied the effect of age and season on six female Roe deer's (*Capreolus capreolus*) spatial organisation without fawn, in a partially wooded enclosure of 14.2 hectares. Being less than one year-old at the time of the introduction, these females have been monitored by GPS collars during three consecutive years. As they were about to be three years old, a one-year old male was introduced. The monitored females showed a seasonal intolerance: between autumn-winter and spring-summer, home-ranges' surface and overlap decreased, while the inter-individual distance increased. Females' intolerance raised during the three years of monitoring, the age effect being indistinguishable from a potential effect of the male's presence on the two-last years. This study suggests that female Roe-deer show a seasonal social intolerance independently of fawns' presence.

Key words: spatial organisation, *Capreolus capreolus*, non-breeding doe, seasonal social intolerance.